



▲ **Figure 28.1** Sauriez-vous distinguer les procaryotes des eucaryotes ?

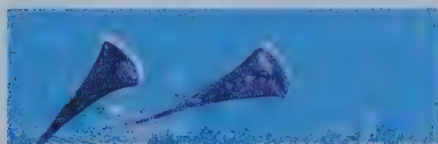
VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre **MANUEL NUMÉRIQUE**, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

CONCEPTS CLÉS

- 28.1** La plupart des eucaryotes sont des organismes unicellulaires
- 28.2** Les excavobiontes comprennent des protistes à mitochondries réduites et d'autres à un seul flagelle
- 28.3** Le groupe SAR est formé de protistes très diversifiés, mais liés par leurs ressemblances génétiques
- 28.4** Les algues rouges et les algues vertes sont les organismes les plus étroitement apparentés aux végétaux
- 28.5** Les unichontes comprennent des protistes étroitement apparentés aux eumycètes et aux animaux
- 28.6** Les protistes remplissent des fonctions essentielles au sein des communautés écologiques



L'infiniment petit

Sachant que la plupart des procaryotes sont extrêmement petits, vous pourriez penser que la **figure 28.1** représente six procaryotes et un eucaryote beaucoup plus gros. En fait, le seul procaryote est l'organisme apparaissant immédiatement au-dessus de l'échelle. Les six autres font partie du groupe diversifié d'organismes eucaryotes, pour la plupart unicellulaires, qu'on appelle communément **protistes**. Ces minuscules organismes suscitent toujours la curiosité des biologistes, bien qu'il se soit écoulé plus de 300 ans depuis que le scientifique hollandais Antoni van Leeuwenhoek (1632-1723) les a observés pour la première fois à l'aide d'un microscope optique. Certains de ces minuscules organismes se propulsent grâce aux battements de leurs flagelles, tandis que d'autres rampent en changeant de forme à l'aide d'appendices formés par des prolongements éphémères de leur cellule et semblables à de grosses gouttes. D'autres ont plutôt la forme d'une trompette et ressemblent à des bijoux miniatures. Le souvenir de leur découverte a d'ailleurs inspiré à van Leeuwenhoek la réflexion suivante : « Je n'ai jamais rien vu d'aussi agréable que ces milliers de créatures vivant dans une seule goutte d'eau. »

Les protistes qui ont fasciné jadis Leeuwenhoek continuent de nous surprendre encore aujourd'hui. En effet, des études métagénomiques ont mis au jour une véritable mine de protistes insoupçonnés parmi les organismes microscopiques. Nombre d'entre eux mesurent tout juste 0,5 à 2 µm de diamètre et sont aussi petits que de nombreux procaryotes. Des études génétiques et morphologiques ont également démontré que certains protistes sont plus étroitement apparentés aux

◀ Protistes ayant la forme d'une trompette (*Stentor coeruleus*).

végétaux, aux eumycètes ou aux animaux qu'à d'autres protistes. Le règne dans lequel tous les protistes étaient auparavant classés a donc été abandonné, et diverses lignées distinctes de ces organismes constituent désormais à elles seules des clades d'importance. La plupart des biologistes emploient encore le terme *protiste*, mais seulement parce que c'est une façon pratique de désigner un eucaryote qui ne fait partie ni des végétaux, ni des animaux, ni des eumycètes.

Dans le présent chapitre, nous allons examiner les principaux groupes de protistes. Nous découvrirons aussi leurs adaptations structurales et biochimiques de même que leur énorme impact sur les écosystèmes, l'agriculture, le milieu industriel et la santé humaine.

CONCEPT 28.1

La plupart des eucaryotes sont des organismes unicellulaires

Les protistes font partie, comme les végétaux, les animaux et les eumycètes, du domaine des eucaryotes, qui est l'un des trois domaines du vivant. Contrairement aux procaryotes, les cellules eucaryotes ont un noyau et des organites membraneux, comme les mitochondries et le complexe golgien. Ces organites déterminent des emplacements précis où s'accomplissent des fonctions cellulaires particulières; c'est pour cette raison que la structure et l'organisation des cellules eucaryotes sont plus complexes que celles des cellules procaryotes.

