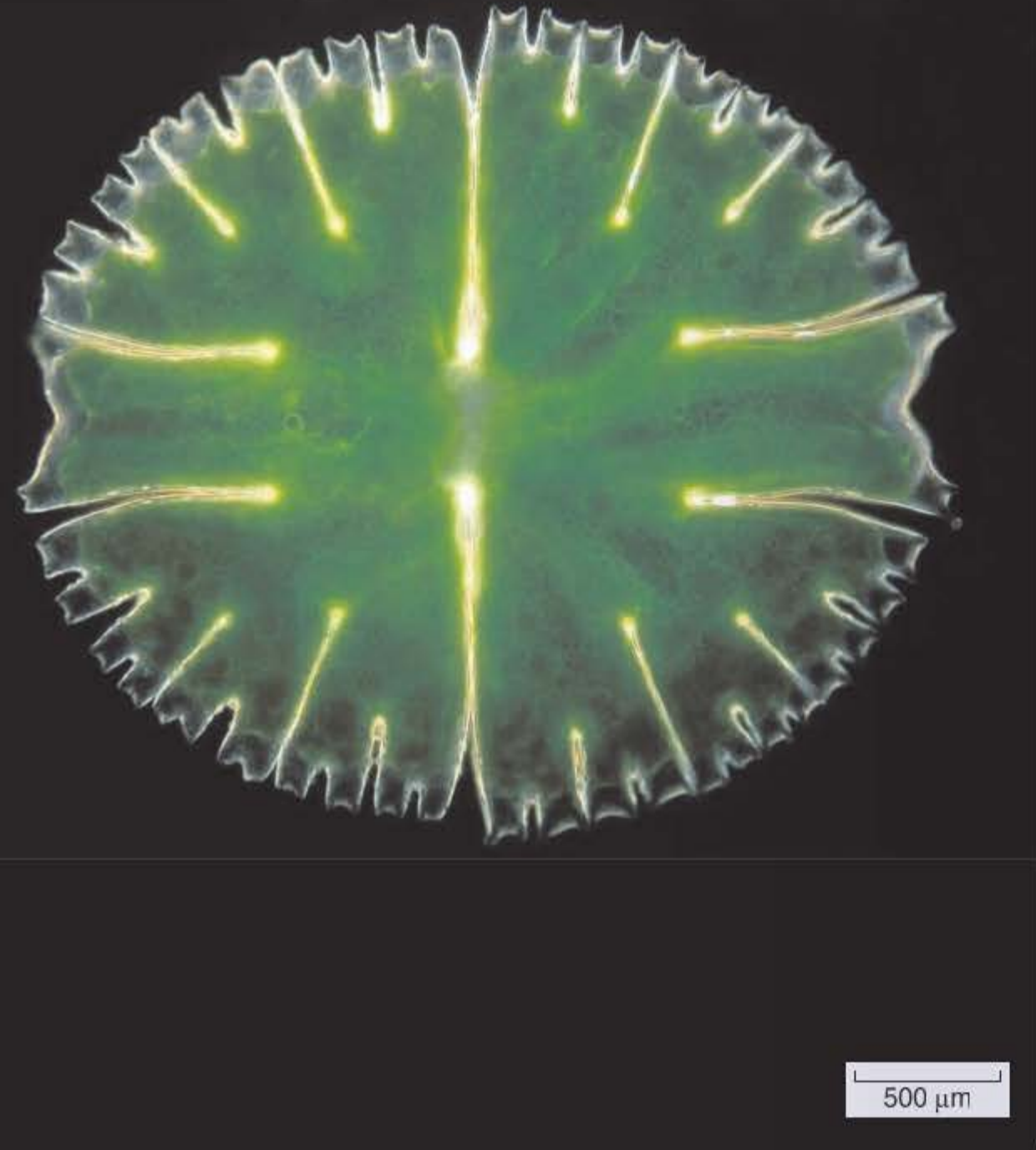


CHAPITRE 29

Les protistes

Aperçu du chapitre

- 29.1 Origine des eucaryotes et endosymbiose
- 29.2 Généralités sur les protistes
- 29.3 Le cytostome des excavates
- 29.4 Endosymbiose secondaire chez les chromalvéolés
- 29.5 Les chloroplastes des archéoplastidés
- 29.6 Pseudopodes minces chez les rhizariens
- 29.7 Pseudopodes lobés chez les amœbozoaires
- 29.8 Propulsion par un seul flagelle postérieur chez les opitthokontes



Introduction

Pendant plus de la moitié de la longue histoire de la vie sur la Terre, tous les organismes étaient de taille microscopique. Pendant plus de 2 milliards d'années, les plus volumineux étaient des bactéries unicellulaires épaisses de moins de 6 µm. Ces procaryotes n'avaient pas de membranes internes, à l'exception d'invaginations de la membrane plasmique chez les bactéries photosynthétiques.

Les premières traces d'un type différent d'organisme sont de minuscules fossiles trouvés dans des roches vieilles de 1,5 milliard d'années. Ces cellules fossiles sont beaucoup plus volumineuses que les bactéries (jusqu'à dix fois) et contiennent des membranes internes qui font penser à de petites structures entourées de membranes. La complexité et la diversité de forme de ces cellules isolées sont étonnantes. Le passage de cellules relativement simples à des cellules très complexes constitue l'un des événements les plus importants de l'évolution de la vie, c'est l'apparition d'un nouveau type d'organisme, un eucaryote. On a réuni, sous le nom de protistes, les eucaryotes qui ne sont visiblement pas des animaux, ni des plantes, ni des champignons.

29.1 Origine des eucaryotes et endosymbiose

Objectifs

1. Citer les caractéristiques des eucaryotes.
2. Définir l'endosymbiose et expliquer ses rapports avec l'évolution des mitochondries et des chloroplastes.
3. Montrer les différences entre les champignons et certains protistes et les autres eucaryotes au niveau de la mitose.

Les protistes furent les premiers eucaryotes. Les cellules eucaryotes se distinguent des procaryotes par la présence d'un cytosquelette et la différenciation du noyau et des organites cellulaires. On ne connaît pas la séquence exacte des étapes qui ont abouti aux cellules eucaryotes, volumineuses et complexes, mais un consensus existe sur quelques étapes clés. La disparition de la paroi cellulaire rigide aurait permis l'invagination des membranes et l'augmentation des surfaces. La flexibilité des membranes permet aussi à une cellule d'en envelopper une autre.

Les données fossiles permettent de dater l'origine des eucaryotes

Dans des roches vieilles d'environ 1,5 milliard d'années, les scientifiques ont découvert des microfossiles bien conservés dont l'aspect diffère

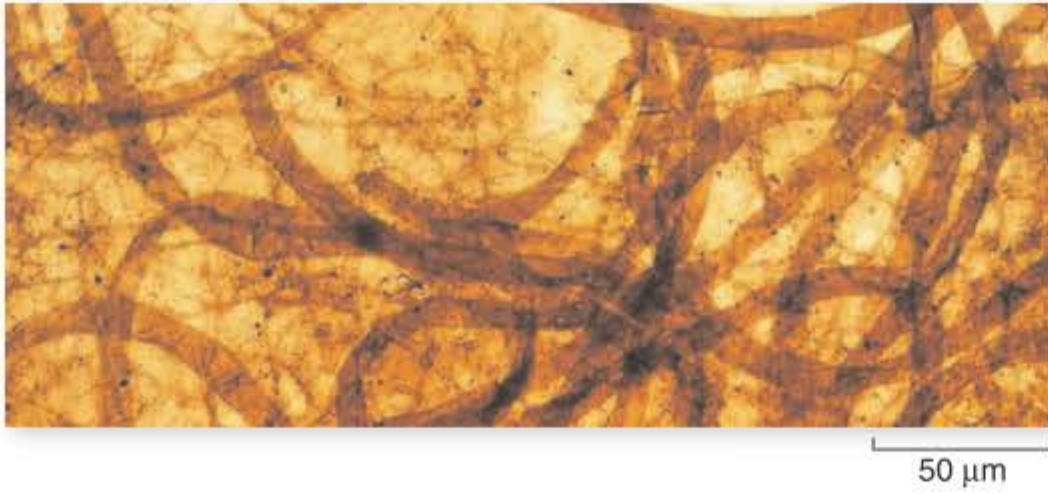


Figure 29.1 Fossiles d'eucaryotes anciens. Algues fossiles vivant en Sibérie il y a un milliard d'années.

sensiblement des cellules plus anciennes, plus simples. La figure 29.1 montre un exemple d'algues fossiles. Ces cellules sont beaucoup plus grandes que celles des procaryotes, elles possèdent des membranes internes et des parois plus épaisses. On a récemment découvert des microfossiles volumineux et plus de deux fois plus anciens (3,2 milliards d'années). Malgré leur grande taille, ces cellules ne sont pas complexes. On ne sait pas encore si ces organismes étaient des procaryotes ou s'ils appartenaient à la nouvelle forme de vie dont il va être question, les eucaryotes.

Ces premiers fossiles sont une étape essentielle de l'évolution de la vie : un nouveau type d'organisme était apparu. Ces nouvelles cellules ont été appelées eucaryotes, signifiant « véritable noyau » en grec, parce qu'elles possèdent une structure interne, le noyau. Tous les organismes sont soit des procaryotes (cellules sans noyau), soit des eucaryotes (cellules avec un noyau).

Dans les discussions concernant l'origine de la structure interne des eucaryotes, il faut se souvenir que, comme on l'a vu au chapitre 24, le transfert horizontal des gènes était fréquent à l'époque de l'apparition des cellules eucaryotes. Ces cellules ont évolué non seulement par transfert horizontal des gènes, mais aussi par invagination de membranes et ingestion d'autres cellules. La cellule eucaryote d'aujourd'hui est le résultat d'un « couper-coller » d'ADN et d'organites provenant d'espèces différentes.

Le noyau et le réticulum endoplasmique proviennent d'invaginations des membranes

Dans beaucoup de procaryotes, les membranes externes forment, dans le cytoplasme, des invaginations constituant des voies de passage vers l'extérieur. Le réseau de membranes internes des eucaryotes est le réticulum endoplasmique (RE), et l'on pense que l'enveloppe nucléaire, extension du RE isolant et protégeant le noyau, a évolué à partir de ces invaginations (figure 29.2).

Les mitochondries ont évolué à partir de bactéries aérobies internalisées

Les *bactéries endosymbiotiques* sont des bactéries qui vivent dans d'autres cellules et remplissent certaines fonctions pour leur hôte. Leur présence fréquente dans la nature a conduit la biologiste Lynn Margulis, au début des années 1970, à défendre la théorie de l'endosymbiose, proposée à l'origine par Konstantin Mereschkowsky en 1905. Endosymbiose implique une vie commune en étroite association.

Selon la théorie endosymbiotique, une étape essentielle de l'évolution des cellules eucaryotes a impliqué des relations endosymbiotiques avec des organismes procaryotes. Selon cette théorie, des bactéries productrices

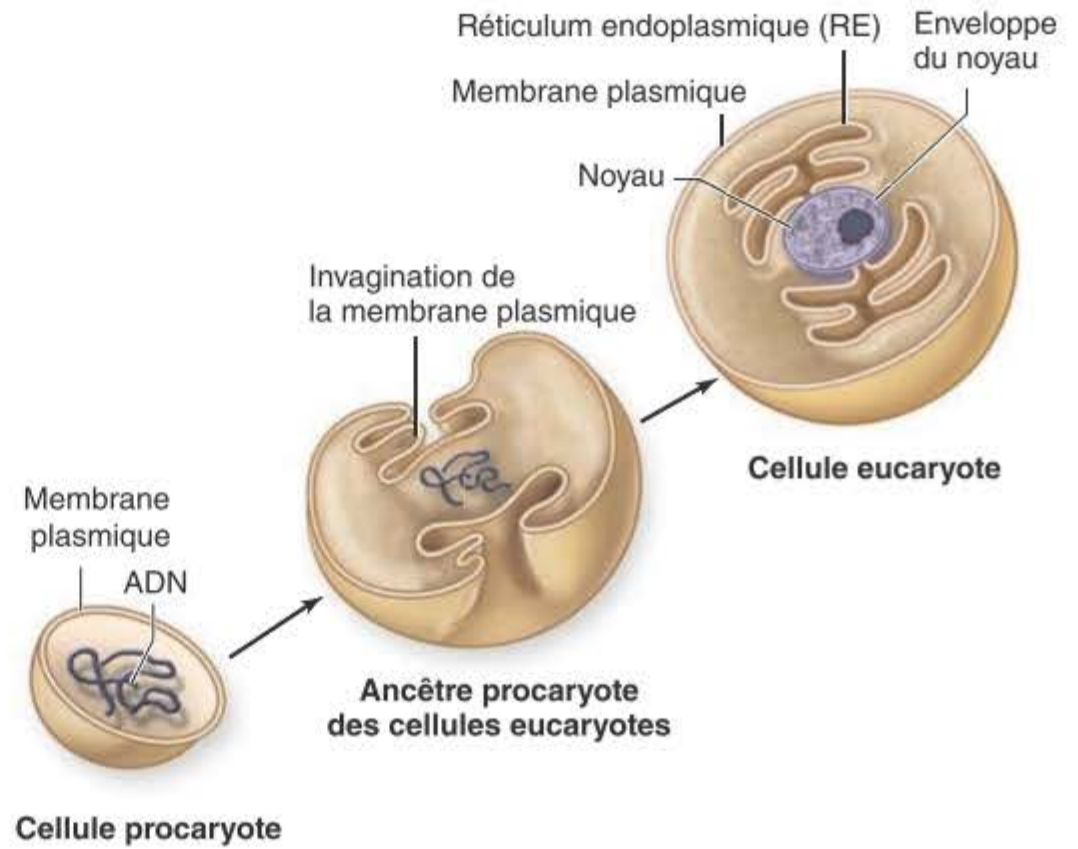


Figure 29.2 Origine du noyau et du réticulum endoplasmique.

Beaucoup de procaryotes actuels ont des invaginations de la membrane plasmique (voir aussi figure 28.10). Le système membranaire interne des eucaryotes, ou réticulum endoplasmique (RE) et l'enveloppe nucléaire peuvent avoir évolué à partir de ces invaginations de la membrane plasmique, enfermant l'ADN des cellules procaryotes qui sont devenues des cellules eucaryotes.

d'énergie en sont venues à s'installer à l'intérieur de bactéries plus volumineuses pour finalement devenir les mitochondries que nous connaissons aujourd'hui (figure 29.3). Un scénario possible est une symbiose entre une cellule hôte anaérobie doté d'un métabolisme basé sur l'hydrogène et un symbiote avec une respiration produisant H_2 . L'hôte dépendait du symbiote pour H_2 dans ces conditions anaérobies et il a ensuite pu s'adapter à une atmosphère riche en O_2 grâce aux voies respiratoires du symbiote.

Les chloroplastes ont évolué à partir de bactéries photosynthétiques internalisées

Des bactéries photosynthétiques peuvent avoir été amenées à vivre au sein d'autres cellules et avoir évolué en chloroplastes, qui sont les organites photosynthétiques des plantes et des algues (figure 29.3). L'histoire de l'évolution des chloroplastes est un exemple montrant avec quel soin il faut étudier les relations phylogénétiques. Tous les chloroplastes dérivent vraisemblablement d'une souche unique de cyanobactéries, mais les organismes qui les hébergent ne sont pas monophylétiques. Ce paradoxe apparent est résolu si l'on considère la possibilité d'endosymbioses secondaires et même tertiaires. La figure 26.12 montre comment les algues rouges et vertes ont obtenu leurs chloroplastes par incorporation de cyanobactéries photosynthétiques. Les chloroplastes des algues brunes proviennent très probablement de l'incorporation d'une ou plusieurs algues rouges par **endosymbiose secondaire** (figure 29.4).

Un arbre phylogénétique basé uniquement sur les séquences géniques des chloroplastes montrerait une proximité évolutive entre les algues brune, rouges et vertes, mais ce ne serait pas le cas pour l'arbre obtenu avec des séquences nucléaires. Cette différence, qui peut paraître surprenante, résulte de l'histoire évolutive distincte des deux types de génomes. Les séquences des gènes nucléaires, ainsi que les caractères morphologiques et chimiques, sont plus utiles que les séquences des gènes chloroplastiques pour reconstituer les relations phylogénétiques entre les algues.

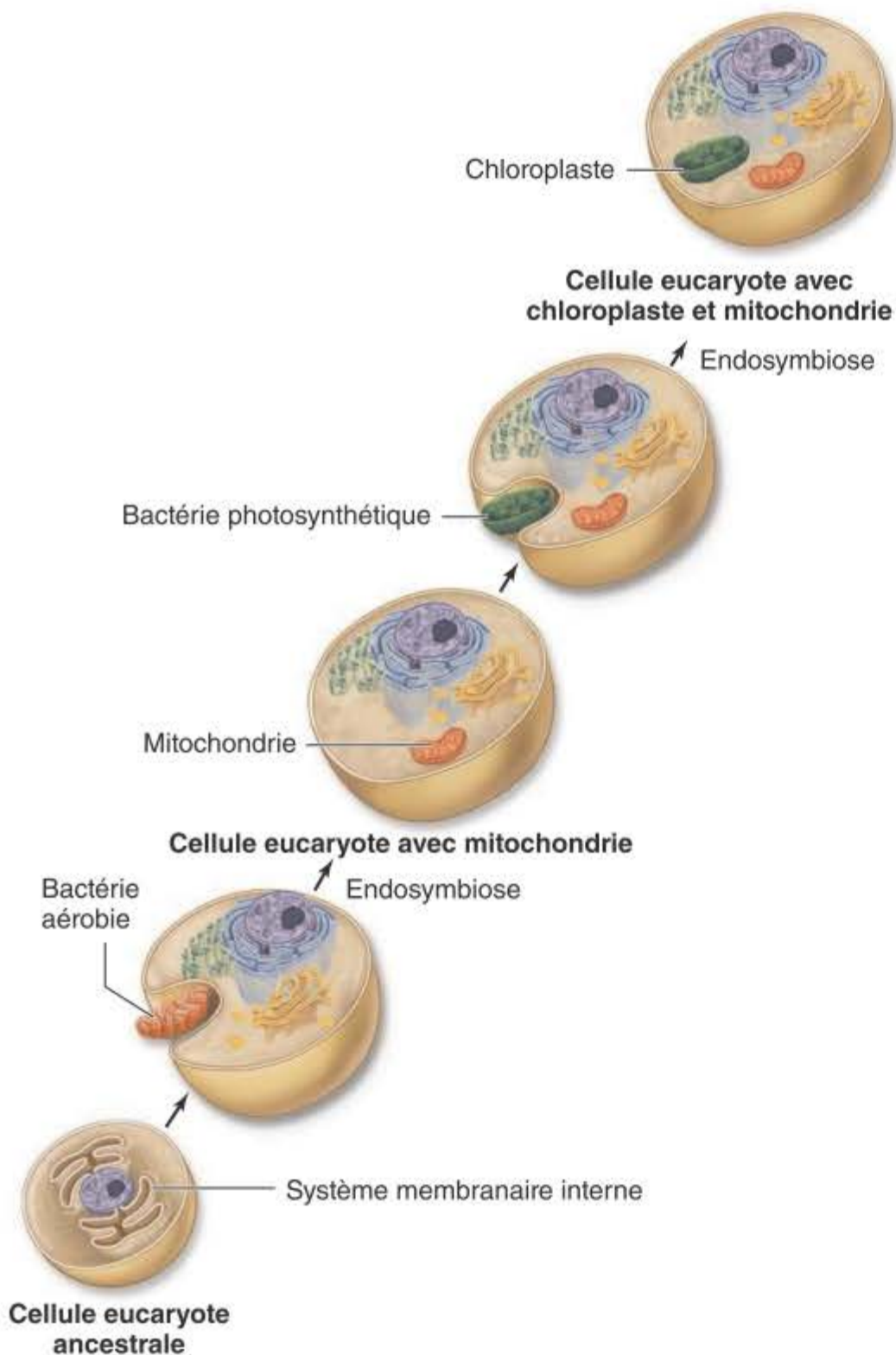


Figure 29.3 La théorie de l'endosymbiose. Les scientifiques supposent que des cellules eucaryotes ancestrales, possédant déjà un système membranaire interne, ont intégré des bactéries aérobies qui sont devenues leurs mitochondries. Les chloroplastes peuvent aussi avoir la même origine, des cellules eucaryotes intégrant des bactéries photosynthétiques.