Les cellules eucaryotes possèdent également un cytosquelette perfectionné qui s'étend à toute la cellule (voir la figure 6.20) et qui fournit le soutien structural nécessaire au maintien d'une forme asymétrique (irrégulière). Le cytosquelette permet également aux cellules de changer de forme lorsqu'elles se nourrissent, se déplacent ou grossissent. En revanche, les cellules procaryotes ne possèdent pas de cytosquelette aussi élaboré, ce qui limite leur capacité à maintenir une forme asymétrique ou à changer de forme au fil du temps.

Nous consacrerons le reste de cette partie aux eucaryotes et à leur diversité, en commençant par les protistes, qui font l'objet de ce chapitre. Au cours de cette exploration, gardez à l'esprit:

- que la majorité des organismes issus des lignées eucaryotes sont des protistes,
- et que la majorité des protistes sont unicellulaires.

En fait, le vivant diffère considérablement de l'idée que la plupart d'entre nous en ont. Les grands organismes multicellulaires que nous connaissons le mieux (les végétaux, les animaux et les eumycètes) ne constituent que les extrémités de quelques branches du grand arbre de la vie (voir la figure 26.21).

La diversité structurale et fonctionnelle des protistes

Comme ils sont classés dans un certain nombre de groupes distincts, vous ne serez pas surpris d'apprendre qu'il existe peu de caractéristiques générales s'appliquant sans exception à tous les protistes. En fait, la diversité anatomique et physiologique est plus grande chez les protistes que chez les eucaryotes qui nous sont plus familiers (végétaux, animaux et eumycètes).

Par exemple, la majorité des protistes étant unicellulaires (il existe toutefois des espèces vivant en colonies et des espèces multicellulaires), on les considère à juste titre comme les plus simples des organismes eucaryotes. Néanmoins, à l'échelle cellulaire, bon nombre présentent une extrême complexité et constituent de fait les cellules les plus perfectionnées qui soient. Chez les organismes multicellulaires, les fonctions biologiques essentielles sont remplies par les organes. Les protistes unicellulaires remplissent les mêmes fonctions essentielles, mais en recourant à des organites intracellulaires plutôt qu'à des organes multicellulaires. Les organites qu'utilisent les protistes sont essentiellement ceux que nous avons décrits à la figure 6.8, notamment le noyau, le réticulum endoplasmique, le complexe golgien et les lysosomes. Certains protistes recourent aussi à des organites dont sont dépourvues la plupart des autres cellules eucaryotes, comme la vésicule contractile, qui pompe l'excès d'eau hors de la cellule (voir la figure 7.13).

Les protistes possèdent des modes de nutrition très diversifiés. Les uns sont photoautotrophes et renferment des chloroplastes, alors que d'autres sont hétérotrophes et absorbent des molécules organiques ou ingèrent des particules alimentaires plus volumineuses. D'autres encore, dits **mixotrophes**, tirent leur énergie à la fois de la photosynthèse et de la nutrition hétérotrophe. Les différents modes de nutrition sont apparus indépendamment chez de nombreuses lignées de protistes.

Le mode de reproduction et le cycle de développement varient considérablement d'un protiste à l'autre. Certains se reproduisent seulement par voie asexuée. D'autres peuvent aussi se multiplier par voie sexuée, ou du moins utiliser la méiose et la fécondation (union de deux gamètes). On observe les trois types de cycle reproductif chez les protistes (voir la figure 13.6), de même que des variantes qui ne sont pas tout à fait conformes à aucun d'entre eux. Nous examinerons au fil du chapitre les cycles de développement de plusieurs groupes de protistes.

Les quatre supergroupes d'eucaryotes

Notre compréhension de l'histoire évolutive de la diversité des eucaryotes a connu de nombreux rebondissements au cours des dernières années. On a abandonné le règne des protistes en même temps qu'on rejetait toute une série d'hypothèses. Par exemple, de nombreux biologistes ont déjà cru que la première lignée d'eucaryotes à avoir divergé de tous les autres eucaryotes était celle des *protistes amitochondriaux*, des organismes dépourvus des mitochondries usuelles et comportant moins d'organites membraneux que d'autres groupes de protistes. Or, des données structurales et génétiques récentes ont ébranlé cette hypothèse. En fait, bon nombre des présumés protistes amitochondriaux possèdent des mitochondries – de taille réduite, mais bien présentes – et certains de ces organismes sont dorénavant classifiés dans des groupes moins directement apparentés.

Les changements constants dans notre compréhension de la phylogénèse des protistes compliquent la tâche des étudiants et des enseignants. Les hypothèses touchant ces liens évolutifs mobilisent une importante activité scientifique et changent à mesure qu'elles sont vérifiées ou réfutées par les nouvelles données recueillies. Dans le présent chapitre, nous organisons notre propos autour d'une hypothèse toujours en vigueur et classant les eucaryotes en quatre supergroupes (**figure 28.2**). Dans

la mesure où la racine de l'arbre eucaryote reste encore à découvrir, les quatre supergroupes sont présentés comme s'ils avaient divergé d'un ancêtre commun. Nous savons que ce n'est pas le cas, mais nous ignorons quel supergroupe a été le premier à diverger. De plus, l'existence de certains groupes de la figure 28.2 s'appuie sur des données morphologiques et génétiques, mais ce n'est pas le cas pour d'autres groupes. En lisant ce chapitre, ne concentrez pas tant votre attention sur le nom des groupes d'organismes que sur ce qui rend ces organismes importants et sur les moyens par lesquels la recherche en cours reconstitue leurs liens évolutifs.

L'endosymbiose et l'évolution des eucaryotes

Quelle est l'origine de l'immense diversité observée chez les protistes aujourd'hui ? Une masse considérable de données nous indique que cette diversité a pour source l'**endosymbiose**, une relation étroite entre deux organismes caractérisée par la présence de l'un à l'intérieur de la cellule ou des cellules de l'autre (hôte). Par exemple, comme nous l'avons expliqué au concept 25.3, des données structurales, biochimiques et génétiques indiquent que les mitochondries et les plastes dérivent de procaryotes qui ont été absorbés par les ancêtres des premières cellules eucaryotes. Ces données semblent également démontrer que les mitochondries ont évolué avant les plastes. L'absorption d'une bactérie par une cellule hôte a été un événement déterminant dans l'origine des eucaryotes puisque, ultimement, cette bactérie est devenue une mitochondrie, un organe essentiel désormais présent dans presque toutes les cellules eucaryotes.

Pour déterminer la lignée de procaryotes à l'origine des mitochondries, les chercheurs ont comparé des séquences d'ADN issues de gènes mitochondriaux (ADNmt) à d'autres séquences d'ADN provenant des principaux clades de bactéries et d'archées. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous interpréterez les résultats d'une des comparaisons de séquences d'ADN.

Dans l'ensemble, de telles études démontrent que les mitochondries tirent leur origine d'une α -protéobactérie (voir la figure 27.16). Les résultats des analyses des séquences d'ADNmt montrent également que les mitochondries des protistes, des animaux, des eumycètes et des végétaux proviennent toutes d'un seul ancêtre commun, ce qui laisse croire que leur apparition est un événement qui n'est survenu qu'une seule fois au cours de l'évolution. D'après les résultats d'analyses similaires, les plastes seraient également issus d'un seul ancêtre commun, soit une cyanobactérie absorbée par une cellule eucaryote hôte.

On a également réalisé des progrès dans l'identification de la cellule hôte qui a absorbé une α -protéobactérie, ce qui a permis de mieux comprendre l'origine des eucaryotes. Ainsi, en 2015 des chercheurs ont rapporté la découverte d'un nouveau groupe d'archées, les lokiarchées, dont les analyses phylogénomiques ont permis de déterminer qu'il s'agissait du groupe frère des eucaryotes. On a également montré que le génome de ces archées codait pour de nombreuses caractéristiques spécifiques des eucaryotes. La cellule hôte ayant absorbé une α -protéobactérie appartenait-elle aux lokiarchées ? Bien que cela soit possible, il se pourrait aussi que la cellule hôte ait été étroitement apparentée aux archées (sans en être une). Quoi

qu'il en soit, les données actuelles indiquent que l'hôte était une cellule relativement complexe dans laquelle ont évolué certaines caractéristiques des cellules eucaryotes comme le cytosquelette, qui lui a permis de modifier sa forme (et ainsi d'absorber l' α -protéobactérie).