L'endosymbiose est confirmée par divers arguments

Nous connaissons aujourd'hui beaucoup d'exemples de relations symbiotiques témoignant en faveur de la théorie endosymbiotique. Des arguments plus probants découlent du fait que des organites actuels, comme les mitochondries et les chloroplastes, possèdent leur propre ADN, remarquablement proche de l'ADN des bactéries de leur taille et de leurs propriétés. Pendant le milliard et demi d'années d'existence des mitochondries comme endosymbiontes au sein des cellules eucaryotes, la plupart de leurs gènes ont été transférés aux chromosomes de leurs cellules hôtes, mais pas tous. Les mitochondries possèdent encore leur propre génome, une molécule d'ADN circulaire, comme celle des bactéries, où sont localisés les gènes codant les protéines essentielles du métabolisme oxydatif. Ces gènes sont transcrits au sein de la mitochondrie à l'aide de ribosomes mitochondriaux plus petits que ceux des cellules eucaryotes et très proches des ribosomes bactériens par leur taille et leur structure. Beaucoup d'antibiotiques qui inhibent la synthèse des protéines dans les bactéries font de même dans les mitochon-

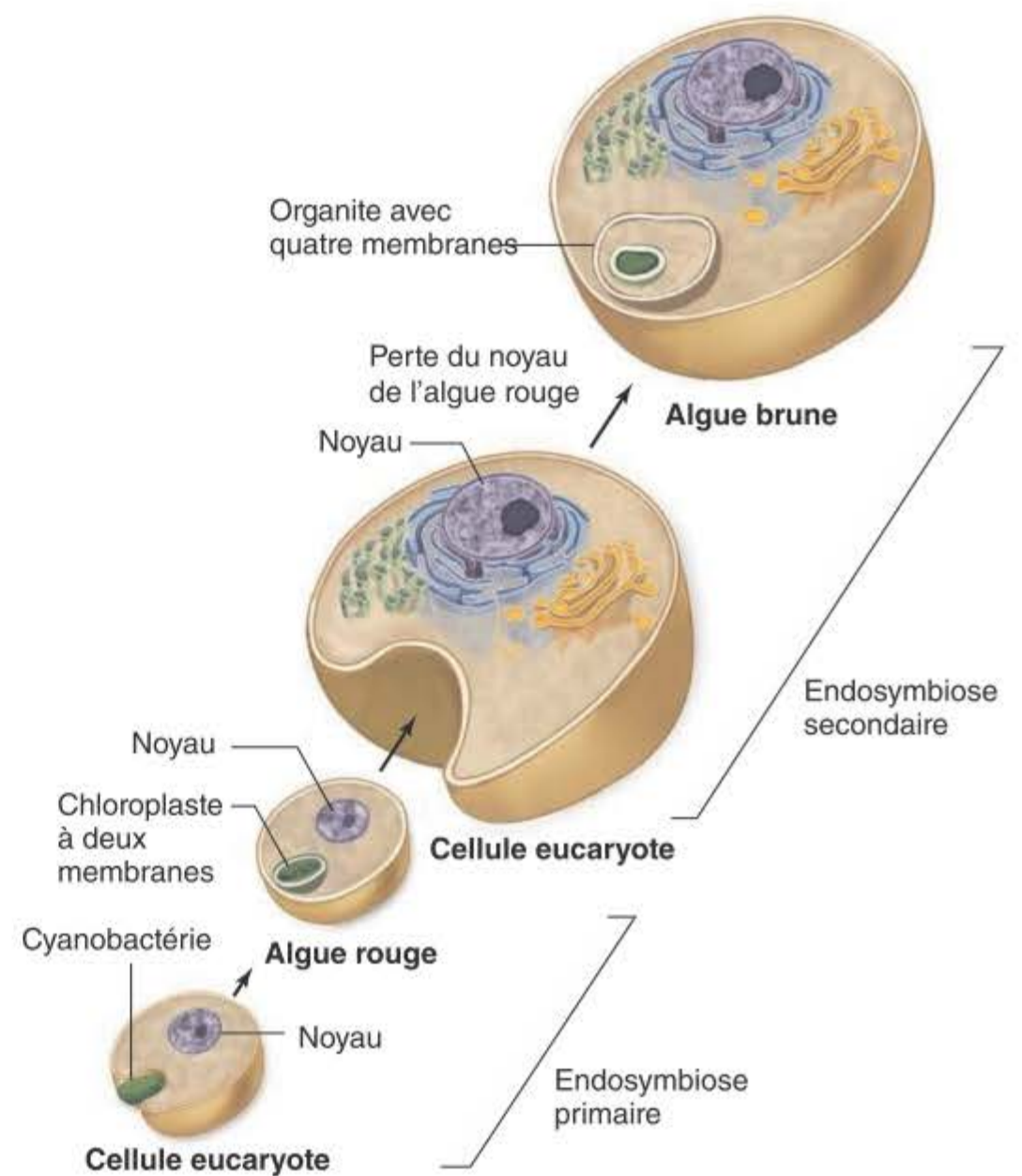


Figure 29.4 Origine endosymbiotique des chloroplastes des algues rouges et brunes.

dries et les chloroplastes. Les chloroplastes et les mitochondries se divisent par scissiparité, et non par mitose, confirmant encore leur origine bactérienne.

Évolution de la mitose chez les eucaryotes

Les gènes du procaryote sont dans une molécule circulaire unique d'ADN. Par contre, ceux de l'eucaryote se trouvent dans plusieurs chromosomes, généralement présents en double exemplaire. Au cours de l'évolution des eucaryotes, un mécanisme permettant la répartition des chromosomes et des autres éléments de la cellule au cours de la division cellulaire s'est mis en place. La séparation des chromosomes est la mitose, tandis que la division du cytoplasme constitue la cytokinèse. Chez les champignons et dans certains groupes de protistes, l'enveloppe nucléaire ne se désintègre pas pendant la mitose comme c'est le cas chez les plantes, les animaux et la plupart des autres protistes. La mitose est donc confinée à l'intérieur du noyau. Chez ces organismes, le noyau se divise après la mitose et c'est ensuite seulement que la cellule se divise. Chez tous les autres eucaryotes, l'enveloppe nucléaire se désintègre avant la mitose et les chromosomes ne se séparent pas dans le noyau, mais dans le cytoplasme. Nous ne savons pas si la mitose n'impliquant pas la désintégration de l'enveloppe nucléaire représente une étape intermédiaire dans le cours de l'évolution ou simplement un autre moyen de résoudre le même problème. Nous ne pouvons pas voir suffisamment bien l'intérieur des cellules en division dans les fossiles pour nous permettre de retracer l'histoire de la mitose.

Synthèse 29.1

Les eucaryotes sont des organismes possédant un noyau et d'autres organites délimités par des membranes. On pense que le réticulum endoplasmique et l'enveloppe nucléaire ont évolué à partir d'invaginations des membranes externes. Selon la théorie endosymbiotique, les mitochondries et les chloroplastes ont évolué à partir de bactéries ingérées qui sont restées intactes. Mitochondries et chloroplastes ont leur propre ADN, qui ressemble à celui des procaryotes. Contrairement à ce qui se passe chez les autres eucaryotes, la membrane nucléaire ne se désagrège pas pendant la division cellulaire chez les champignons et chez certaines protistes.

- *Quels sont les arguments en faveur de la théorie endosymbiotique ?*



Question Comment pourriez-vous distinguer une endosymbiose primaire d'une secondaire en examinant des photomicrographies de cellules contenant des chloroplastes ?

29.2 Généralités sur les protistes

Objectifs

1. *Décrire les critères permettant de considérer un organisme comme un protiste.*
2. *Identifier les six super-groupes de protistes.*
3. *Citer les deux principaux moyens de locomotion utilisés par les protistes.*
4. *Faire la distinction entre phototrophes, phagotrophes et osmotrophes.*

Contrairement aux autres groupes d'organismes, les protistes ne possèdent pas de caractéristiques communes. Un organisme eucaryote est considéré comme protiste s'il ne possède pas les caractéristiques qui permettraient de le classer parmi les champignons, les plantes ou les animaux. Beaucoup sont unicellulaires, mais de nombreux groupes sont coloniaux ou pluricellulaires. La plupart sont microscopiques, mais certains sont aussi grands que des arbres. On y trouve toutes les symétries et tous les types d'alimentation. L'origine des eucaryotes, qui débute par les protistes ancestraux, est une des étapes les plus importantes de l'évolution de la vie.

Les eucaryotes sont répartis en six super-groupes comprenant tous des protistes

Contrairement aux plantes, aux champignons et aux animaux, les protistes, dont le nombre dépasse les 200 000, ne sont pas monophylétiques. Les eucaryotes ont divergé rapidement dans un monde qui est passé de l'anaérobiose à l'aérobiose. Nous ne pourrions jamais analyser parfaitement les relations existant entre les lignées qui sont apparues au cours de cette importante

transition évolutive. L'application de diverses méthodes moléculaires a fait progresser nos connaissances des relations phylogénétiques au sein des protistes. La systématique moléculaire est précieuse pour trier les protistes, qui sont maintenant classés en six super-groupes : excavates, chromoalvéolés, archéplastidés, rhizariens, amibozoaires et opisthocontes. À l'exception des chromoalvéolés, ces super-groupes sont monophylétiques.

Dans ce chapitre, nous parcourons le monde divers et fascinant des protistes en nous basant sur notre conception actuelle de la phylogénie (figure 29.5). Comprendre l'évolution des protistes est indispensable pour comprendre l'origine des plantes, des champignons et des animaux. Les super-groupes embrassent toute la diversité des eucaryotes et beaucoup de protistes sont étroitement apparentés aux plantes, animaux ou champignons. Les chapitres qui suivent (30 à 35) sont consacrés aux champignons, plantes et animaux, groupes monophylétiques qui ont des ancêtres communs avec différentes lignées de protistes.

Les structures péricellulaires des protistes sont très variables

Chez les protistes, la surface cellulaire est très diverse. Certains, comme les amibes, ne sont entourés que par leur membrane plasmique. Chez tous les autres, une matrice extracellulaire (MEC) se dépose à la surface de la membrane. Cette matrice forme parfois une paroi cellulaire résistante ; par exemple, les diatomées et les foraminifères sécrètent des valves siliceuses.

Beaucoup de protistes dont la surface est fragile sont capables de survivre dans des environnements défavorables. Comment font-ils pour survivre aussi bien ? Ils forment des cystes, des formes dormantes avec des revêtements externes résistants dans lesquels le métabolisme cellulaire est plus ou moins complètement arrêté. Tous les cystes ne sont cependant pas aussi solides. Les amibes parasites des vertébrés, par exemple, forment des cystes très résistants à l'acidité gastrique, mais ils ne tolèrent pas la dessiccation ni les températures élevées.

Les protistes disposent de plusieurs moyens de locomotion

Les protistes se déplacent aussi grâce à des mécanismes divers. Ils utilisent principalement des flagelles ou des pseudopodes. Beaucoup de protistes se propulsent dans l'eau à l'aide d'un ou plusieurs flagelles, alors que d'autres utilisent des rangées de courtes structures comparables à des flagelles, appelées cils, pour créer les courants d'eau nécessaires à leur alimentation ou à leur propulsion. Les pseudopodes (qui signifie en grec « faux pied ») sont le principal mode de locomotion des amibes. D'autres protistes ont des pseudopodes longs et minces qui peuvent s'allonger et se rétracter. Leurs extrémités pouvant adhérer aux surfaces voisines, la cellule est capable de se déplacer par un mouvement rotatif, en raccourcissant ses pseudopodes avant et en allongeant ceux de l'arrière.

Pour s'alimenter, les protistes disposent d'une gamme de stratégies

Les protistes peuvent être hétérotrophes ou autotrophes. Les hétérotrophes puisent leur énergie dans des molécules organiques synthétisées par d'autres organismes. Certains protistes autotrophes sont photosynthétiques, tandis que d'autres sont chimioautotrophes.

Parmi les protistes hétérotrophes, les *phagotrophes* ingèrent des particules de nourriture volumineuses en les incorporant à des vésicules

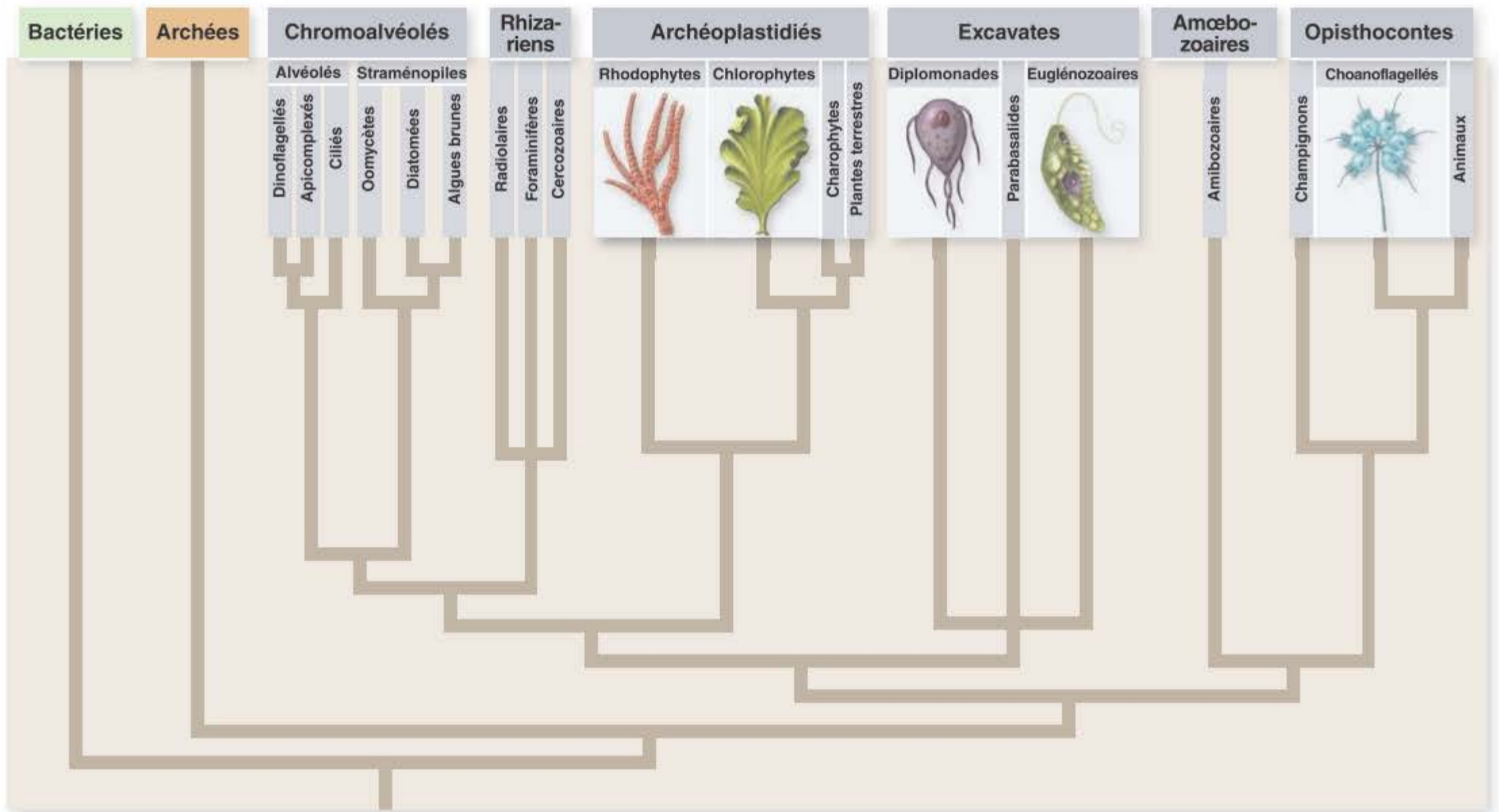


Figure 29.5 Relations évolutives entre les eucaryotes. Si l'on compare les données moléculaires actuelles, les eucaryotes sont répartis en six supergroupes. Parmi les eucaryotes, les plantes, les champignons et les animaux sont des clades monophylétiques, mais les protistes sont polyphylétiques. Les lignes de protistes sont ombrées en bleu.

intracellulaires appelées vacuoles alimentaires ou phagosomes. Les lysosomes fusionnent avec ces vacuoles et y introduisent des enzymes qui digèrent les particules alimentaires incluses. Les molécules digérées sont absorbées à travers la membrane de la vacuole.

On trouve un autre exemple de flexibilité nutritionnelle étonnant chez les *mixotrophes*, protistes qui sont en même temps phototrophes et hétérotrophes.

Les protistes ont une reproduction asexuée et sexuée

Les protistes se reproduisent typiquement par voie asexuée, mais certains possèdent un stade obligatoire de reproduction sexuée et d'autres se reproduisent sexuellement en cas de stress, comme les pénuries alimentaires.

Reproduction asexuée

La **reproduction asexuée** implique la mitose, mais avec des modalités souvent un peu différentes de la mitose des animaux pluricellulaires. Par exemple, l'enveloppe nucléaire persiste souvent durant toute la mitose et le fuseau de microtubules se forme à l'intérieur.

Chez certaines espèces, la cellule se divise simplement en deux moitiés à peu près égales. Quand la cellule fille est nettement plus petite que la cellule mère et grandit ensuite pour atteindre la taille adulte, on parle de **bourgeonnement**. Dans le cas de la *schizogonie*, commune chez certains protistes, la division est précédée par plusieurs divisions nucléaires. La cytotinèse peut ainsi produire plusieurs individus presque simultanément.

Reproduction sexuée

La plupart des cellules eucaryotes ont aussi la faculté de se reproduire par voie sexuée, alors que les procaryotes en sont totalement incapables. La méiose (voir chapitre 11) est la principale innovation évolutive apparue chez les ancêtres des protistes ; elle permet d'obtenir des cellules haploïdes à partir de diploïdes. La reproduction sexuée est la production de descendants par fécondation, union de deux cellules haploïdes provenant de la méiose. Le grand avantage de la reproduction sexuée est le fait qu'elle permette de fréquentes recombinaisons génétiques générant une diversité nécessaire à l'évolution. La méiose et la reproduction sexuée ont contribué à l'énorme explosion de la diversité parmi les eucaryotes.

Les protistes représentent un pont vers les organismes pluricellulaires

L'acquisition de la *pluricellularité* a contribué à la diversification des eucaryotes. Certaines cellules eucaryotes isolées ont commencé par s'associer à d'autres, en colonies. Finalement, les individus d'une colonie ont progressivement assumé des rôles différents et la colonie a acquis les caractéristiques d'un individu. La pluricellularité est apparue à de nombreuses reprises parmi les eucaryotes. Pratiquement tout organisme assez volumineux pour être visible à l'œil nu, y compris les animaux et les plantes, est pluricellulaire. Le grand avantage de la pluricellularité est qu'elle favorise la spécialisation ; certaines cellules consacrent toute leur énergie à une tâche, d'autres cellules à une autre. Peu d'innovations ont eu une telle influence sur l'histoire de la vie que la spécialisation permise par la pluricellularité.

Synthèse 29.2

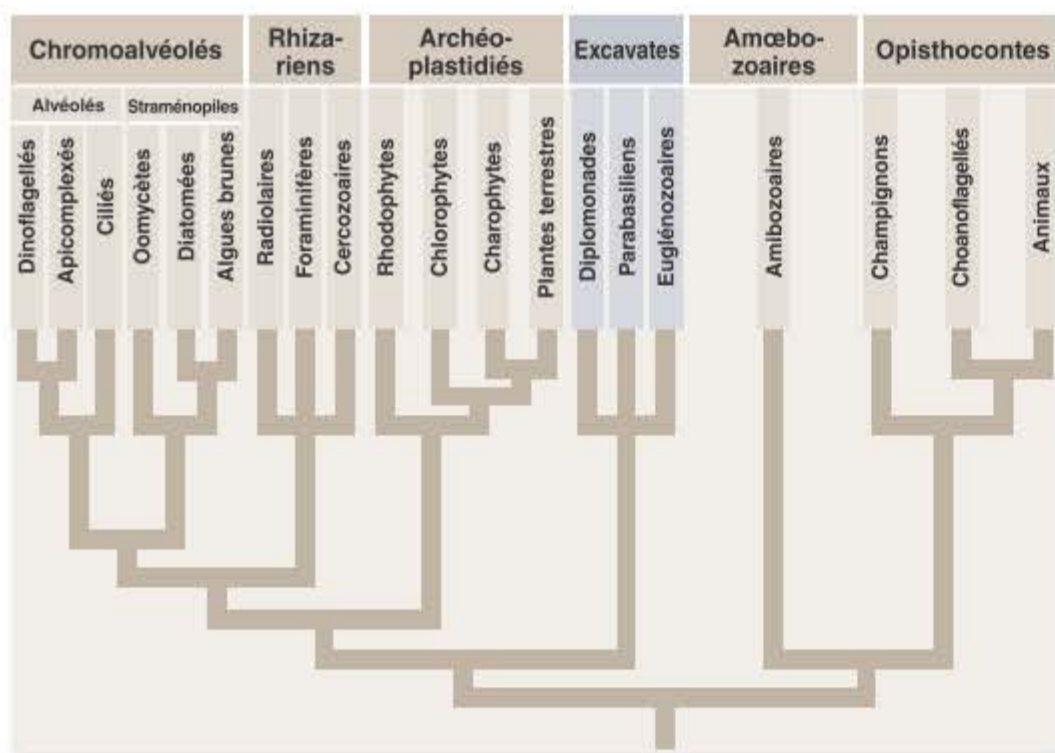
Les eucaryotes sont répartis en six super-groupes basés sur leurs relations évolutives : excavates, chromoalvéolés, archéoplastidiés, rhizariens, amibozoaires et opisthocontes. Il y a des protistes dans tous ces super-groupes. Tous les protistes ont des membranes plasmiques, mais la composition de structures péricellulaires telles que des dépôts de matériaux extracellulaires, est très variable. Les protistes utilisent principalement des flagelles ou des pseudopodes pour se déplacer. Les protistes phototrophes effectuent la photosynthèse ; les phagotrophes ingèrent des particules de nourriture ; les osmotrophes ingèrent des nutriments en solution. La reproduction sexuée est fréquente, mais la reproduction asexuée existe aussi dans de nombreux groupes. Les organismes pluricellulaires dérivent vraisemblablement de protistes coloniaux.

- Expliquez comment l'évolution de la méiose pourrait être liée à l'énorme diversité des protistes.