L'évolution des plastes : une étude détaillée

Comme vous l'avez vu, les données actuelles indiquent que les mitochondries proviennent d'une bactérie qui a été absorbée par une cellule hôte appartenant aux archées ou étroitement apparentée à celles-ci. De cet événement sont nés les eucaryotes. De nombreuses observations scientifiques révèlent également que, plus tard dans l'histoire des eucaryotes, une lignée d'organismes hétérotrophes a acquis un autre endosymbionte, une cyanobactérie photosynthétique, dont l'évolution a ensuite conduit à l'apparition des plastes. D'après l'hypothèse illustrée à la **figure 28.3**, cette lignée contenant des plastes a donné naissance à deux lignées de protistes photosynthétiques, ou **algues** : les algues rouges et les algues vertes.

Examinons plus en détail certaines des étapes de la figure 28.3. D'abord, souvenez-vous que les cyanobactéries sont des organismes à Gram négatif et que de tels organismes possèdent deux membranes cellulaires : une membrane plasmique intérieure et une membrane extérieure faisant partie de la paroi cellulaire (voir la figure 27.3). Les plastes des algues rouges et des algues vertes sont également entourés de deux membranes. Les protéines de transport de ces membranes sont homologues à celles de la membrane intérieure et de la membrane extérieure des cyanobactéries, ce qui constitue un autre élément renforçant l'hypothèse voulant que les plastes tirent leur origine d'une cyanobactérie endosymbionte.

Plusieurs fois, au cours de l'évolution des eucaryotes, des algues rouges et des algues vertes ont subi une **endosymbiose secondaire**. Cela signifie qu'elles ont été ingérées dans la vacuole digestive d'un eucaryote hétérotrophe pour devenir elles-mêmes des endosymbiontes. Par exemple, les protistes appelés chlorarachniophytes sont probablement apparus à la suite de l'absorption d'une algue verte par un eucaryote hétérotrophe. En voici la preuve : à l'intérieur même de la cellule absorbée, on trouve un **nucléomorphe** (**figure 28.4**), une minuscule structure qui provient du noyau de cette algue. Les gènes du nucléomorphe sont toujours transcrits, et leurs séquences d'ADN indiquent que la cellule absorbée était une algue verte.