29.3 Le cytostome des excavates

Objectifs

1. Citer les principales caractéristiques des diplomonades et des parabasaliens
2. Donner des exemples de diplomonades et de parabasaliens
3. Expliquer pourquoi les eugléozoaires ne peuvent être classés ni parmi les plantes, ni chez les animaux.
4. Décrire les caractéristiques des kinétoplastidés



Les *diplomonades*, *parabasiliens* et eugléozoaires sont réunis dans les excavates, sur la base des ressemblances de leur cytosquelette et des séquences d'ADN, qui traduisent leurs relations évolutives. Beaucoup possèdent un sillon ventral caractéristique servant à leur alimentation (le cytostome), qui fait penser à une excavation ventrale, d'où leur nom d'excavates. En dépit de caractéristiques semblables, on peut les répartir en trois groupes sur la base de leurs différences. Les parabasiliens et les diplomonades ont deux noyaux, de nombreux flagelles et des mitochon-

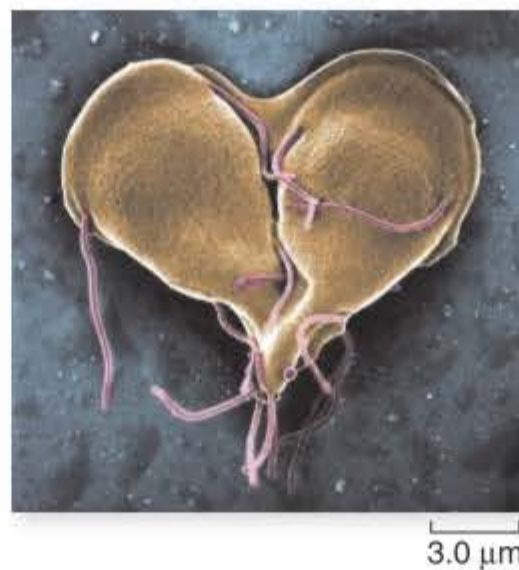


Figure 29.6 *Giardia intestinalis*. Ce diplomonade parasite ne possède pas de mitochondries fonctionnelles.

dries modifiées ; les eugléozoaires n'ont qu'un flagelle apparent et plusieurs ont acquis des chloroplastes par endosymbiose. Aucune algue n'est étroitement apparentée aux eugléozoaires, ce qui montre encore la fréquence de l'endosymbiose.

Les diplomonades n'ont pas de mitochondries fonctionnelles

Ce groupe est caractérisé par l'absence de mitochondries fonctionnelles ; ainsi que par la présence de nombreux flagelles postérieurs et de deux noyaux par cellule. Les diplomonades sont unicellulaires. *Giardia intestinalis* est un exemple de diplomonade (figure 29.6). C'est un parasite passant d'un humain à un autre par l'eau contaminée et provoquant des diarrhées. La présence de gènes mitochondriaux dans ses noyaux suggère que *Giardia* a évolué à partir d'un ancêtre aérobic. Les photomicrographies électroniques de ses cellules marquées par des anticorps spécifiques des mitochondries montrent des mitochondries dégénérées. *Giardia* ne semble donc pas être un exemple de protiste primitif.

Les parabasaliens ont des membranes ondulantes

Le caractère distinctif des parabasaliens est une membrane ondulante utilisée pour la locomotion (figure 29.7). Ils utilisent aussi des flagelles pour leurs déplacements. Contrairement aux diplomonades, les parabasaliens ont des mitochondries semi-fonctionnelles et n'ont qu'un noyau par cellule. Chez les parabasaliens, on trouve une série d'espèces curieuses. Certaines vivent dans l'intestin des termites et contribuent à la digestion de la cellulose, principale composante de l'alimentation à base de bois des termites. La relation symbiotique est d'un niveau plus complexe, parce que ces parabasaliens ont une relation symbiotique avec des bactéries qui participent aussi à la digestion de la cellulose. L'activité de ces trois organismes appartenant à trois règnes différents peut entraîner la destruction d'une maison en bois ou recycler des tonnes d'arbres morts en forêt. Un autre parabasalien, *Trichomonas vaginalis*, provoque une maladie sexuellement transmissible chez les humains.

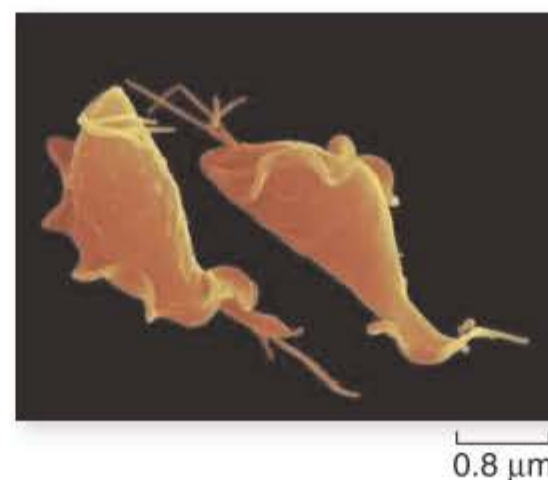


Figure 29.7 Membrane ondulante caractéristique des parabasiliens. Ce parasite, *Trichomonas vaginalis*, peut provoquer une vaginite.

Les eugléozoaires modifient leur forme quand ils nagent

La principale caractéristique des eugléozoaires apparaît quand ils nagent. La forme de leur corps se modifie, alternativement étirée et arrondie. Les eugléozoaires peuvent changer de forme parce qu'ils n'ont pas de paroi cellulaire. Celle-ci est remplacée par des bandes de protéines entourant la cellule. Ces bandes peuvent glisser les unes par rapport aux autres et provoquent la flexibilité de la cellule. Les **eugléozoaires** ont divergé très tôt et figurent parmi les premiers eucaryotes autonomes possédant des mitochondries. Les euglénidés autonomes et les kinétoplastidés parasites sont tous deux considérés comme des eugléozoaires.

Les euglénidés

Les euglénidés illustrent bien l'impossibilité de distinguer les protistes de type végétal de ceux qui rappellent les animaux. Environ un tiers de la quarantaine de genres d'euglénidés possèdent des chloroplastes et sont parfaitement autotrophes ; les autres n'ont pas de chloroplastes, ils ingèrent leur nourriture et sont hétérotrophes.

Certains euglénidés possédant des chloroplastes peuvent devenir hétérotrophes à l'obscurité ; les chloroplastes deviennent petits et non fonctionnels. S'ils sont remis à la lumière, ils peuvent redevenir verts en quelques heures. Les euglénidés photosynthétiques se nourrissent parfois d'aliments dissous ou de particules.

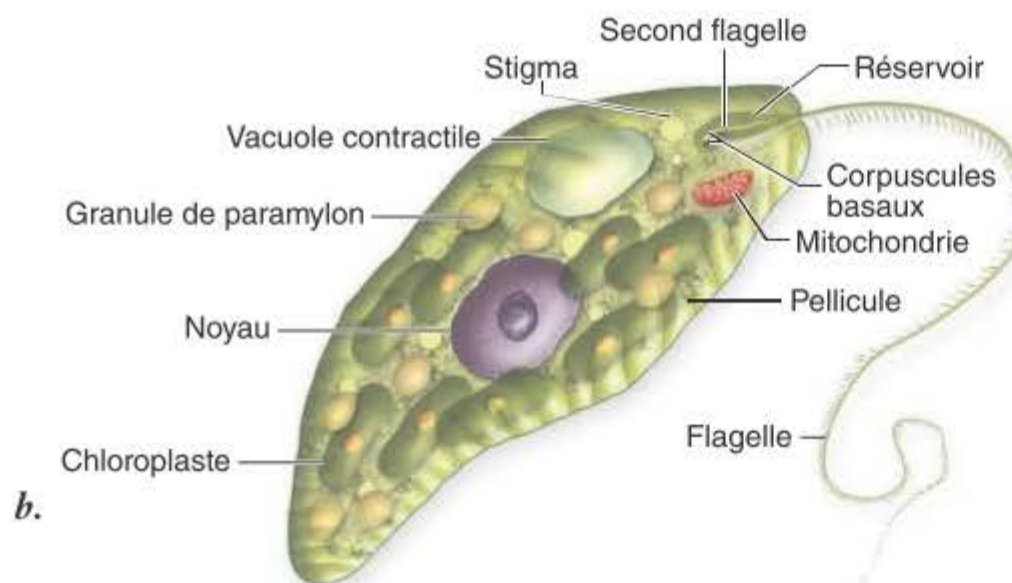
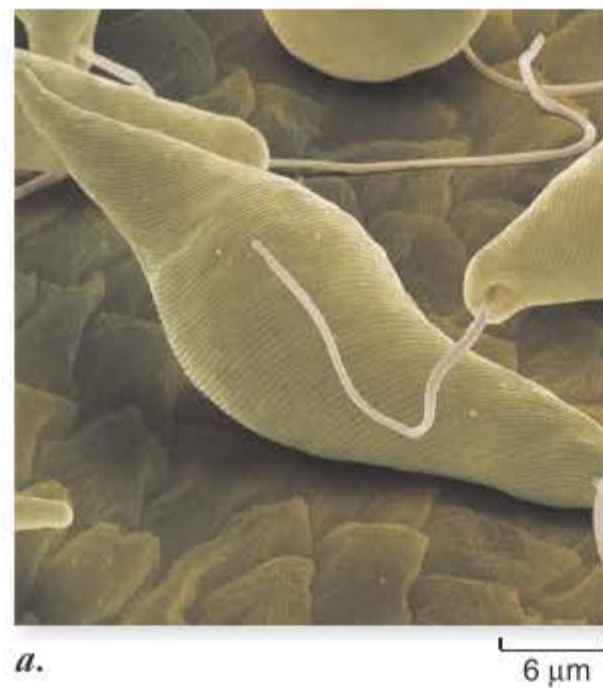
La taille des euglénidés va de 10 à 500 μm et leur forme est très variable. Des bandes protéiques hélicoïdales entrelacées forment une structure flexible, ou *pellicule*, sous la membrane plasmique des euglénidés. La cellule peut changer de forme à cause de la flexibilité de sa pellicule.

La reproduction passe par des divisions mitotiques. L'enveloppe nucléaire reste intacte pendant toute la mitose. On ne connaît pas de reproduction sexuée dans ce groupe.

Figure 29.8

Les euglénidés.

a. Photomicrographie d'*Euglena gracilis*. *b.* Schéma d'*Euglena*. Les granules de paramylon sont des sites de stockage des réserves.



Chez *Euglena* (figure 29.8), le genre qui a donné son nom à l'embranchement, deux flagelles sont insérés dans une invagination en forme de bouteille, le *réservoir*, localisée à la partie antérieure de la cellule. Un des flagelles est long et porte une rangée unilatérale de projections filiformes courtes et très minces. Un second flagelle plus court est totalement inclus dans le réservoir. Des vacuoles contractiles collectent l'eau en excès dans toutes les parties de l'organisme et se déversent dans le réservoir, ce qui semble contrôler la pression osmotique de l'organisme. Un appareil photorécepteur, le stigma, également présent chez les algues vertes (embranchement des chlorophytes), permet à ces organismes photosynthétiques de se déplacer vers la lumière.

Les cellules d'euglènes contiennent de nombreux petits chloroplastes. Comme chez les algues vertes et les plantes, ces chloroplastes contiennent les chlorophylles *a* et *b*, ainsi que des caroténoïdes. Bien que leur structure soit quelque peu différente de celle des algues vertes, les chloroplastes des euglénidés ont probablement une origine commune. La concentration des pigments photosynthétiques des euglènes varie en fonction de la lumière (figure 29.9). Les chloroplastes des euglénidés semblent avoir évolué à partir d'une symbiose avec des algues vertes ingérées.

Les kinétoplastés parasites

Un deuxième groupe important d'eugléozoaires est celui des *kinétoplastés*. Ce nom fait référence à la présence d'une seule mitochondrie dans la cellule. Cette mitochondrie possède deux sortes d'ADN, des maxi-cercles et des mini-cercles (Il ne faut pas oublier que les procaryotes ont un ADN circulaire et que les mitochondries dérivent de procaryotes.) Cet ADN mitochondrial est responsable d'une glycolyse très rapide, ainsi que d'un type inhabituel d'édition de l'ADN par des ARN codés dans les mini-cercles.

Le parasitisme est apparu plusieurs fois chez les kinétoplastés. Les trypanosomes sont un groupe de kinétoplastés responsables de nombreuses maladies graves chez les humains : la plus connue est la trypanosomiase, ou maladie du sommeil africaine, qui provoque une léthargie et une fatigue extrêmes (figure 29.10).

La leishmaniose, transmise par des mouches des sables infectés par le protiste parasite *Leishmania*, est une maladie à trypanosomes provoquant des lésions cutanées ; elle peut affecter les organes internes et entraîner la mort. On signale chaque année environ 1,5 million de nouveaux cas. L'extension de la leishmaniose en Amérique du Sud est liée aux migrations d'individus infectés des milieux ruraux vers les villes, où le parasite a plus de chance de se répandre.

La maladie de Chagas est provoquée par *Trypanosoma cruzi*. Au moins 90 millions de personnes, du sud des États-Unis à l'Argentine, risquent de la contracter à partir d'insectes de type punaises hématophages porteurs du parasite susceptibles de le répandre chez d'autres mammifères et chez l'homme au travers de la peau, par contact avec l'urine et les excréments. Les transfusions sanguines ont aussi favorisé l'extension de l'infection. La maladie de Chagas peut entraîner de graves problèmes cardiaques et digestifs chez les humains et les animaux domestiques, mais elle semble tolérée par les mammifères sauvages.

Il est particulièrement difficile de contrôler ces maladies en raison des caractéristiques particulières de ces organismes. Par exemple, les trypanosomes transmis par la mouche tsé-tsé ont acquis un mécanisme génétique élaboré qui leur permet de modifier constamment la nature antigénique de leur enveloppe protectrice de glycoprotéine et d'échapper ainsi aux anticorps produits par leurs hôtes (voir chapitre 51). Sur un millier de gènes codant les glycoprotéines de surface, un seul s'exprime à un moment donné. Un de ces gènes est généralement dupliqué et déplacé vers le site d'expression actif proche du télomère, où il est transcrit.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Hypothèse: les cellules d'euglènes ne conservent pas leur pigments photosynthétiques à l'obscurité.

Prédiction: les pigments photosynthétiques seront dégradés quand les cellules d'euglènes développées à la lumière seront placées à l'obscurité et de nouveaux pigments ne seront pas synthétisés.

Test: des euglènes sont cultivées en conditions normales à la lumière. Les cultures sont transférées dans deux flacons. Un échantillon est prélevé dans chacun et la quantité de pigment photosynthétique est mesurée dans chacun. Un flacon est maintenu à la lumière et l'autre est placé à l'obscurité. Après plusieurs jours, les pigments photosynthétiques sont extraits des deux flacons et leurs quantités sont comparées entre elles et avec les valeurs initiales.



Résultat: la quantité de pigment photosynthétique est moindre dans le flacon placé à l'obscurité que dans celui qui a été éclairé. Il y a moins de pigment dans le flacon placé à l'obscurité qu'au début de l'expérience. Le pigment est resté au même niveau dans le flacon exposé à la lumière.

Conclusion: l'hypothèse est confirmée. La conservation des euglènes à l'obscurité entraîne une perte de pigment photosynthétique. Les pigments sont dégradés dans le flacon laissé à l'obscurité.

Autres expériences: ramener à la lumière le flacon maintenu à l'obscurité et mesurer les changements des taux de pigments au cours du temps. Les taux de pigments à l'origine sont-ils rétablis après une culture à la lumière ?

Figure 29.9 Influence de la lumière sur les pigments photosynthétiques d'euglène.

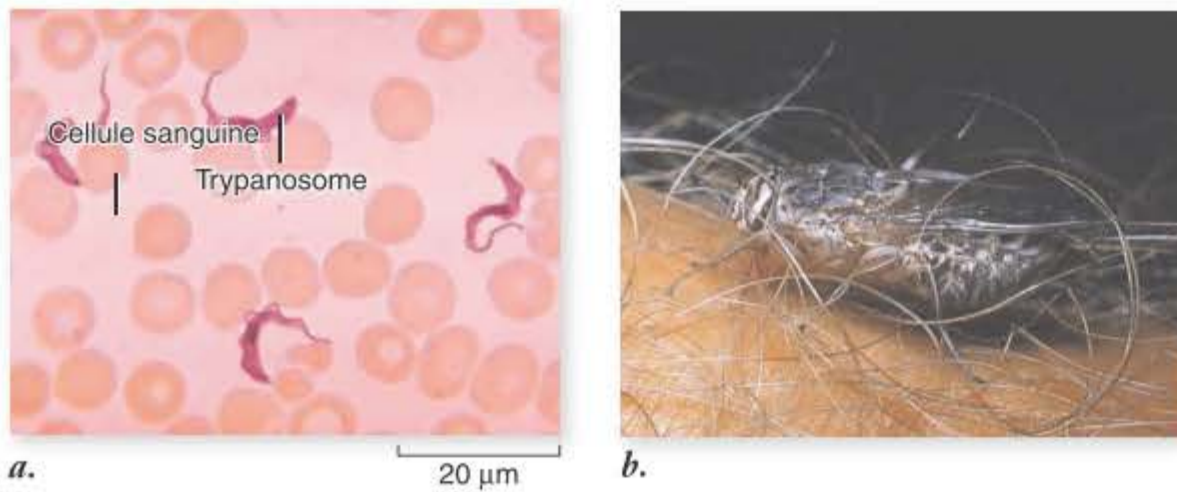


Figure 29.10 Un kinétoplasté. *a.* Trypanosomes parmi les érythrocytes. Les noyaux (corpuscules foncés), les flagelles antérieurs et la membrane ondulante de la cellule des trypanosomes sont visibles sur cette photographie. *b.* La mouche tsé-tsé, que l'on voit ici suçant le sang sur un bras, peut transporter les trypanosomes.

Dans le système digestif de l'insecte qui les propage, les trypanosomes ne sont pas infectieux. Quand ils sont prêts au transfert dans la peau ou dans le flux sanguin de leur hôte, ils migrent vers les glandes salivaires de l'insecte et acquièrent l'épaisse enveloppe d'antigènes glycoprotéiques qui les protège des anticorps de l'hôte mammifère. Après leur absorption ultérieure par une mouche tsé-tsé, les trypanosomes perdent à nouveau leur enveloppe.

La production de vaccins contre ce système est complexe, mais des tests effectués sur un inhibiteur de protéine kinase sont prometteurs. Une autre technique testée pour contrôler la population de mouches est la libération d'insectes stérilisés, destinée à réduire leur reproduction. Des pièges constitués de tissus sombres et émettant une odeur de vache, mais rendus toxiques par des insecticides, se sont également montrés efficaces.

Le séquençage du génome des trois kinétoplastés cités précédemment a montré l'existence d'un groupe de gènes communs aux trois, comme décrit au chapitre 24. On pourrait réduire les lourdes pertes humaines en produisant un médicament unique orienté vers une ou plusieurs des protéines de ce groupe communes aux trois parasites.

Synthèse 29.3

Les excavates sont groupés en fonction de la structure de leur cytosquelette et des séquences d'ADN. Parmi eux, les diplomonades n'ont pas de mitochondries fonctionnelles, mais peuvent contenir des gènes mitochondriaux. Ils sont unicellulaires, possèdent deux noyaux et se déplacent grâce à des flagelles ; *Giardia* en fait partie. Les parabasaliens ont des mitochondries semi-fonctionnelles et utilisent des flagelles et des membranes ondulantes pour leurs déplacements ; *Trichomonas* en fait partie. On trouve des phototrophes et des hétérotrophes chez les euglénidés. Certains ont des chloroplastes qui restent non fonctionnels en l'absence de lumière et certains phototrophes peuvent se nourrir de particules quand ils en trouvent. Les kinétoplastés renferment une seule mitochondrie avec deux types d'ADN et ont la possibilité d'éditer l'ARN sur un modèle d'ARN. Les trypanosomes sont des kinétoplastés responsables de maladies.

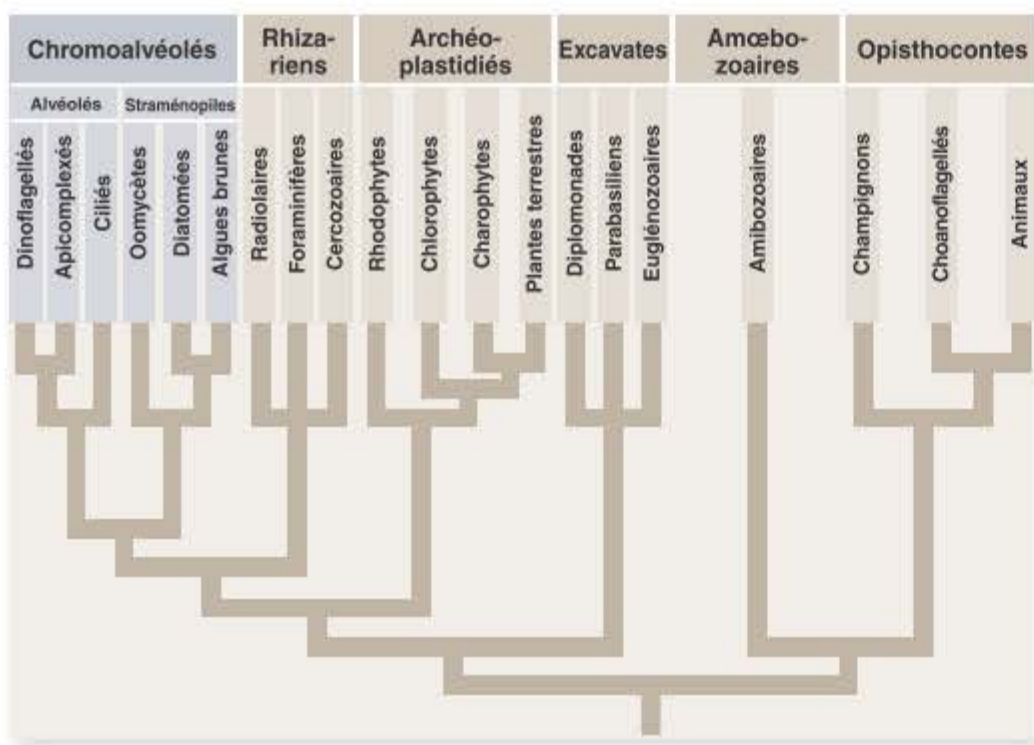
- Comment une vacuole contractile assure-t-elle la régulation de la pression osmotique dans une cellule d'euglène ?

29.4 Endosymbiose secondaire chez les Chromoalvéolés

Objectifs

1. Identifier les caractéristiques des alvéolés.
2. Expliquer le rôle du complexe apical des apicomplexés
3. Décrire les caractéristiques des straménopiles
4. Expliquer comment les oomycètes se distinguent des autres protistes.

Les chromoalvéolés constituent un super-groupe pouvant provenir d'une ou plusieurs endosymbioses. Les données moléculaires ne sont pas en faveur d'une origine monophylétique du super-groupe des chromoal-



véolés : leur histoire évolutive exacte reste à résoudre. Les alvéolés représentent une branche comprenant les *dinoflagellés*, les *apicomplexés* et les *ciliés*, qui font tous partie d'une même lignée, malgré leurs modes de déplacement différents. Un caractère commun est la présence de vésicules, des alvéoles (d'où le nom des alvéolés) sous leur membrane plasmique (figure 29.11). Les alvéoles peuvent intervenir dans les transports membranaires, comme c'est le cas pour l'appareil de Golgi. Une deu-

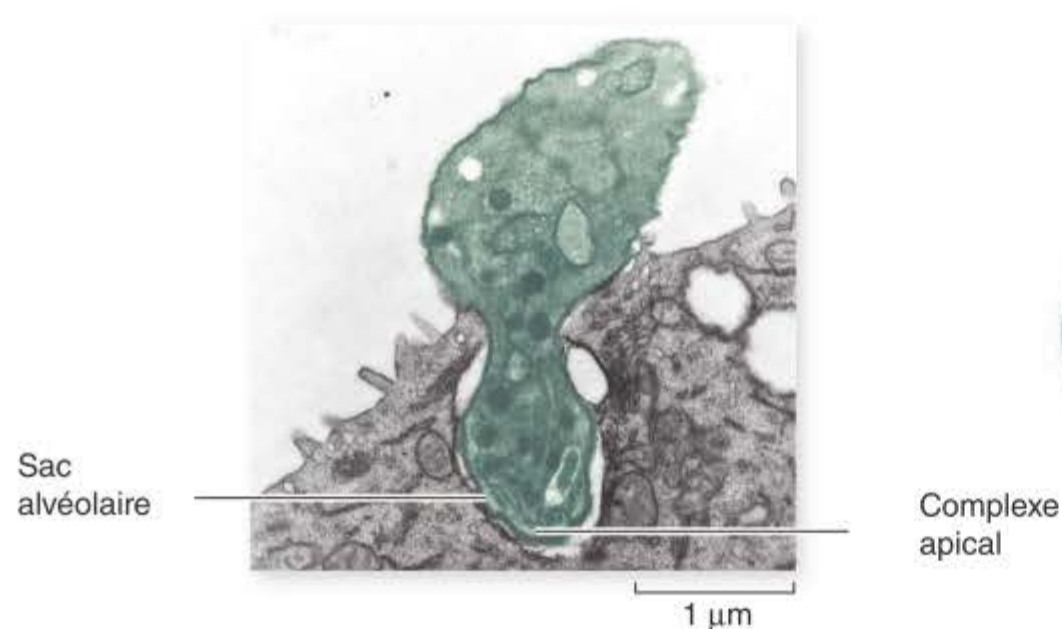


Figure 29.11 Une alvéole est une série de vésicules située immédiatement sous la membrane plasmique des dinoflagellés, des apicomplexés et des ciliés. Le complexe apical des apicomplexés introduit le parasite dans les cellules hôtes.



18,500x

Figure 29.12 Un des flagelles des straménopiles porte des poils très minces.

xième branche des chromalvéolés est celle des straménopiles, avec les algues brunes, les diatomées et les oomycètes (champignons aquatiques). Leur nom se réfère aux minces poils typiques présents sur un des deux flagelles de ces organismes (figure 29.12), mais certaines espèces ont perdu ces poils au cours de leur évolution.

Les dinoflagellés sont des protistes photosynthétiques avec des caractères particuliers

La moitié des dinoflagellés sont des unicellulaires photosynthétiques biflagellés. Ils vivent en mer et dans les eaux douces. Certains sont luminescents et sont en partie responsables du scintillement et des flashes lumineux que l'on observe parfois pendant la nuit en mer, spécialement sous les tropiques.

Les flagelles, les enveloppes protectrices et la biochimie des dinoflagellés sont caractéristiques, et ce groupe ne semble directement apparenté à aucun autre embranchement. Des plaques formées d'une matière proche de la cellulose, souvent incrustées de silice, entourent les cellules (figure 29.13). Deux sillons se trouvant à la limite de ces plaques abritent généralement les flagelles : l'un entoure la cellule comme une ceinture et l'autre est perpendiculaire au premier. Par leur battement dans les sillons, les flagelles font tourner le dinoflagellé en mouvement.

La plupart des dinoflagellés possèdent les chlorophylles *a* et *c*, en plus des caroténoïdes : par leurs chloroplastes, ils ressemblent donc aux diatomées et aux algues brunes et ces chloroplastes proviennent peut-être de relations endosymbiotiques avec des membres de ces groupes.

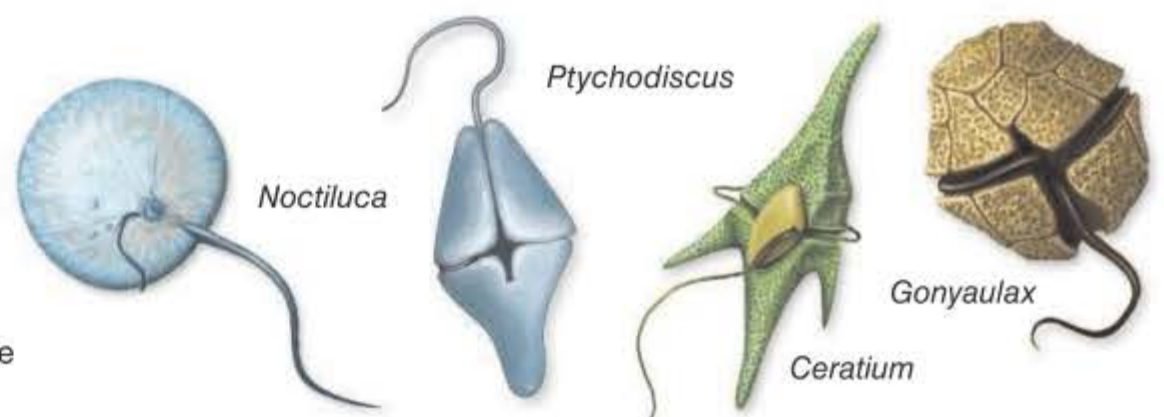


Figure 29.13 Quelques dinoflagellés. *Noctiluca*, qui ne possède pas l'armure cellulosique typique de la plupart des dinoflagellés, est un des organismes bioluminescents des mers chaudes. Dans les trois autres genres, on voit le petit flagelle circulaire dans son sillon et le plus long qui s'écarte de la cellule du dinoflagellé (Les dessins ne sont pas à la même échelle.)

Bien que la reproduction sexuée existe en cas de sous-alimentation, les dinoflagellés se reproduisent surtout par division cellulaire asexuée. Cette division est une forme particulière de mitose au cours de laquelle les chromosomes restés condensés et se divisent longitudinalement à l'intérieur d'une enveloppe nucléaire permanente. Après la duplication des nombreux chromosomes, le noyau se divise en deux.

Le chromosome des dinoflagellés diffère aussi de celui des autres eucaryotes par le fait que l'ADN n'est généralement pas associé à des histones. Chez tous les autres eucaryotes, l'ADN chromosomique forme des complexes avec les histones pour produire les nucléosomes, structures qui représentent la première étape de la condensation de l'ADN dans le noyau (voir chapitre 10). La façon dont les dinoflagellés conservent des chromosomes distincts avec peu d'histones reste un mystère.

Les marées rouges : développement explosif de dinoflagellés

Les « marées rouges » toxiques et destructrices fréquentes dans les régions littorales sont souvent liées à une explosion brutale des populations, ou efflorescences, de dinoflagellés, dont les pigments colorent l'eau (figure 29.14). Ces efflorescences sont le plus souvent déclenchées par un excès de nutriments provenant de l'agriculture ou d'autres activités humaines. Les marées rouges ont des conséquences graves et préjudiciables pour l'industrie de la pêche dans le monde. Une vingtaine d'espèces de dinoflagellés produisent des toxines puissantes qui bloquent le diaphragme et provoquent des accidents respiratoires chez de nombreux vertébrés. Beaucoup de poissons, oiseaux et mammifères marins peuvent mourir quand les dinoflagellés toxiques sont abondants.

Le parasite responsable du paludisme fait partie des apicomplexés

Les apicomplexés, ou sporozoaires, sont des parasites d'animaux et produisent des spores. On les appelle apicomplexés en raison de la disposition particulière de fibrilles, microtubules, vacuoles et autres orga-



Figure 29.14 Marée rouge. Malgré leur petite taille, les énormes populations de dinoflagellés, comme cette espèce de *Gymnodinium*, sont capables de colorer la mer en rouge et de libérer des toxines dans l'eau.

nites cellulaires à une extrémité de la cellule, le *complexe apical* (voir figure 29.11). Le complexe apical est un ensemble de cytosquelette et de sécrétions permettant à l'apicomplexé d'envahir son hôte. L'apicomplexé le mieux connu est la cause du paludisme, ou malaria, *Plasmodium*.

Plasmodium et paludisme

Le *Plasmodium* se glisse à l'intérieur des érythrocytes de son hôte en se contractant comme une amibe. Comme celui des autres apicomplexés, son cycle de développement est complexe et comporte des stades sexués et asexués et une alternance entre des hôtes différents, dans le cas présent, les moustiques (*Anopheles gambiae*) et les humains (figure 29.15). Bien que possédant des mitochondries, *Plasmodium* est un *microaérophile*, se développant mieux dans un milieu pauvre en O₂ et riche en CO₂.

Les tentatives d'éradication du paludisme se sont concentrées sur (1) l'élimination des moustiques vecteurs, (2) la création de médicaments toxiques pour les parasites après leur entrée dans l'organisme humain et (3) la mise au point de vaccins. Dans les années 1940 à 1960, l'emploi du dichlorodiphényltrichloroéthane (DDT) a éliminé les moustiques des États-Unis, d'Italie, de Grèce et de certaines régions d'Amérique Latine. Pendant un certain temps, il a semblé possible d'éliminer le paludisme de l'ensemble du globe. Cet espoir a cependant été rapidement anéanti par le développement de moustiques résistants au DDT dans de nombreuses régions. L'utilisation du DDT a de plus été une source de graves problèmes pour l'environnement. En plus des problèmes résultant des souches résistantes de moustiques, sont apparues des souches de *Plasmodium* résistantes aux médicaments traditionnellement utilisés contre elles, comme la quinine.

Un vaccin expérimental contenant une protéine de surface d'un parasite responsable du paludisme, *P. falciparum*, semble induire une défense immunitaire contre de nouvelles infections. Lors des tests, six des sept personnes vaccinées n'ont pas été atteintes du paludisme après avoir été piquées par des moustiques porteurs de *P. falciparum*. On espère que ce nouveau vaccin pourra combattre le paludisme. Une bonne vingtaine de vaccins contre cette maladie sont à différents stades de développement. (Le chapitre 24 comporte une discussion des séquences génomiques du *Plasmodium* et du moustique vecteur.)

Les grégaires

Les grégaires sont un autre groupe d'apicomplexés qui se servent de leur complexe apical caractéristique pour se fixer à l'épithélium intestinal des arthropodes, annélides et mollusques. La plus grande partie du corps de la grégarine, en dehors du complexe apical, est la cavité intestinale, et les aliments semblent passer par le complexe apical de fixation de la cellule (figure 29.16).

Le toxoplasme

Grâce à son complexe apical, *Toxoplasma gondii* envahit les cellules épithéliales de l'intestin humain. La plupart des individus infectés par le parasite développent une réponse immunitaire empêchant tout dégât définitif. En l'absence de système immunitaire en parfait état, cependant, le toxoplasme peut endommager le cerveau (figure 29.17), le cœur et les tissus osseux, en plus de l'intestin et du tissu lymphatique, au cours de longues périodes infectieuses. Les malades du SIDA sont particulièrement

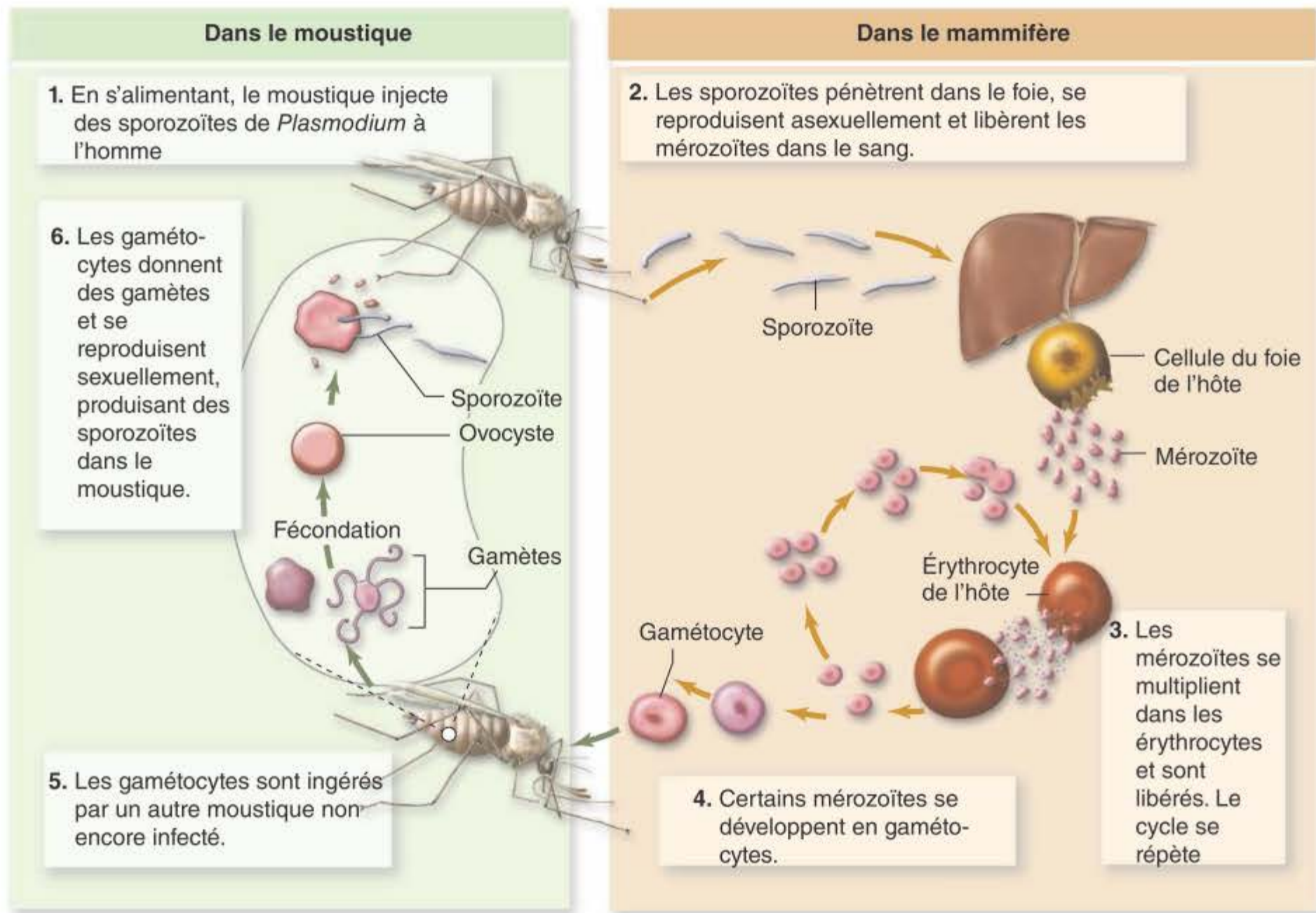


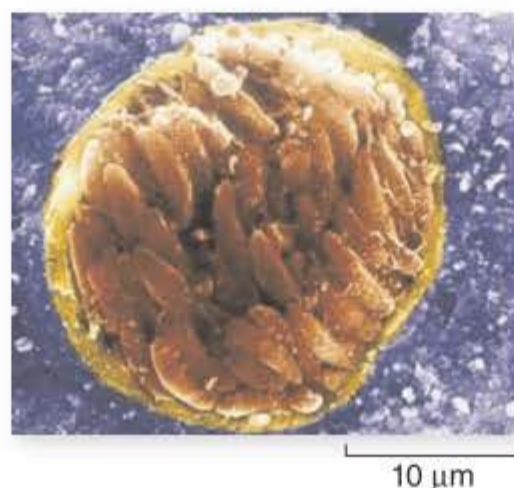
Figure 29.15 Cycle de développement de *Plasmodium*. Le cycle de développement de *Plasmodium*, l'apicomplexé responsable du paludisme, est complexe, alternant entre les moustiques et les mammifères.



Figure 29.16 Pénétration d'une grégarine dans une cellule.

Figure 29.17
Photomicrographie d'un cyste rempli de *Toxoplasma*.

Toxoplasma peut pénétrer dans le cerveau et former des cystes remplis de parasites qui se répliquent lentement.



susceptibles à l'infection par le toxoplasme. Si une femme enceinte touche une litière de chat, les toxoplasmes parasitant le chat peuvent, s'ils sont ingérés, traverser la barrière du placenta et nuire au fœtus en développement, dont le système immunitaire est encore immature.

Les ciliés sont caractérisés par leur mode de locomotion

Comme leur nom l'indique, la plupart des ciliés sont caractérisés par un grand nombre de cils (minces poils mobiles). Leurs cils sont disposés soit en rangées longitudinales, soit en spirales autour du corps. Ils sont ancrés aux microtubules sous la membrane plasmique (voir chapitre 5) et battent de façon coordonnée. Dans certains groupes, les cils ont des fonctions spécialisées, ils peuvent fusionner en feuillets, épis et bâtonnets et fonctionner alors comme bouches, nageoires, dents ou pattes.

Les ciliés possèdent une pellicule, enveloppe externe solide, mais flexible, qui leur permet de se glisser entre les obstacles ou de les contourner.

Micronoyau et macronoyau

Les cellules de tous les ciliés connus contiennent deux types différents de noyaux, un petit **micronoyau** et un **macronoyau** plus volumineux (figure 29.18). L'ADN du macronoyau est transcrit pour permettre les activités quotidiennes de l'organisme. Le macronoyau est typiquement polyploïde et peut contenir jusqu'à 1000 copies de chaque chromosome. Le micronoyau est diploïde et fonctionne seulement pour la reproduction sexuée. Son ADN n'est pas transcrit.

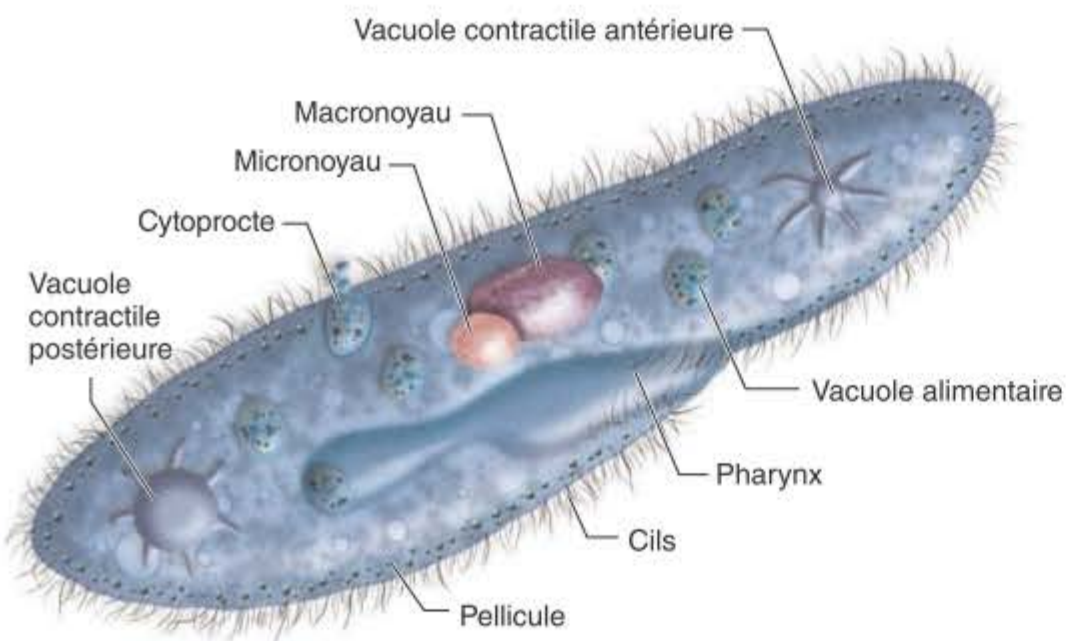


Figure 29.18 Paramécie. Les principales caractéristiques de ce cilié sont les cils, les deux noyaux et les nombreux organites spécialisés.