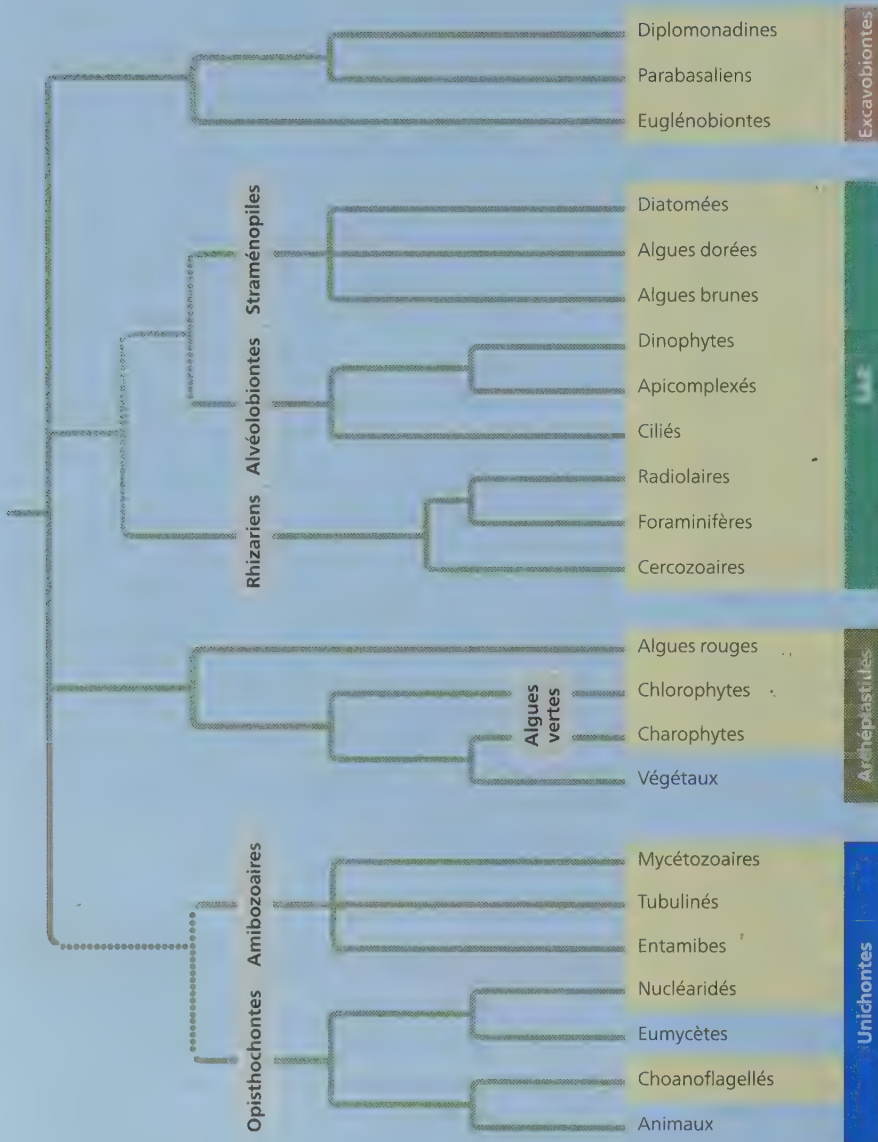
RETOUR SUR LE CONCEPT 28.1

1. Indiquez au moins quatre exemples de la diversité anatomique et physiologique des protistes.
2. Résumez le rôle de l'endosymbiose dans l'évolution des eucaryotes.
3. **FAITES DES LIENS** ► Après avoir étudié la figure 28.3, déterminez combien de génomes distincts contient la cellule d'un chlorarachniophyte. Expliquez votre réponse. (Voir les figures 6.17 et 6.18.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

L'arbre ci-dessous illustre une hypothèse phylogénétique portant sur les liens entre les eucaryotes vivant aujourd'hui sur la Terre. Les groupes eucaryotes à l'extrémité des branches sont réunis en « supergroupes » plus vastes dont les noms apparaissent à l'extrême droite de l'arbre. Les groupes de l'ancienne classification du règne des protistes sont indiqués dans les encadrés jaunes. Les lignes pointillées indiquent des liens

évolutifs incertains et des propositions de liens évolutifs qui font encore l'objet de débats. Par souci de clarté, cet arbre présente seulement les lignées représentatives de chaque supergroupe. De plus, la découverte récente de nombreux nouveaux groupes d'eucaryotes démontre que la diversité des eucaryotes est beaucoup plus importante que ce qui est illustré dans cette figure.



Les excavobiontes

Certains représentants de ce supergroupe présentent un sillon sur un côté du corps cellulaire. Deux grands groupes (les parabasaliers et les diplomonadines) ont des mitochondries extrêmement réduites ; les membres d'un troisième groupe (les euglénobiontes) ont des flagelles dont la structure les distingue de ceux d'autres organismes. Les excavobiontes comptent des parasites comme *Giardia*, ainsi que de nombreuses espèces photosynthétiques et prédatrices.

5 µm
(3 600x)



***Giardia intestinalis*, un parasite du groupe des diplomonadines.** Ce protozoaire (MEB, cliché coloré artificiellement), qui ne présente pas le sillon caractéristique des excavobiontes, vit dans les intestins des mammifères. Il peut infecter les personnes qui boivent de l'eau contaminée par des matières fécales contenant ses kystes. La consommation d'eau ainsi contaminée – aussi limpide soit-elle – risque de causer une grave diarrhée. Il suffit de faire bouillir l'eau pour tuer le parasite.

FAITES UN DESSIN ► Dessinez une version simplifiée de cet arbre phylogénétique en représentant uniquement les quatre supergroupes d'eucaryotes. À quoi ressemblerait le même arbre si les unichontes constituaient le groupe frère de tous les autres eucaryotes ?

SAR

Ce supergroupe réunit trois grands clades extrêmement diversifiés (desquels il tire son nom) : les straménopiles, les alvéolobiontes et les rhizariens. Les straménopiles incluent certains des plus importants organismes photosynthétiques vivant sur Terre, dont les diatomées (illustrées ici). Les alvéolobiontes comptent également des espèces photosynthétiques ainsi que de redoutables agents pathogènes tels que ceux du genre *Plasmodium* responsables du paludisme (malaria). D'après une des hypothèses présentement envisagées, les straménopiles et les alvéolobiontes seraient apparus à la suite d'une endosymbiose secondaire, après l'absorption d'une algue rouge par un protiste hétérotrophe.



La diversité morphologique des diatomées. Ces protistes unicellulaires fort jolis sont des organismes photosynthétiques importants au sein des communautés aquatiques (MP).

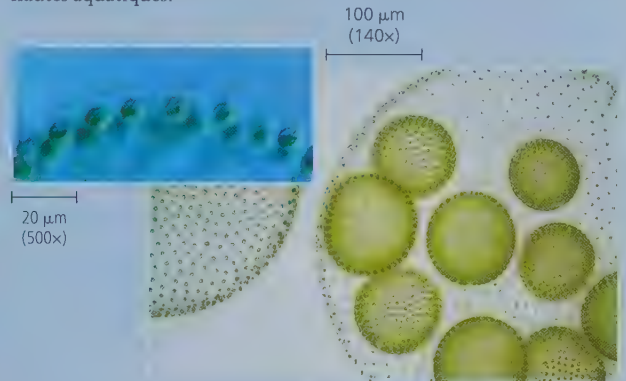
Les rhizariens, un sous-groupe de SAR, renferment de nombreuses espèces d'amibes, dont la plupart ont des pseudopodes, qui sont des prolongements cellulaires filiformes. Ces pseudopodes peuvent surgir de n'importe quel point de la surface cellulaire ; ils permettent le déplacement et la capture des proies.



Un foraminifère du supergroupe SAR. L'organisme du genre *Globigerina* illustré ici appartient aux foraminifères, un groupe dont les membres possèdent des pseudopodes filiformes qui surgissent des pores de la surface cellulaire, ou test (MP). Le MEB en médaillon montre le test d'un foraminifère durci par le calcaire.

Les archéplastides

Ce supergroupe d'eucaryotes comprend les algues rouges et les algues vertes, ainsi que les végétaux. Les algues rouges et les algues vertes comprennent des espèces unicellulaires, des espèces coloniales et des espèces multicellulaires simples (comme volvox, une algue verte). De nombreuses grandes algues, communément appelées « algues marines », sont des algues, rouges ou vertes, multicellulaires. Les archéplastides comprennent, entre autres protistes, des espèces photosynthétiques qui constituent le fondement du réseau alimentaire de certaines communautés aquatiques.



Un volvox, algue verte multicellulaire d'eau douce. Cette algue possède deux types de cellules différenciées. Il s'agit donc d'un organisme multicellulaire plutôt que colonial. Les *Volvox sp.* ressemblent à des sphères creuses dont les parois sont composées de centaines de cellules biflagellées (voir l'agrandissement MEB) enchâssées dans une matrice gélatineuse ; ces cellules ne peuvent se reproduire lorsqu'elles sont isolées. Cependant, l'algue contient également des cellules spécialisées dans la reproduction sexuée ou asexuée. Les vastes colonies présentées ci-dessus finiront par libérer les colonies « filles » qu'elles renferment (MP).

Les unichontes

Ce supergroupe d'eucaryotes comprend des amibes dotées de pseudopodes en forme de tube ou de lobe, ainsi que les animaux, les eumycètes ou d'autres protistes non amibiens qui leur sont étroitement apparentés. Selon une hypothèse qui prévaut (mais qui ne fait pas l'unanimité dans la communauté scientifique), les unichontes constitueraient le premier supergroupe d'eucaryotes à avoir divergé de tous les autres eucaryotes.



Amibe unichonte. Cette amibe (*Amoeba proteus*), qui appartient aux tubulinés, se déplace à l'aide de ses pseudopodes.