Les vacuoles

Les ciliés forment des vacuoles pour ingérer leur nourriture et contrôler leur équilibre hydrique. La nourriture pénètre d'abord dans le pharynx qui, chez *Paramecium*, est tapissé de cils fusionnés en membrane (voir figure 29.18). Du pharynx, la nourriture pénètre dans des vacuoles alimentaires, où des enzymes et l'acide chlorhydrique participent à sa digestion. Après quoi, la vacuole déverse ses déchets par un pore spécial de la pellicule, le *cytoprocte*, qui est en fait une vésicule d'exocytose apparaissant périodiquement quand des particules solides doivent être expulsées.

Les vacuoles contractiles, qui contrôlent le bilan hydrique, grandissent périodiquement et se contractent en se vidant à l'extérieur de l'organisme.

La conjugaison : échange de micronoyaux

Comme la majorité des ciliés, les paramécies ont un processus sexué, la conjugaison, au cours duquel deux cellules individuelles restent attachées l'une à l'autre pendant plusieurs heures (figure 29.19).

Il existe de nombreux types sexuels de paramécies. Seules les cellules appartenant à deux types différents peuvent conjuguer. À partir de chaque micronoyau, la méiose produit plusieurs micronoyaux haploïdes et les deux partenaires échangent un micronoyau par un pont cytoplasmique.

Dans chacun des individus participant à la conjugaison, le nouveau micronoyau fusionne avec l'un de ceux qui s'y trouvaient déjà, produisant un nouveau micronoyau diploïde. Après la conjugaison, le macronoyau dégénère dans les deux cellules, tandis que le nouveau micronoyau diploïde se divise par mitose et donne deux nouveaux micronoyaux diploïdes identiques dans chaque individu.

Un de ces micronoyaux devient le précurseur du futur micronoyau de cette cellule, tandis que l'autre subit de nombreuses réplifications de l'ADN et devient le nouveau macronoyau. Cette ségrégation complète du matériel génétique est particulière aux ciliés et, de ce fait, ces organismes conviennent parfaitement pour étudier certains aspects de la génétique.

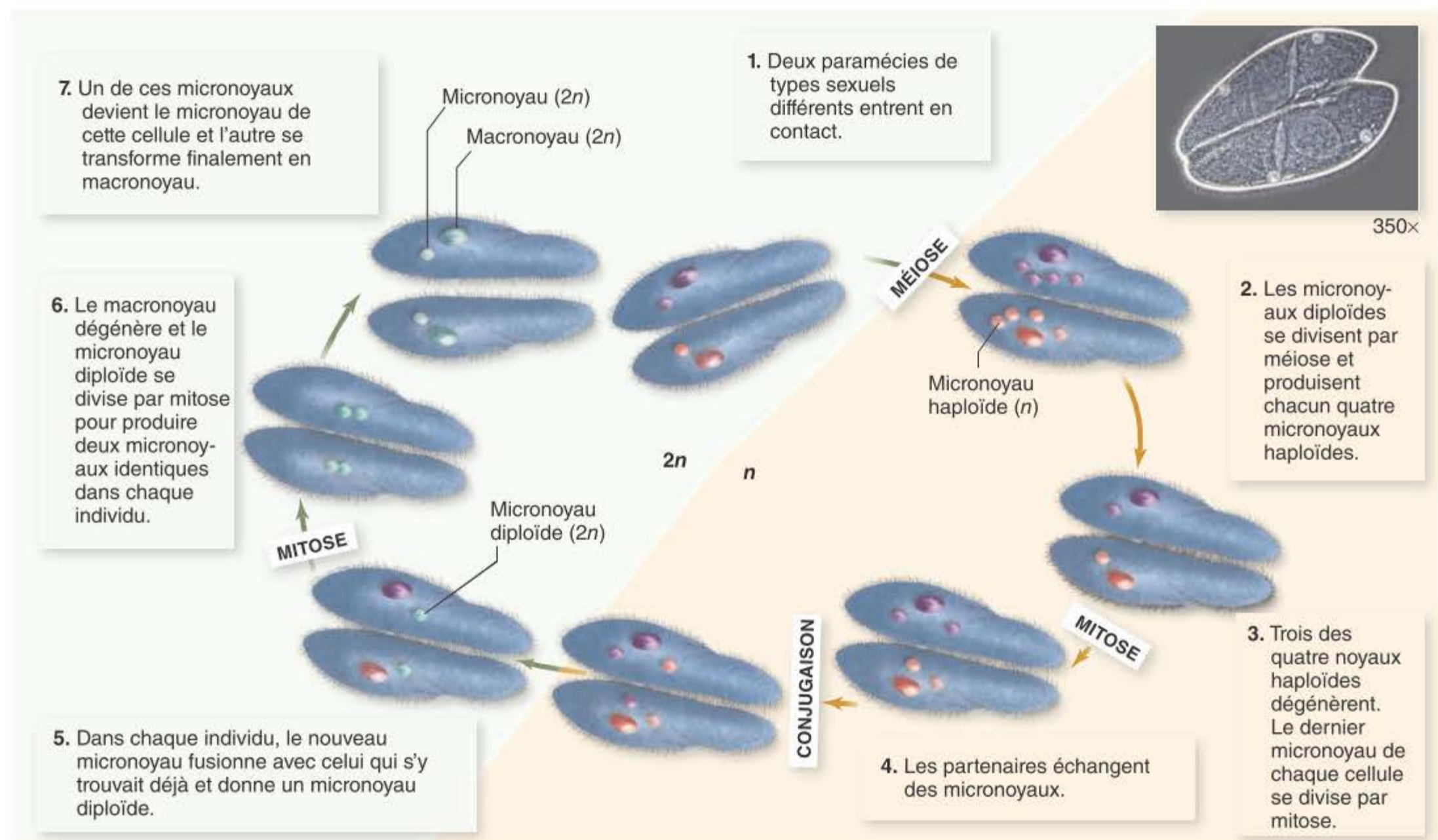


Figure 29.19 Cycle de vie de la paramecie. Lors de la reproduction sexuée, deux cellules adultes fusionnent par conjugaison.

Les souches « tueuses »

Des souches de paramécies qui en tuent d'autres ont longtemps intrigué les chercheurs. À l'origine, on pensait que les souches tueuses possédaient des gènes codant une substance toxique pour les souches sensibles. On a constaté que la véritable source de la toxine était en fait une bactérie endosymbiotique présente dans les souches « tueuses ». Si cette bactérie est ingérée par une souche « non tueuse », elle libère la toxine et la paramécie sensible meurt.

Les algues brunes marines peuvent être de grande taille

Avec les diatomées et les oomycètes (« champignons aquatiques »), les algues brunes constituent le groupe des straménopiles, au sein des chromoalvéolés. Les algues brunes sont les algues marines dominantes dans beaucoup de régions septentrionales (figure 29.20). Leur cycle de vie **haplodiplontique** est caractérisé par une alternance de générations entre un sporophyte (diploïde) et un gamétophyte (haploïde) pluricellulaires (figure 29.21). Certaines cellules du sporophyte subissent la méiose et produisent des spores. Ces spores germent et donnent, par mitoses, les grands individus que nous connaissons, comme les varechs. Les gamétophytes sont le plus souvent des organismes beaucoup plus petits, filamenteux, larges parfois de quelques centimètres.



Figure 29.20 Algue brune. Le varech géant, *Macrocystis pyrifera*, se développe dans les eaux côtières relativement peu profondes du globe et fournit alimentation et protection à de nombreux organismes différents.

Même dans un environnement aquatique, le transport peut être un défi pour les très grandes algues brunes. Des faisceaux de cellules spécialisées facilitent le transport dans certaines espèces (voir figure 23.10). Même si les grandes algues brunes ressemblent à des plantes, elles ne disposent pas de tissus complexes comme le xylème des plantes.

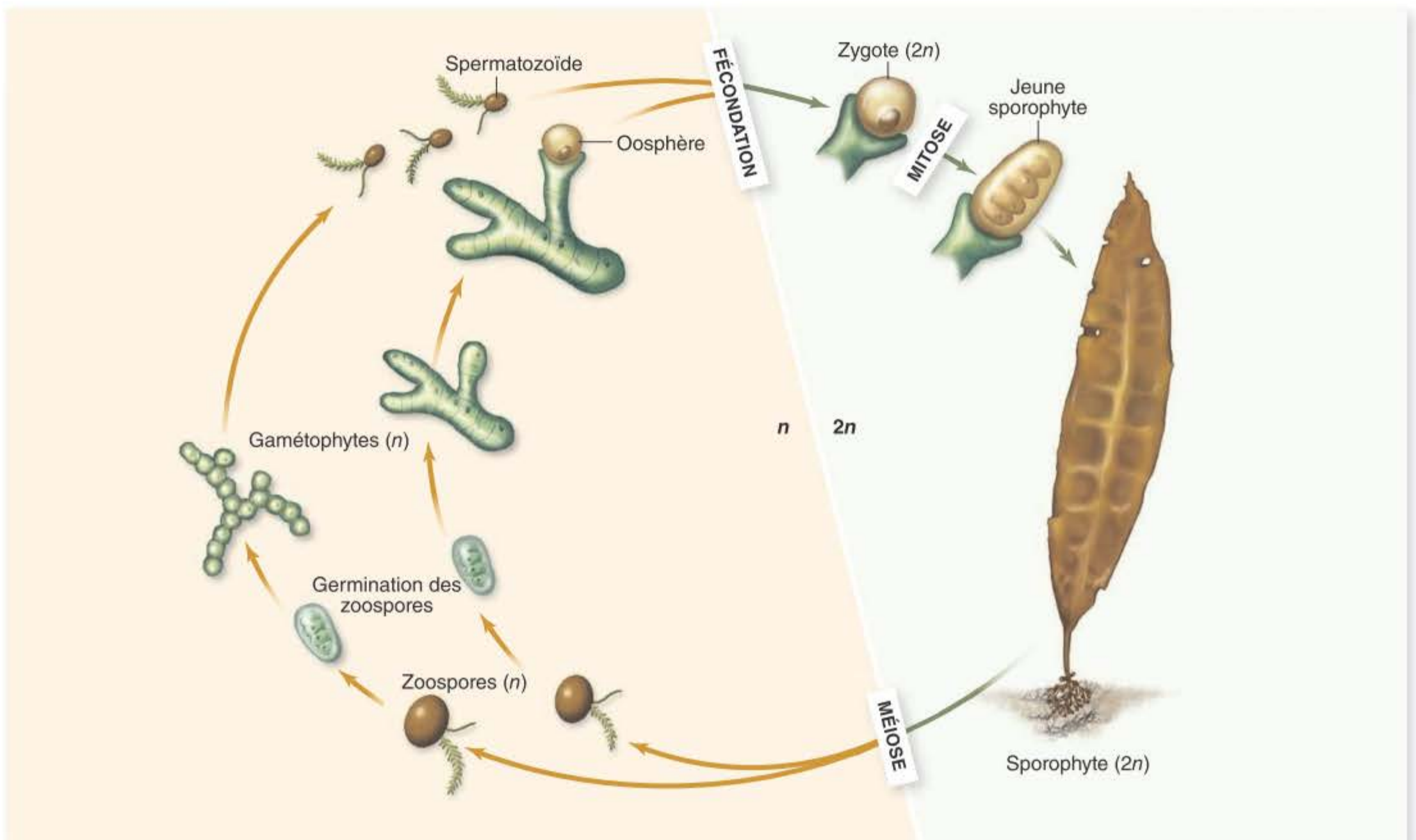


Figure 29.21 Cycle de développement d'une algue brune, *Laminaria*. Dans ce cycle, on trouve les stades pluricellulaires haploïde et diploïde, mais les gamétophytes mâle et femelle sont très petits.

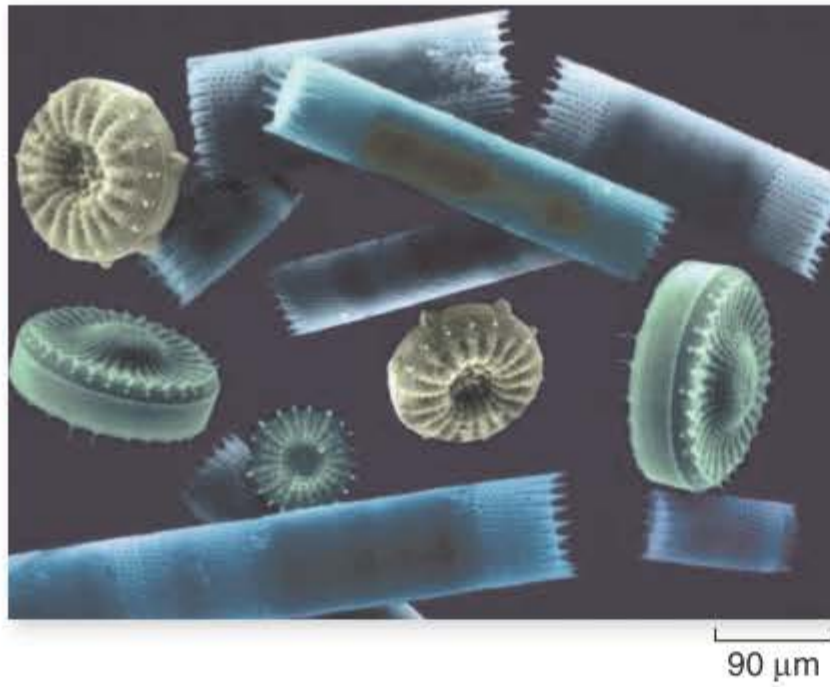


Figure 29.22 Diatomées. Ces différentes diatomées à symétrie rayonnante possèdent deux valves de silice particulières.

Les diatomées sont des organismes unicellulaires avec une double valve

Les diatomées, qui appartiennent à l'embranchement des chrysophytes, sont des organismes unicellulaires photosynthétiques pourvus d'une paroi bipartite spéciale, composée de silice opaline, avec souvent des ornements remarquables (figure 29.22). Les valves des diatomées ressemblent à de petites boîtes avec couvercle, une moitié s'emboîtant dans l'autre. Leurs chloroplastes, qui contiennent les chlorophylles *a* et *c*, ainsi que des caroténoïdes, rappellent ceux des algues brunes et des dinoflagellés. Les diatomées produisent un glucide particulier, la chrysolaminarine.

Certaines se déplacent grâce à deux longs sillons, les *raphés* (figure 29.23). Le mécanisme exact n'est pas encore élucidé et il peut impliquer l'éjection, par le raphé, de jets de mucopolysaccharides par le raphé qui propulsent la diatomée. Les diatomées pennées possédant un raphé peuvent glisser dans un sens et dans l'autre les unes sur les autres et prendre des formes qui se modifient sans cesse.

Certains oomycètes, ou « champignons aquatiques » sont pathogènes

Tous les oomycètes sont soit parasites, soit saprophytes (organismes qui se nourrissent de matière organique morte). On a d'abord considéré ces organismes comme des champignons, d'où le terme de *champignons aquatiques* et le suffixe *-mycète*.

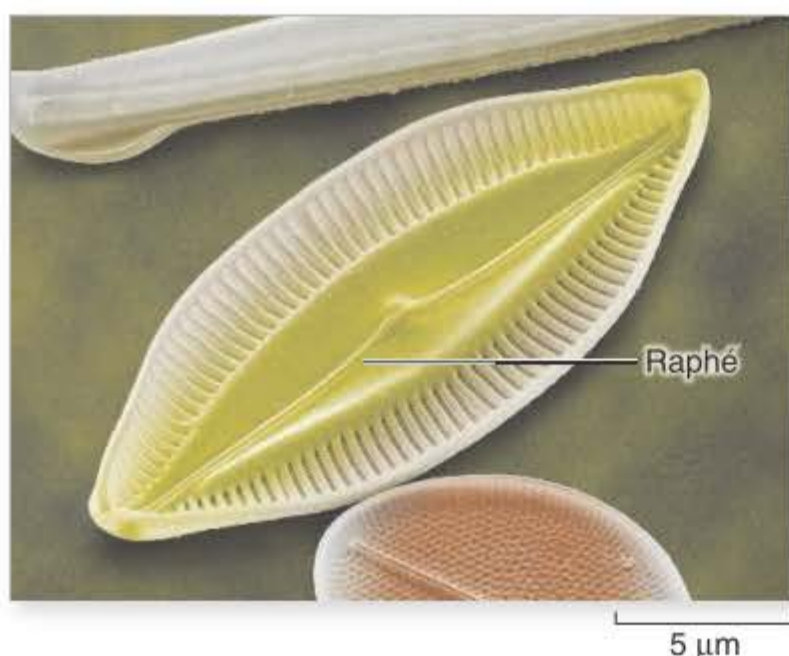


Figure 29.23 Le raphé des diatomées pennées est bordé par des fibrilles qui interviennent dans le déplacement.

On les distingue des autres protistes par la structure de leurs spores mobiles, ou zoospores, qui portent deux flagelles inégaux, l'un orienté vers l'avant et l'autre vers l'arrière. Les zoospores sont produites asexuellement dans un sporocyste. La reproduction sexuée implique la formation d'organes reproducteurs mâles et femelles (gamétocystes) qui donnent des gamètes. La plupart des oomycètes vivent dans l'eau, mais des formes terrestres apparentées sont pathogènes pour les plantes.

Phytophthora infestans, responsable du mildiou de la pomme de terre, a été, en association avec des conditions climatiques et une situation sociale difficile, à l'origine d'une famine en Irlande de 1845 à 1847. Au cours de cette famine, quelque 400 000 personnes sont mortes de faim ou de maladies aggravées par la faim et environ 2 millions d'Irlandais ont émigré vers les États-Unis et ailleurs.

Un autre oomycète, *Saprolegnia*, est un pathogène des poissons capable de causer de lourdes pertes dans les piscicultures. Quand ces poissons sont relâchés dans les lacs, le parasite peut infecter les amphibiens et tuer des millions de leurs œufs à la fois à certains endroits. On suppose que ce parasite participe au déclin des amphibiens.

Synthèse 29.4

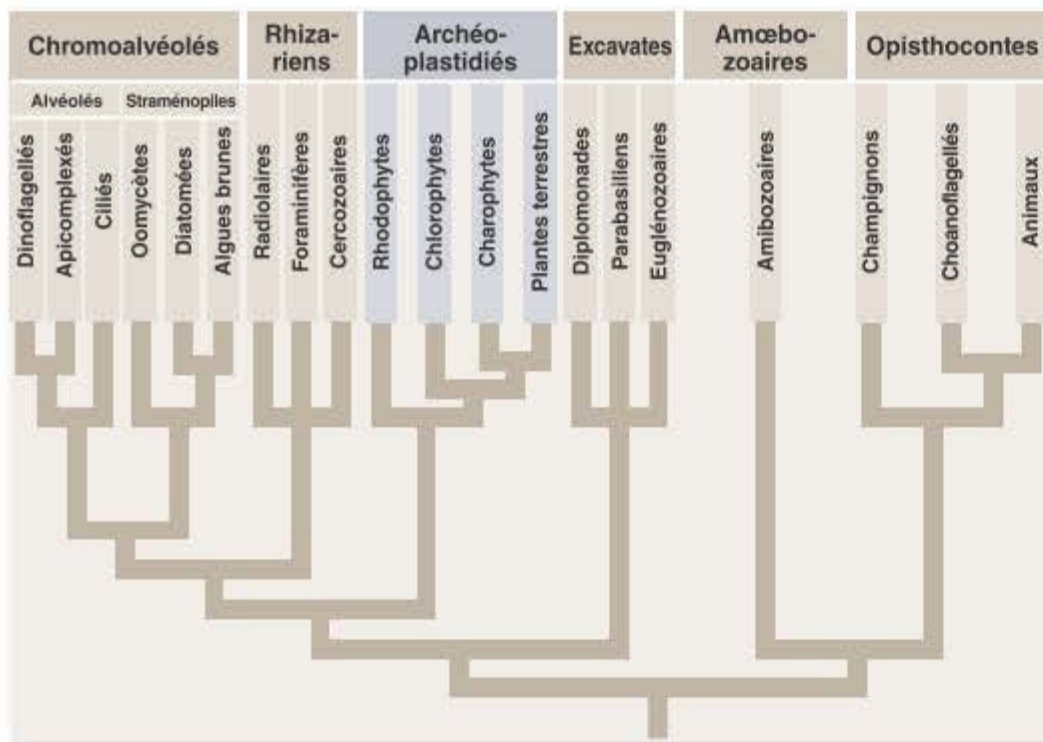
Tous les alvéolés possèdent des vésicules appelées alvéoles. Les dinoflagellés ont une paire de flagelles perpendiculaires entre eux qui leur permettent de nager en tournant. Les efflorescences de dinoflagellés provoquent des marées rouges. Les apicomplexés parasitent les animaux, ils possèdent un complexe apical formé d'un cytosquelette et de structures sécrétrices facilitant leur pénétration dans leur hôte. Les ciliés sont des protistes unicellulaires hétérotrophes avec des cils utilisés pour leur alimentation et leur propulsion. La plupart des straménopiles possèdent de minces poils sur un de leurs flagelles. Les algues brunes de grande taille représentent un habitat et une source de nourriture pour les organismes marins. Elles ont une alternance de générations. Les diatomées sont unicellulaires et leurs parois siliceuses forment deux valves. Certaines peuvent se déplacer de façon autonome. Les oomycètes sont les seuls à produire des zoospores à deux flagelles inégaux.

- Quelle serait la principale difficulté pour trouver un poison permettant de combattre le plasmodium responsable de la paludisme ?
- Comment pourriez-vous reconnaître le sporophyte du gamétophyte d'une algue brune ?

29.5 Les chloroplastes des archéoplastidiés

Objectifs

1. Citer les principales caractéristiques des algues rouges.
2. Montrer comment les humains utilisent les algues rouges.
3. Expliquer pourquoi les charophytes sont considérés comme le groupe le plus proche des plantes terrestres.



Les chloroplastes des archéoplastidiés proviennent d'une endosymbiose primaire, contrairement à ceux des algues brunes, dont les cellules photosynthétiques proviennent d'une endosymbiose secondaire (voir figures 29.3 et 29.4). Comme on l'a vu dans la section 29.1, l'origine commune du génome chloroplastique de toutes les algues complique les recherches phylogénétiques, particulièrement en raison de la migration de certains gènes chloroplastiques vers le génome nucléaire. Des comparaisons à grande échelle des séquences d'ADN chez les algues brunes, rouges et vertes confirment une parenté plus étroite entre les rouges et les vertes qu'avec les brunes, classées dans les chromoalvéolés. Un groupe d'algues plus restreint, les glaucophytes, est également placé dans les archéoplastidiés. Les plastes des glaucophytes proviennent d'une endosymbiose primaire et possèdent une couche de peptidoglycane (polymère de sucres et acides aminés) qui rappelle la cyanobactérie endosymbiotique.

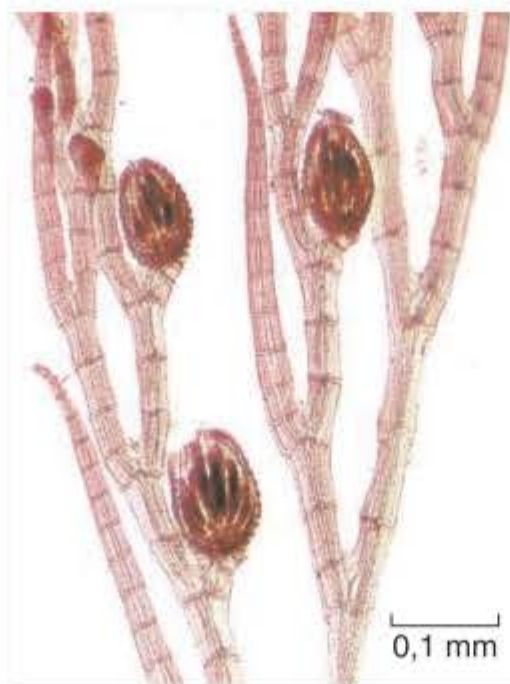


Figure 29.24 La forme et la taille des algues rouges sont très diverses.

Il existe deux groupes d'algues vertes – les chlorophytes et les charophytes – les charophytes ayant le même ancêtre que les plantes terrestres. Les plantes terrestres feront l'objet des chapitres 30 et 31 et les autres archéoplastidiés sont traités ici.

Analyse de données Pour établir une phylogénie des algues brunes, rouges et vertes, cherchez les différences entre les séquences de plusieurs gènes des génomes chloroplastiques. On trouve peu de nucléotides différents dans les gènes chloroplastiques. Les divergences sont plus nombreuses entre les gènes nucléaires des algues brunes comparées aux algues rouges et vertes qu'entre les gènes nucléaires des algues rouges et vertes. Représentez la phylogénie et expliquez-vous.

Les rhodophytes sont les algues rouges

Il existe plus de 6000 algues rouges, ou **rhodophytes** ; elles peuvent aller d'une taille microscopique aux lames de 2 m de long de *Schizymenia borealis* (figure 29.24). Beaucoup d'algues participant à l'édification des récifs coralliens appartiennent à ce groupe. Les rouleaux de sushi sont emballés dans le nori, une algue rouge. Les polysaccharides des algues rouges sont utilisés industriellement pour épaissir la crème glacée et les cosmétiques.

Cette lignée est dépourvue de flagelles et de centrioles et possède des pigments photosynthétiques accessoires : phycoérythrine, phycocyanine et allophycocyanine, inclus dans des *phycobilisomes*. Comme les algues brunes, les algues rouges ont une alternance entre générations haploïde et diploïde.

Les chlorophytes et les charophytes sont les algues vertes

Il existe deux lignées distinctes d'algues vertes : les chlorophytes, dont il est question ici, et une autre lignée, les **charophytes**, qui a donné naissance aux plantes terrestres (voir figure 29.5). Les chlorophytes sont particulièrement intéressants : on y trouve beaucoup de fossiles remontant à 900 millions d'années. Les chlorophytes actuels ressemblent beaucoup aux plantes terrestres, en particulier par la composition biochimique de leurs chloroplastes, semblable à celle des plantes. Ils contiennent les chlorophylles *a* et *b*, ainsi que des caroténoïdes.

Les chlorophytes unicellulaires

Les premières algues vertes ressemblaient probablement à *Chlamydomonas reinhardtii* ; elles se sont séparées des plantes terrestres il y a plus d'un milliard d'années (figure 29.25). Les individus sont microscopiques, ils sont verts et arrondis, et ils possèdent deux flagelles à leur extrémité antérieure. Ils vivent sur le sol et se déplacent rapidement dans l'eau par battement de leurs flagelles dans des directions opposées. Tous les *Chlamydomonas* sont haploïdes. La reproduction de *Chlamydomonas* est asexuée et sexuée mais, étant toujours unicellulaire, le cycle de vie n'est pas haplodiplophasique (voir figure 29.25).

Plusieurs lignées spécialisées ont évolué à partir d'organismes semblables à *Chlamydomonas*, y compris des algues vertes unicellulaires non mobiles. *Chlamydomonas* est capable de rétracter ses flagelles et de se fixer comme un organisme unicellulaire immobile en cas d'assèchement de la mare où il vit. Des algues communes dans le sol et sur les écorces, comme *Chlorella*, ressemblent beaucoup à *Chlamydomonas* à ce point de vue, mais sont incapables de former des flagelles.

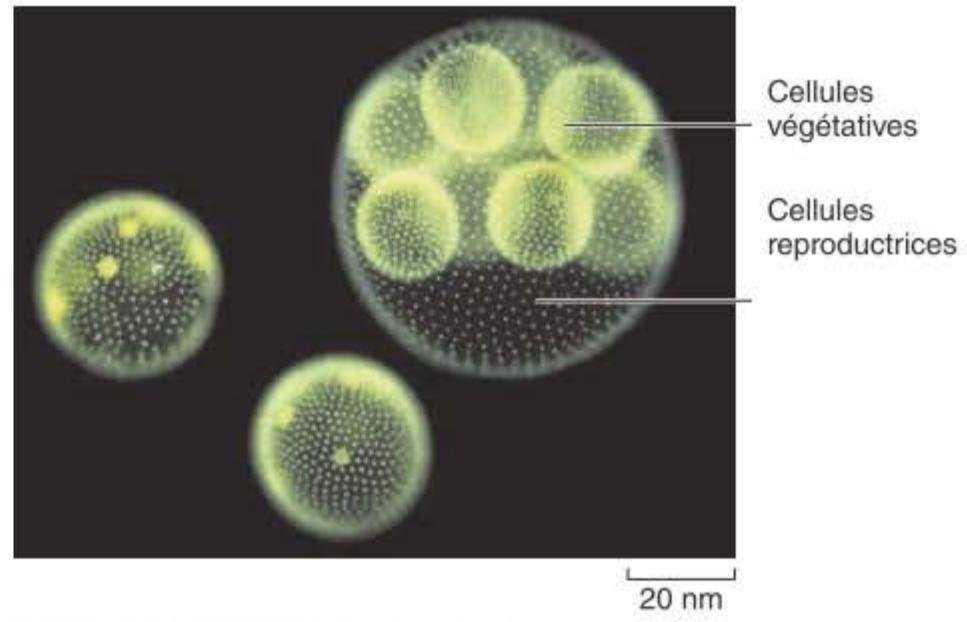
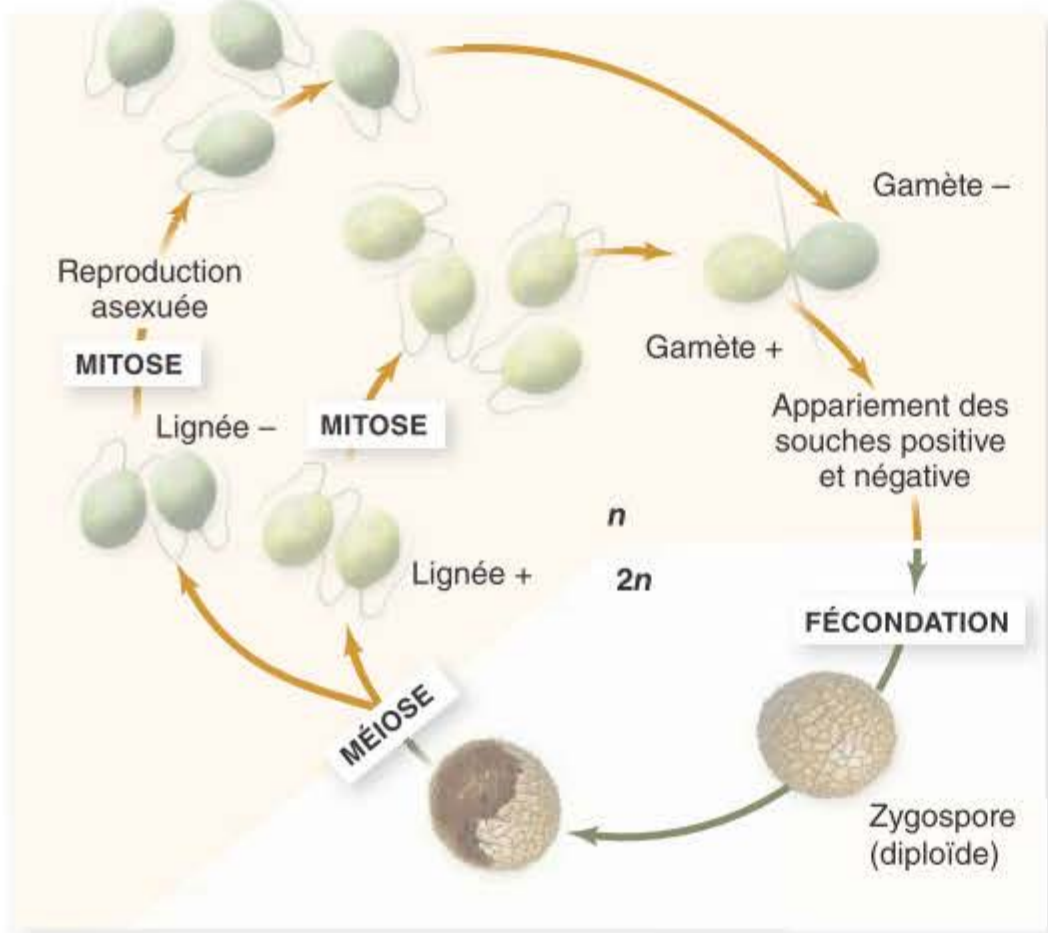


Figure 29.26 *Volvox*. Ce chlorophyte forme une colonie dont certaines cellules se spécialisent en vue de la reproduction.

? **Question** Les gamètes d'*Ulva* proviennent-ils d'une méiose ? Expliquez.

Les charophytes sont le groupe de plus proche des plantes terrestres

Les charophytes sont des algues vertes, et ils se distinguent des chlorophytes par leur étroite relation phylogénétique avec les plantes terrestres.



Figure 29.25 Cycle de vie de *Chlamydomonas*. La reproduction de ce chlorophyte unicellulaire peut être asexuée ou sexuée. Contrairement aux plantes vertes pluricellulaires, la fusion des gamètes n'est pas suivie de mitoses.

On a séquencé le génome de *Chlamydomonas reinhardtii*, et cet organisme est devenu une référence pour les travaux de génétique comparative et l'analyse de la fonction des gènes. Il est aussi largement utilisé comme hôte pour l'expression des protéines recombinantes et pour la biosynthèse des anticorps, immunotoxines, hormones et enzymes industrielles.

Spécialisation des cellules des chlorophytes coloniaux

Des formes pluricellulaires sont apparues à maintes reprises parmi les eucaryotes. Certains chlorophytes sont des exemples de spécialisation cellulaire, conséquence de la pluricellularité. Le plus élaboré de ces organismes est *Volvox* (figure 29.26), une sphère creuse composée d'une seule assise de 500 à 60 000 cellules individuelles, chacune avec deux flagelles. Quelques-unes de ces cellules seulement se reproduisent. Certaines cellules reproductrices peuvent se diviser asexuellement, bourgeonner vers l'intérieur et donner naissance à de nouvelles colonies qui restent d'abord à l'intérieur de la colonie parentale. D'autres produisent des gamètes pour la reproduction sexuée.

Le cycle haplodiplontique des chlorophytes pluricellulaires

On trouve des cycles de vie haplodiplontiques chez certains chlorophytes et streptophytes, groupe incluant les charophytes et les plantes. Chez *Ulva*, un chlorophyte pluricellulaire, il y a un gamétophyte et un sporophyte identiques, composés d'une lame biassiale (figure 29.27).

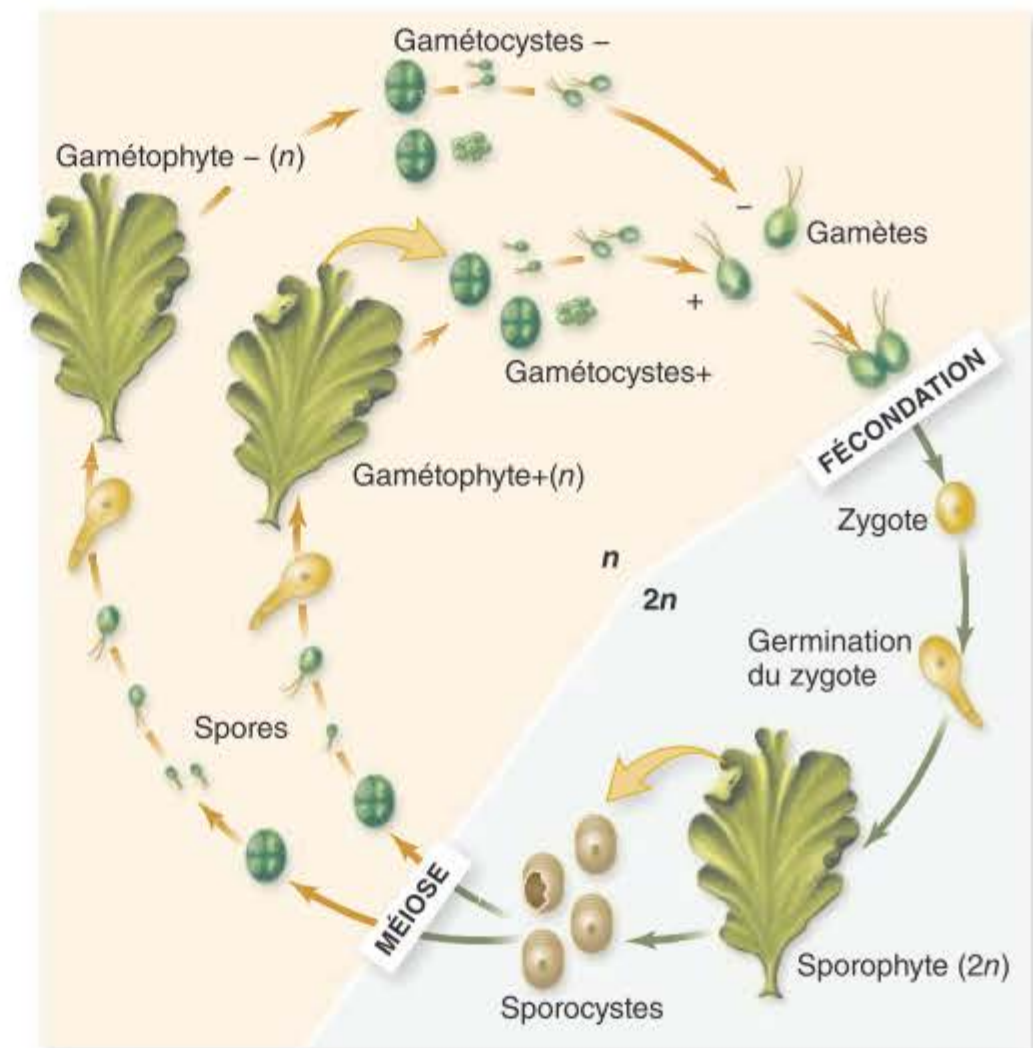


Figure 29.27 Cycle de vie d'*Ulva*. Le cycle de ce chlorophyte est haplodiplontique. Le gamétophyte et le sporophyte sont pluricellulaires et morphologiquement identiques.

En se basant sur les séquences d'ARNr et d'ADN, on considère actuellement que les charophytes sont le clade d'algues vertes le plus étroitement apparenté aux plantes terrestres. Les charophytes ont un cycle de vie haplontique.

L'identification, parmi les charophytes, du clade frère (le plus proche parent) des plantes terrestres est restée longtemps une énigme pour les biologistes parce que les fossiles de charophytes sont rares. Les deux clades candidats ont été les charales, avec quelque 300 espèces, et les coléochaetales, (figure 29.28). Ces deux lignées sont principalement des algues d'eau douce, mais les charales sont énormes, en comparaison des microscopiques coléochaetales. Ces deux clades présentent des ressemblances avec les plantes terrestres. *Coleochaete* et ses proches possèdent des communications cytoplasmiques entre les cellules, des *plasmodesmes*, que l'on retrouve dans les plantes terrestres. Chez les charales, la mitose et la cytokinèse des espèces de *Chara* sont les mêmes que dans les cellules des plantes terrestres. Dans les deux cas, la reproduction sexuée implique une oosphère volumineuse, non mobile, et des spermatozoïdes flagellés. Ces gamètes ressemblent plus à ceux des plantes terrestres qu'à ceux de beaucoup de charophytes apparentés. Ces deux clades de charophytes forment des coussins en bordure des mares d'eau douce et des marais. Il est possible qu'une espèce ancestrale ait réussi à prendre pied sur la terre ferme en s'adaptant à la sécheresse.

Synthèse 29.5

La taille des algues rouges est très diverse. Ces algues produisent des pigments accessoires qui peuvent les colorer en rouge. Elles n'ont pas de centrioles ni de flagelles et se reproduisent par alternance de générations. Les humains utilisent les algues rouges comme aliment et épaississant. Les chlorophytes possèdent des chloroplastes très semblables à ceux des plantes terrestres. Dans ce groupe, des formes unicellulaires non mobiles capables de tolérer la dessiccation ont évolué, ainsi que des organismes coloniaux montrant une certaine spécialisation des cellules. Les charophytes sont vraisemblablement les algues vertes les plus proches des plantes terrestres d'après les arguments moléculaires, la morphologie et la reproduction.

- Pourquoi peut-on s'attendre à des résultats différents d'une analyse de l'ADN nucléaire et de l'ADN des plastes ?
- Quelle est la principale barrière que des organismes terrestres ont dû surmonter pour se reproduire sexuellement ?

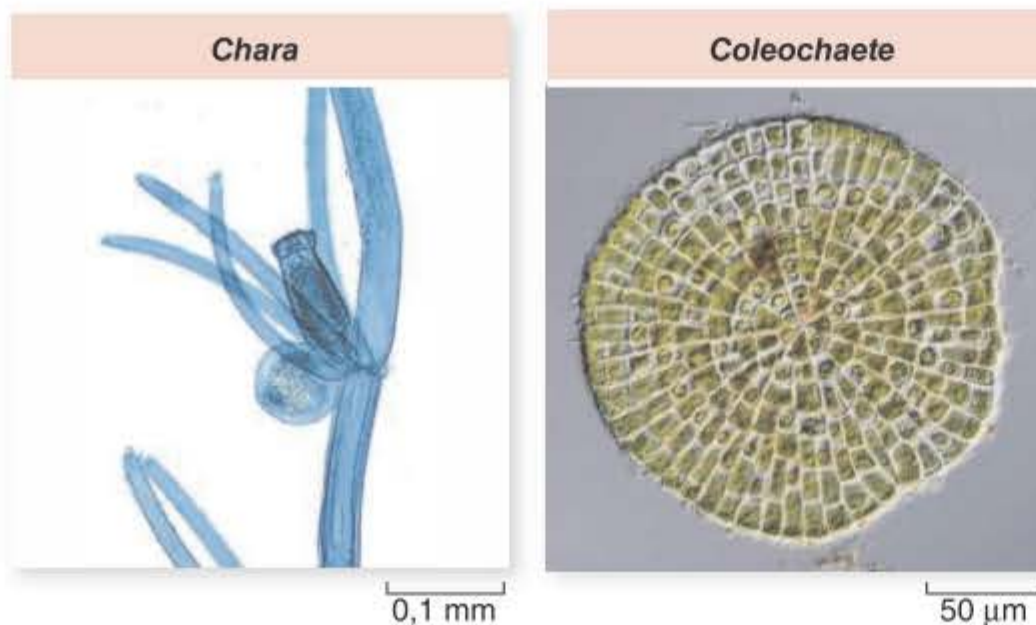
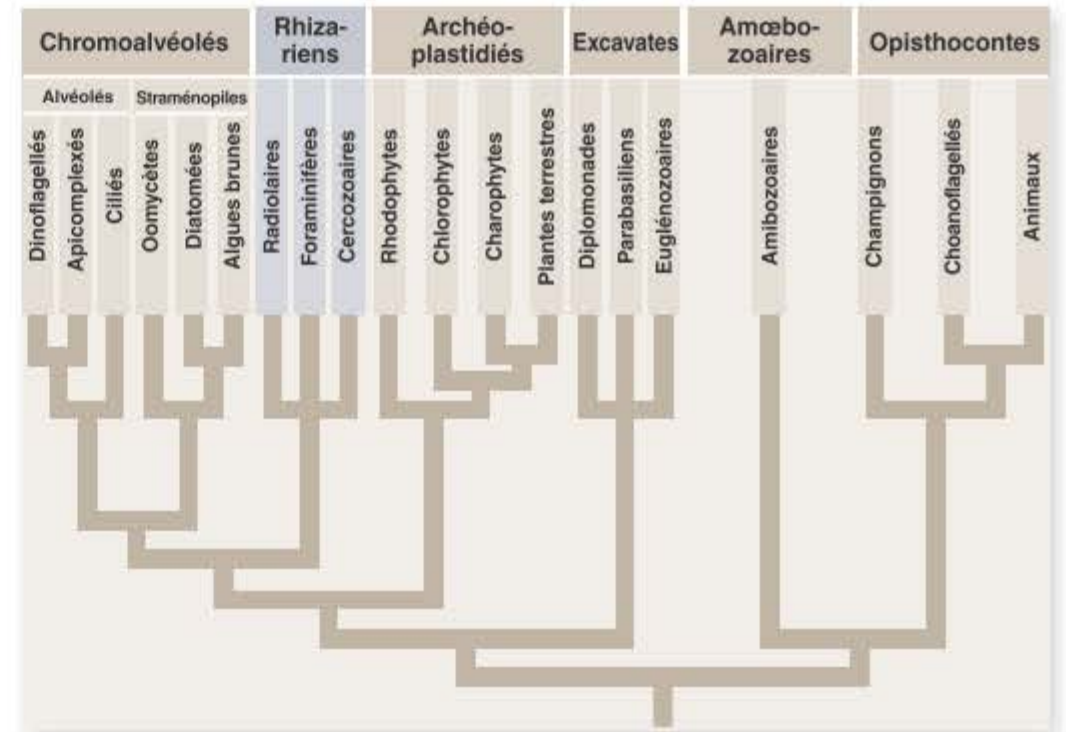


Figure 29.28 *Chara*, une charale, et *Coleochaete*, une coléochaetale, représentent les deux clades les plus proches des plantes terrestres.

29.6 Pseudopodes minces chez les rhizariens

Objectifs

1. Montrer les différences entre les carapaces de la plupart des foraminifères et des diatomées.
2. Montrer les différences entre myxomycètes cellulaires et plasmodiaux.



Les rhizariens (Rhizaria) se servent de pseudopodes pour se déplacer, mais ils diffèrent du super-groupe des amœbozoaires. Le déplacement amiboïde a été utilisé comme critère pour réunir les protistes, mais les analyses phylogénétiques basées sur les données moléculaires ont montré que le mode de locomotion, utilisé seul, n'était pas un caractère utile. Parmi les rhizariens, on a identifié trois groupes monophylétiques différents. Les radiolaires sont communs dans le phytoplancton marin. Les foraminifères font aussi partie du phytoplancton marin et leurs tests de carbonate de calcium sont à l'origine de dépôts crayeux. On trouve les cercozoaires dans le sol.

Les radiolaires possèdent un squelette de silice

Les *radiolaires* sécrètent des squelettes opalins formés de silice. Ces squelettes donnent aux organismes unicellulaires une forme distincte, avec une symétrie bilatérale ou axiale. Ils ont des formes élaborées et très belles, avec des pseudopodes associés à des protubérances épineuses du squelette et parfois sous-tendus par des faisceaux de microtubules (figure 29.29).

Les fossiles de foraminifères sont à l'origine d'énormes dépôts calcaires

L'embranchement des foraminifères comprend des protistes marins hétérotrophes. Leur diamètre varie d'une vingtaine de micromètres à plusieurs centimètres. Ils ressemblent à de minuscules coquillages et peuvent former des couches épaisses de 3 m dans les sédiments marins. Une caractéristique de ce groupe est la présence de coquilles percées de

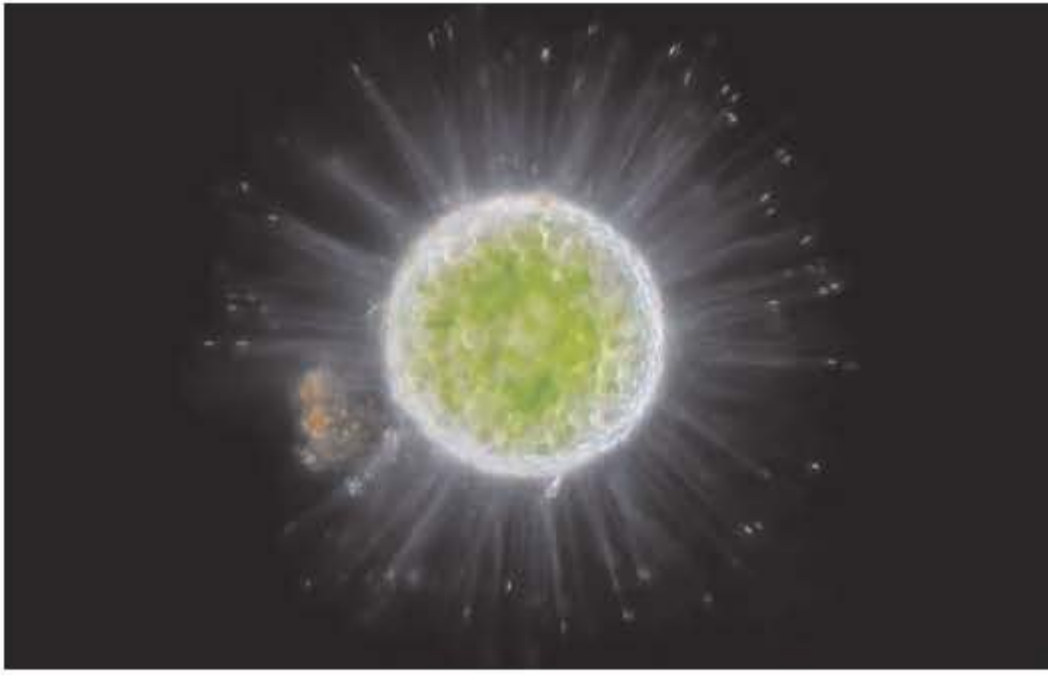


Figure 29.29 *Actinosphaerium* (radiolaire) et ses pseudopodes en aiguilles.

pores (appelées *tests*), composées de matières organiques généralement renforcées par des particules de carbonate de calcium, de sable, ou même de plaques provenant de restes d'échinodermes ou de spicules (minuscules aiguilles de carbonate de calcium) de squelettes d'éponges.

L'aspect des foraminifères peut être très différent suivant les matériaux de construction utilisés. Certains ont une coloration vive, rouge, saumon ou jaune-brun.

La plupart des foraminifères vivent dans le sable ou sont fixés à d'autres organismes, mais deux familles sont composées d'organismes planctoniques flottants. Le test peut être formé d'une seule chambre, mais il y en a le plus souvent plusieurs, organisées en spirale et rappelant un minuscule escargot. De minces protubérances cytoplasmiques, les *pseudopodes*, émergent par les ouvertures du test (figure 29.30). Ces pseudopodes sont utilisés pour nager, pour rassembler les matériaux des tests et pour l'alimentation. Les foraminifères se nourrissent de divers petits organismes.

Le cycle de vie des foraminifères est extrêmement complexe, avec une alternance entre générations haploïde et diploïde. Les tests de foraminifères se sont accumulés massivement dans les dépôts fossiles pendant plus de 200 millions d'années. En raison de leur excellente conservation et de leur grande diversité, les foraminifères sont des marqueurs géologiques très importants. La présence de foraminifères différents sert souvent de repère dans la recherche des couches contenant du pétrole. Dans le monde entier, les calcaires, comme les fameuses falaises blanches de Douvres, au sud de l'Angleterre, sont souvent riches en foraminifères (figure 29.31).



Figure 29.30 Exemple de foraminifère. De longues et minces protubérances cytoplasmiques, les pseudopodes, émergent par les pores du test calcaire de ce foraminifère vivant.



Figure 29.31 Les falaises blanches de Douvres. Le calcaire de ces falaises est composé presque exclusivement de structures calcifiées de fossiles de protistes, y compris de foraminifères.

Les cercozoaires se déplacent à l'aide de flagelles et de pseudopodes

Les cercozoaires sont un groupe de protistes morphologiquement hétérogène vivant surtout dans le sol. Certains utilisent des flagelles pour leurs déplacements, mais d'autres forment des pseudopodes. Certains ont une carapace à base de silice formée d'écailles ou de plaques. L'ancêtre d'un cercozoaire, *Paulinella chromatophora*, a peut-être ingéré une algue verte il y a seulement 60 millions d'années et établi une relation endosymbiotique (figure 29.32). C'est pour mieux comprendre l'évolution de l'endosymbiose que cette espèce est étudiée.

Synthèse 29.6

Les rhizariens se déplacent à l'aide de pseudopodes en forme d'aiguilles. Beaucoup de foraminifères occupent des habitats marins. La plupart possèdent un test de carbonate de calcium et sont à l'origine de vastes dépôts calcaires fossiles, alors que les cercozoaires et les radiolaires ont des carapaces de silice.

- Comment pourriez-vous voir si le déplacement amiboïde par pseudopodes est un bon caractère pour reconstituer la phylogénie des protistes ?



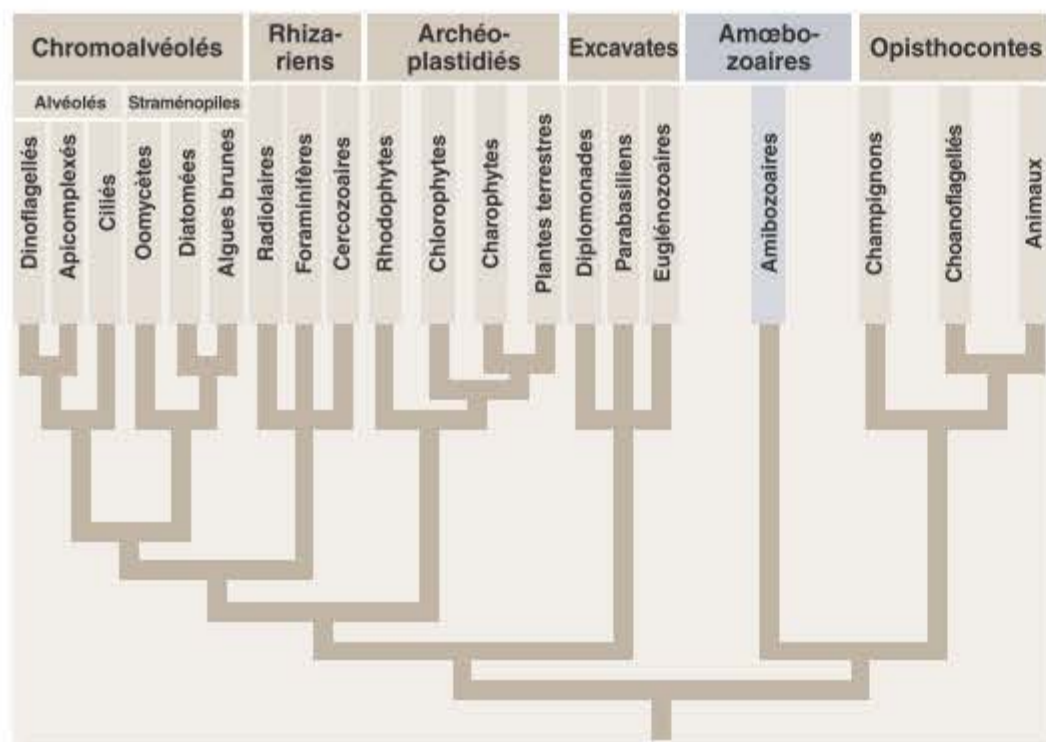
Figure 29.32 Un cercozoaire, *Paulinella chromatophora*. Les cercozoaires sont peut-être issus d'une endosymbionte récente, permettant de comprendre l'évolution de l'endosymbiose.

29.7 Pseudopodes lobés chez les amœbozoaires

Objectif

1. Expliquer comment les amibes se déplacent.

Les amibes se déplacent au moyen de leurs pseudopodes. Comme on l'a vu à la section 29.6, les pseudopodes sont des projections cytoplasmiques qui s'allongent et tirent l'amibe vers l'avant ou ingèrent des particules alimentaires, grâce à un courant cytoplasmique. L'amibe projette un pseudopode, puis elle s'écoule dans celui-ci (figure 29.33). Des microfilaments d'actine et de myosine semblables à ceux des muscles participent à ces mouvements. Les pseudopodes sont susceptibles



de se former partout sur l'organisme, qui peut ainsi se déplacer dans tous les sens. Les amibes du super-groupe des amœbozoaires sont apparentées aux opisthocontes, où l'on trouve aussi les champignons et les animaux. Les organismes de ces deux super-groupes possèdent un seul flagelle, alors qu'il y en a au moins deux dans les autres super-groupes. Les amœbozoaires et les opisthocontes sont réunis sous le terme unicontes, « uni » rappelant l'unique flagelle ; ce sont cependant deux super-groupes distincts.

Figure 29.33
Amoeba proteus.

Les protubérances sont des pseudopodes servant au déplacement de l'amibe.

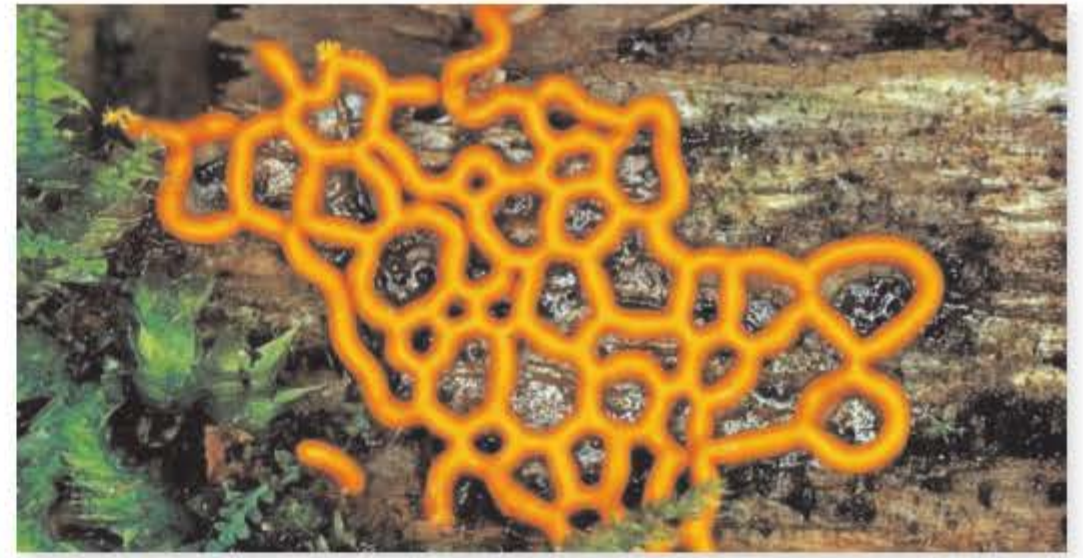
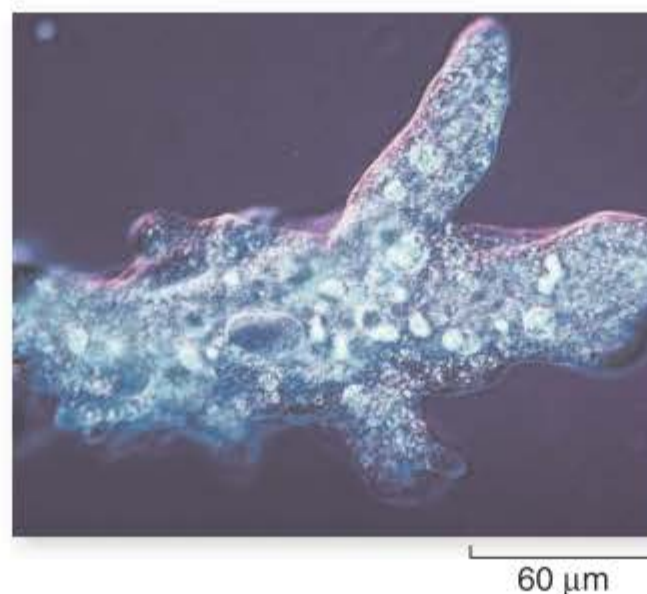


Figure 29.34 Un protiste plasmodial. Ce myxomycète plurinucléé, *Hemitrichia serpula*, se déplace à la recherche de bactéries et d'autres particules organiques qu'il ingère.

La plupart des amibes sont libres, mais certaines sont parasites

Vivant dans le sol, ainsi que dans l'eau douce, la plupart de ces amœbozoaires sont libres et importants pour l'écosystème sol. On a signalé quelques rares cas d'espèces pathogènes pour les humains. Chez les individus qui ont perdu leur système immunitaire, *Acanthamoeba* pénètre dans l'organisme par une blessure et peut passer du sang au cerveau. Il s'ensuit une inflammation et la mort.

Les Myxomycètes plasmodiaux sont pluricellulaires

Les myxomycètes plasmodiaux s'écoulent sous la forme d'un **plasmode**, masse de cytoplasme plurinucléée non cloisonnée qui ressemble à une masse de bave en mouvement (figure 29.34). C'est le *stade d'alimentation*, et le plasmode peut être orange, jaune, ou d'une autre couleur.

On observe des mouvements du cytoplasme vers l'avant et vers l'arrière dans le plasmode, surtout visibles au microscope. Les plasmodes peuvent traverser un tissu ou simplement contourner ou traverser d'autres obstacles. En se déplaçant, ils ingèrent et digèrent les bactéries, les levures et d'autres petites particules de matière organique.

La cellule plurinucléée de *Plasmodium* subit des mitoses synchroniques, l'enveloppe nucléaire se désagrège, mais seulement à la fin de l'anaphase ou en télophase. Il n'y a pas de centrioles.

Quand la nourriture ou l'humidité font défaut, le plasmode migre assez rapidement vers un nouveau site. Il s'y arrête et forme une masse dans laquelle des spores se différencient, ou il se divise en un grand nombre de petites protubérances produisant chacune un seul **sporocyste** où se forment des spores. Ces sporocystes sont souvent beaux et de forme extrêmement complexe (figure 29.35). Les spores sont très résistantes aux conditions défavorables et peuvent persister plusieurs années au sec.

Les cellules se différencient dans les myxomycètes cellulaires

Les myxomycètes cellulaires sont devenus un groupe important pour l'étude de la différenciation cellulaire en raison de leurs systèmes de développement relativement simples (figure 29.36). Les individus se comportent comme des amibes séparées, se déplaçant dans le sol et ingérant des bactéries. Si la nourriture devient rare, les individus se

29.8 Propulsion par un seul flagelle postérieur chez les opisthocontes

Objectif

1. Décrire la place des choanoflagellés dans l'évolution



Figure 29.35 Sporocystes d'un myxomycète plasmodial. Ces sporocystes d'*Arcyria* appartiennent à l'embranchement des myxomycètes.

réunissent en une sorte de « limace » mobile. Certaines cellules émettent périodiquement des ondes d'adénosine monophosphate cyclique (AMPc), forçant les autres cellules se déplacent vers l'AMPc pour former la limace. Chez *Dictyostelium discoideum*, cette limace se transforme en un stipe et un sporocarpe libérant des spores. Celles-ci donnent de nouvelles amibes si elles tombent dans un habitat humide.

Synthèse 29.7

Il existe au moins trois lignées de myxomycètes. Les myxomycètes cellulaires forment des structures pluricellulaires et les myxomycètes plasmodiaux consistent en grandes cellules plurinucléées.

- Diriez-vous que les myxomycètes cellulaires sont de proches parents des myxomycètes plasmodiaux.

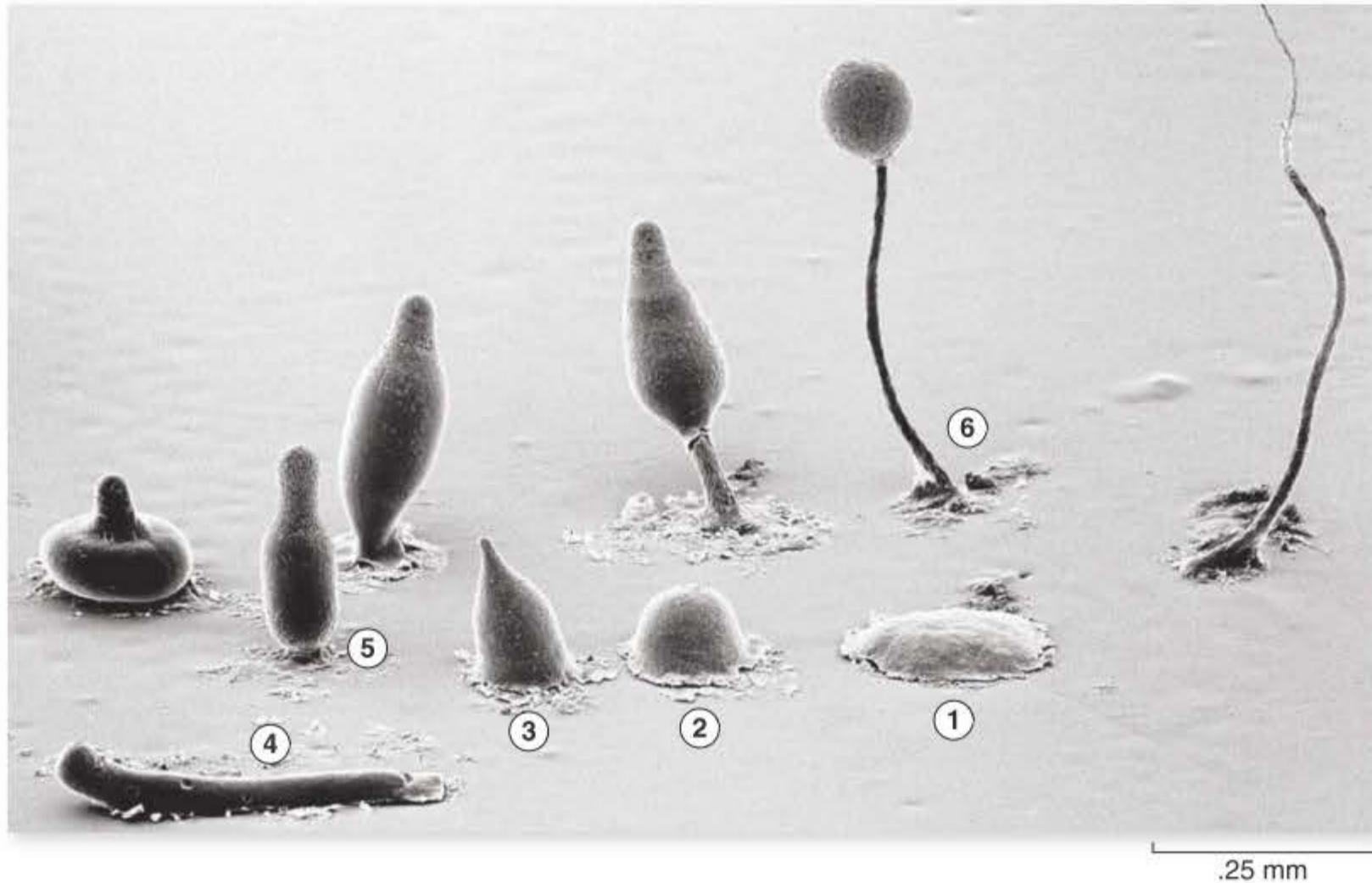
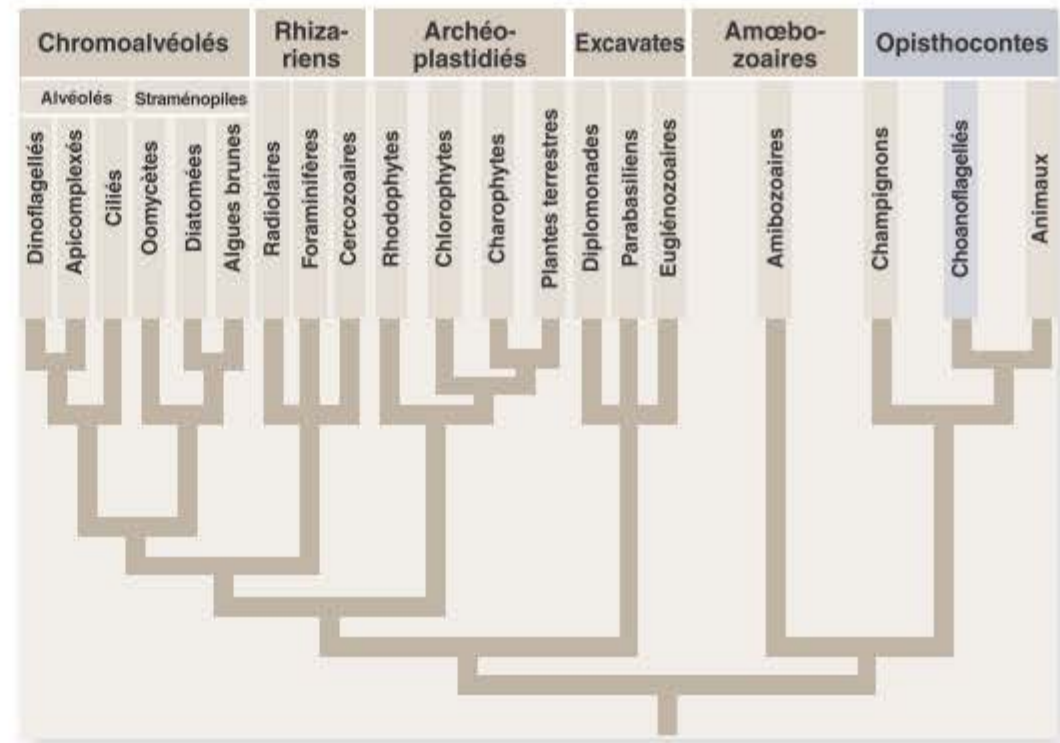
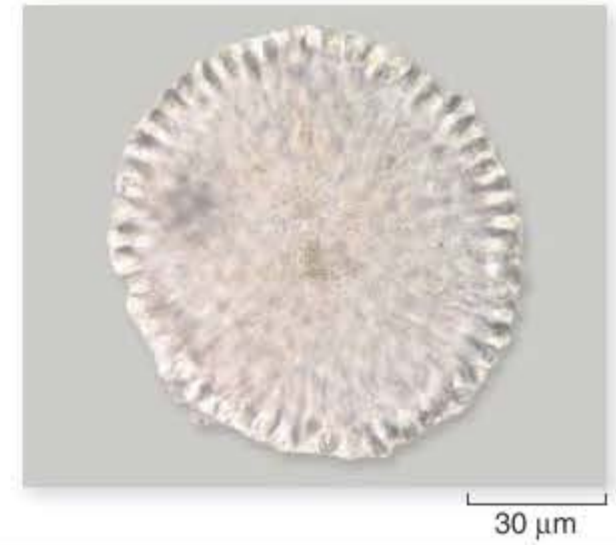


Figure 29.36 Développement de *Dictyostelium discoideum*, un myxomycète cellulaire. (1) Une spore germe d'abord et forme une amibe qui se nourrit et se reproduit jusqu'à ce que la nourriture fasse défaut. À ce moment, les amibes s'agglomèrent et se dirigent vers un centre fixe. (2) Les amas d'amibes commencent à former une butte. (3) Cette butte forme une pointe et commence à s'incliner. (4) La masse forme ensuite une « limace » pluricellulaire longue de 2 à 3 mm qui se dirige vers la lumière. (5) La limace s'arrête et commence à se différencier en un pédicelle et des spores. (6) Dans la fructification mature, les amibes s'enkystent en spores.

Les champignons sont plus proches des animaux que des plantes parce qu'ils ont un ancêtre commun, ce qui conduit à les réunir au sein des opisthocontes. Des opisthocontes particulièrement intéressants sont les *choanoflagellés*, organismes unicellulaires qui pourraient avoir conservé la morphologie de l'ancêtre commun avec les éponges et, de ce fait, de tous les animaux. Les choanoflagellés possèdent un seul flagelle entouré d'un collier contractile en entonnoir, composé de filaments étroitement rapprochés, structure identique à celle que l'on trouve chez les éponges, qui sont des animaux. Ces protistes se nourrissent de bactéries capturées dans l'eau par leur collier. Les formes coloniales ressemblent aux éponges d'eau douce (figure 29.37).

L'étroite relation entre les choanoflagellés et les animaux a été confirmée par la grande homologie entre un récepteur de surface (un récepteur de tyrosine kinase) des choanoflagellés et celui des éponges. Ce récepteur déclenche une voie de transduction du signal impliquant une phosphorylation (voir chapitre 9).

Figure 29.37
Les choanoflagellés coloniaux ressemblent à leurs proches parents animaux, les éponges.



Synthèse 29.8

On pense que les choanoflagellés sont les plus proches parents des animaux. Les formes coloniales ressemblent aux éponges d'eau douce et les deux organismes ont un récepteur de la surface cellulaire homologue.

- Quels autres types de recherches pourraient faire le lien entre les choanoflagellés et les éponges ?



29.1 Origine des eucaryotes et endosymbiose

Les données fossiles permettent de dater l'origine des eucaryotes.

Bien que les eucaryotes puissent être plus anciens, les données fossiles font remonter leur apparition à 1,5 milliard d'années.

Le noyau et le réticulum endoplasmique proviennent d'invaginations des membranes (figure 29.2).

Les mitochondries ont évolué à partir de bactéries aérobies enrobées.

Selon la théorie de l'endosymbiose, les cellules eucaryotes ancestrales ont ingéré des bactéries aérobies qui sont ensuite devenues les mitochondries (figure 29.3).

Les chloroplastes ont évolué à partir de bactéries photosynthétiques internalisées.

On pense que les chloroplastes proviennent de bactéries photosynthétiques ingérées par des cellules eucaryotes ancestrales (figure 29.4). Les algues brunes proviennent d'une endosymbiose secondaire impliquant l'ingestion d'une algue rouge par un organisme unicellulaire.

L'endosymbiose est confirmée par divers arguments.

Plusieurs organites contiennent leur propre ADN, qui ressemble beaucoup à celui des procaryotes : c'est un argument en faveur de l'endosymbiose. Pendant 1,5 milliard d'années, beaucoup de gènes mitochondriaux et chloroplastiques ont migré vers le génome nucléaire.

Évolution de la mitose chez les eucaryotes.

Il existe différentes formes de mitose parmi les organismes, suggérant des évolutions indépendantes.

29.2 Généralités sur les protistes

Les eucaryotes sont répartis en six super-groupes incluant tous des protistes

En se basant sur la systématique moléculaire, on répartit actuellement les protistes dans six super-groupes : excavates, chromoalvéolés, archéoplastidiés,

rhizariens, amœbozoaires et opistocontes (figure 29.5). À l'exception des chromoalvéolés, ces super-groupes sont monophylétiques.

On a identifié des clades monophylétiques parmi les protistes.

Les structures péricellulaires des protistes sont très variables

La membrane plasmique peut être recouverte d'un matériau extracellulaire.

Les protistes disposent de plusieurs moyens de locomotion.

Pour leur locomotion, les protistes utilisent principalement des flagelles ou des pseudopodes, bien qu'il existe beaucoup d'autres modes de propulsion.

Pour s'alimenter, les protistes disposent d'une gamme des stratégies.

Parmi les protistes, il existe des phototrophes, des hétérotrophes (phagotrophes ou osmotrophes) et des mixotrophes combinant les deux stratégies.

Les protistes ont une reproduction asexuée et sexuée

Les protistes peuvent se reproduire asexuellement par mitoses, bourgeonnement ou scissiparité. Ils peuvent aussi avoir une reproduction sexuée.

Les protistes représentent un pont vers les organismes pluricellulaires.

Les protistes coloniaux peuvent être les précurseurs des organismes pluricellulaires.

29.3 Le cytostome des Excavates

Le diplomonades n'ont pas de mitochondries fonctionnelles.

Les diplomonades sont unicellulaires, se déplacent grâce à des flagelles et ont deux noyaux.

Les parabasalides ont des membranes ondulantes.

Pour se déplacer, les parabasalides ont des flagelles et des membranes ondulantes.

Les euglénozoaires modifient leur forme quand ils nagent.

Les euglénidés autonomes, comme *Euglena*, peuvent posséder des chloroplastes et effectuer la photosynthèse à la lumière. Ils possèdent une pellicule et se déplacent grâce à des flagelles antérieurs. Les kinétoplastidés sont parasites et se distinguent par la présence d'une seule mitochondrie avec deux types d'ADN circulaire.

29.4 Endosymbiose secondaire chez les chromoalvéolés

Les dinoflagellés sont des protistes photosynthétiques avec des caractères particuliers.

Les dinoflagellés ont une paire de flagelles de telle sorte qu'ils tournent sur eux-mêmes en nageant. Les efflorescences de dinoflagellés provoquent des marées rouges (figure 29.13).

Le parasite responsable du paludisme fait partie des apicomplexés.

Les apicomplexés sont des parasites d'animaux (figure 29.15). Ils ont une disposition particulière des organites à une extrémité de la cellule, le complexe apical, utilisé pour envahir leur hôte.

Les ciliés sont caractérisés par leur mode de locomotion.

Les ciliés sont des protistes unicellulaires hétérotrophes utilisant plusieurs cils pour leur alimentation et leur propulsion. Chaque cellule possède un macronoyau et un micronoyau. Les micronoyaux sont échangés pendant la conjugaison (figure 29.19).

Les algues brunes marines peuvent être de grande taille.

Les algues brunes sont généralement de grandes algues alternant deux générations, le gamétophyte et le sporophyte (figure 29.19).

Les diatomées sont des organismes unicellulaires avec une double valve.

Les diatomées ont de la silice dans leurs parois cellulaires. Chaque diatomée produit deux valves qui s'emboîtent comme une boîte et un couvercle.

Certains oomycètes, ou « champignons aquatiques » sont pathogènes.

Les oomycètes sont hétérotrophes et sont caractérisés par la production de spores asexuées (zoospores) portant deux flagelles inégaux.

29.5 Les chloroplastes des archéoplastidiés

Les rhodophytes sont les algues rouges.

Les algues rouges produisent des pigments accessoires qui peuvent leur donner une coloration rouge. Elles n'ont ni centrioles ni flagelles et leur cycle de vie comporte une alternance de générations.

Les chlorophytes et les charophytes sont les algues vertes (figures 29.25 et 29.27).

Parmi les chlorophytes unicellulaires, on trouve *Chlamydomonas*, avec deux flagelles, et *Chlorella*, sans flagelles et avec une reproduction asexuée.

Volvox est un exemple d'algue verte coloniale ; certaines cellules se spécialisent pour donner des gamètes ou pour la reproduction asexuée. Il peut représenter une étape conduisant aux organismes pluricellulaires. Les chlorophytes pluricellulaires peuvent avoir un cycle de vie haplodiplontique.

Chez *Ulva*, le sporophyte alterne avec un gamétophyte ; les chlorophytes n'ont cependant pas donné naissance aux plantes terrestres, bien qu'elles soient les plus proches parents de ces plantes.

Deux groupes de charophytes, les charales et les coléochaetales, possèdent des plasmodesmes, liaisons cytoplasmiques entre les cellules. La mitose et la cytokinèse sont aussi semblables à celles des plantes terrestres. Parmi les algues, les charophytes sont les plus proches parents des plantes terrestres.

29.6 Pseudopodes minces chez les rhizariens

Les radiolaires possèdent un squelette de silice.

Les radiolaires doivent leur aspect particulier à un squelette composé de silice. Des microtubules supportent des pseudopodes qui émergent parmi les pointes du squelette épineux.

Les fossiles de foraminifères sont à l'origine d'énormes dépôts calcaires.

Les foraminifères sont des protistes marins hétérotrophes avec des tests percés de pores, formés principalement de carbonate de calcium.

Les cercozoaires se déplacent à l'aide de flagelles et de pseudopodes.

Comme les radiolaires marins, les cercozoaires possèdent un squelette silicifié, mais la plupart se trouvent dans le sol. Les cercozoaires peuvent donner des indications sur l'évolution de l'endosymbiose parce que leurs ancêtres ont inclus des algues vertes.

29.7 Pseudopodes lobés chez les amœbozoaires

La plupart des amibes sont libres, mais certaines sont parasites.

Beaucoup de ces protistes sont libres et vivent dans le sol et les eaux douces, mais quelques espèces sont pathogènes pour l'homme.

Les myxomycètes plasmodiaux sont pluricellulaires.

Pendant leur stade d'alimentation, les plasmodes sont des masses visqueuses macroscopiques (figure 29.34). Ces grandes cellules incolores subissent une série de cycles mitotiques sans se diviser.

Les cellules se différencient dans les myxomycètes cellulaires.

Les myxomycètes cellulaires, comme *Dictyostelium discoideum*, peuvent envoyer des signaux et interagir avec les cellules voisines, pour se différencier et former un organisme.

29.8 Propulsion par un seul flagelle postérieur chez les opisthocontes

La structure des choanoflagellés coloniaux rappelle celle des éponges d'eau douce ; les choanoflagellés sont le groupe frère des animaux dans les phylogénies moléculaires.



Questions

COMPRÉHENSION

- Les données fossiles d'eucaryotes remontent à
 - 2,5 milliards d'années
 - 1,5 milliard d'années
 - 2,5 millions d'années
 - 1,5 million d'années

- On ne trouve pas d'ADN dans cet organite.
 - Réticulum endoplasmique
 - Noyau
 - Chloroplaste
 - Mitochondrie

3. Le bourgeonnement aboutit à
 - a. deux cellules de même taille.
 - b. deux cellules, dont l'une est plus grosse que l'autre.
 - c. de nombreuses cellules de même taille.
 - d. de nombreuses cellules de tailles différentes.
4. Les diplomonades, comme les parabasalides,
 - a. contiennent des chloroplastes.
 - b. ont des cellules plurinucléées.
 - c. n'ont pas de mitochondries.
 - d. ont de la silice dans leurs parois cellulaires.
5. Les trypanosomes sont des exemples de
 - a. euglénidés.
 - b. diplomonades.
 - c. parabasalides.
 - d. kinétoplastés.
6. La fonction du complexe apical des apicomplexés consiste à
 - a. propulser la cellule dans l'eau.
 - b. pénétrer les tissus de l'hôte.
 - c. absorber la nourriture.
 - d. détecter la lumière.
7. Si une cellule possède une pellicule, elle
 - a. peut facilement changer de forme.
 - b. a une forme sphérique.
 - c. a une forme de torpille.
 - d. doit posséder une vacuole contractile.
8. Les straménopiles ont
 - a. de minces flagelles.
 - b. de grands cils.
 - c. des petites poils sur les flagelles.
 - d. une paire de grands flagelles.
9. Dans les groupes qui suivent, choisissez tous ceux qui ont une alternance de générations.
 - a. Dinoflagellés
 - b. Algues brunes
 - c. Apicomplexés
 - d. Diatomées
10. Dans les groupes qui suivent, choisissez tous ceux qui sont photosynthétiques.
 - a. Diatomées
 - b. Ciliés
 - c. Apicomplexés
 - d. Dinoflagellés
11. Quels sont les ancêtres les plus probables des animaux ?
 - a. Les trypanosomes
 - b. Les diplomonades
 - c. Les ciliés
 - d. Les choanoflagellés
12. Quand la nourriture fait défaut, les cellules de ces organismes communiquent entre elles pour former une limace pluricellulaire.
 - a. Les myxomycètes cellulaires
 - b. Les amibes vraies
 - c. Les foraminifères
 - d. Les diatomées
2. Quelle caractéristique des choanoflagellés a été la plus significative pour l'évolution des animaux ?
 - a. Le flagelle et son collier contractile en forme d'entonnoir, aussi présent dans les éponges.
 - b. La grande homologie d'un récepteur de tyrosine kinase à la surface des choanoflagellés et des champignons.
 - c. Une forme coloniale ressemblant à certains champignons.
 - d. Des stigmas semblables à ceux des vers plats.
3. Examinez le cycle vital des myxomycètes cellulaires et voyez quelle caractéristique est la plus avantageuse pour survivre en cas de pénurie alimentaire.
 - a. Les myxomycètes cellulaires produisent des spores en cas de disette.
 - b. Les myxomycètes cellulaires sont saprophytes.
 - c. Une alimentation faite de bactéries garantit qu'il n'y aura jamais de pénurie.
 - d. Les myxomycètes cellulaires se servent de l'AMPc pour s'entraider dans la recherche de la nourriture.

RÉVISION

1. Pour le classement des organismes, la taxonomie moderne repose prioritairement sur les données phylogénétiques. Dans le passé, les taxonomistes utilisaient souvent un concept morphologique de l'espèce, celle-ci étant définie par les ressemblances morphologiques. Donnez un exemple montrant comment une conception morphologique de l'espèce et une conception phylogénétique pourraient aboutir à des ensembles de protistes différents.
2. On s'est servi de trois méthodes pour tenter d'éradiquer le paludisme. L'une d'elles consiste à éliminer le moustique vecteur du parasite, la deuxième à tuer le parasite après son entrée dans le corps humain et la troisième à développer un vaccin contre le parasite, permettant au système immunitaire humain d'assurer une protection contre la maladie. Quel serait, à votre avis, le moyen le plus prometteur sur le long terme ? Réfléchissez à la biologie de la maladie en même temps qu'à l'efficacité de ces méthodes sur une grande échelle.
3. Proposez une expérience pour prouver que les cellules des myxomycètes cellulaires sont attirées par l'AMP cyclique. Proposez ensuite une expérience destinée à voir si elles sont toujours attirées par l'AMPc ou seulement quand les ressources sont rares.

APPLICATION

1. Analysez les propositions suivantes et choisissez celle qui confirme le mieux la théorie endosymbiotique.
 - a. Les mitochondries ont besoin de la mitose pour se répliquer.
 - b. Les chloroplastes contiennent de l'ADN, mais il n'y a pas de traduction dans les chloroplastes.
 - c. Les vacuoles ont une double membrane.
 - d. Les anticorps qui inhibent la synthèse protéique des bactéries ont le même effet sur les mitochondries.