Interpréter les résultats de comparaisons de séquences génétiques

■ QUELS PROCARYOTES SONT LE PLUS ÉTROITEMENT APPARENTÉS AUX MITOCHONDRIES ? ■

Les premiers eucaryotes ont acquis les mitochondries par endosymbiose: après avoir été absorbé par une cellule hôte, un procaryote aérobic est demeuré dans le cytoplasme de l'hôte pour le bénéfice mutuel des deux cellules. Des chercheurs ont tenté de déterminer quels procaryotes vivants pourraient être le plus étroitement apparentés aux mitochondries. Pour ce faire, ils ont comparé des séquences d'ARN ribosomique (ARNr) de différents organismes. Les ribosomes accomplissent des fonctions cellulaires essentielles. Aussi, les séquences d'ARNr font l'objet d'une sélection rigoureuse, et elles changent relativement lentement au fil du temps. C'est pourquoi il est possible de les utiliser pour comparer différentes espèces, même celles qui sont plus éloignées. Dans cet exercice, vous interpréterez certaines des données issues de la recherche pour en tirer des conclusions à propos de la phylogénèse des mitochondries.

■ MÉTHODE ■ Les chercheurs ont isolé et cloné certaines séquences nucléotidiques du gène codant pour la petite sous-unité de l'ARNr du blé (un eucaryote) et de cinq espèces bactériennes:

- Blé, utilisé comme source de gènes codant pour l'ARNr mitochondrial
- *Agrobacterium tumefaciens*, une α -protéobactérie qui vit à l'intérieur du tissu végétal et qui produit des tumeurs dans les tissus de l'hôte
- *Comamonas testosteroni*, une β -protéobactérie
- *Escherichia coli*, une γ -protéobactérie bien connue vivant dans les intestins humains
- *Mycoplasma capricolum*, un mycoplasme à Gram positif, qui fait partie du seul groupe de bactéries dépourvu de paroi cellulaire
- *Anacystis nidulans*, une cyanobactérie

	Mitochondrie du blé	<i>A. tumefaciens</i>	<i>C. testosteroni</i>	<i>E. coli</i>	<i>M. capricolum</i>	<i>A. nidulans</i>
Mitochondrie du blé	—	48	38	35	34	34
<i>A. tumefaciens</i>		—	55	57	52	53
<i>C. testosteroni</i>			—	61	52	52
<i>E. coli</i>				—	48	52
<i>M. capricolum</i>					—	50
<i>A. nidulans</i>						—

Source des données: D. Yang et coll., Mitochondrial origins, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 82: 4443-4447 (1985).



► Le blé, qui est utilisé comme source d'ARN mitochondrial.

■ RÉSULTATS ■ Les séquences clonées d'ARNr des six organismes ont été alignées, puis comparées. Le tableau comparatif (tableau de données) ci-dessous présente un sommaire des résultats de la comparaison de 617 positions nucléotidiques des séquences géniques. Chaque valeur du tableau correspond au pourcentage de bases identiques dans la séquence génique de deux organismes, parmi les 617 positions nucléotidiques comparées. Ce tableau n'indique pas les positions identiques dans les gènes codant pour l'ARNr des six organismes.

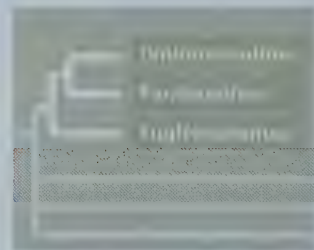
INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. D'abord, assurez-vous de comprendre comment lire ce tableau comparatif. Trouvez ensuite la case correspondant à la comparaison de *C. testosteroni* et d'*E. coli*. Quelle valeur lisez-vous dans cette case? Qu'indique cette valeur en ce qui concerne les séquences d'ARNr comparables dans ces deux organismes? Expliquez pourquoi certaines cases contiennent un tiret plutôt qu'une valeur. Pourquoi certaines cases sont-elles grises et ne présentent-elles aucune valeur?
2. Pourquoi les chercheurs ont-ils choisi d'inclure une mitochondrie végétale et cinq espèces bactériennes dans le tableau comparatif?
3. Quelle est la bactérie dont le gène codant pour l'ARNr ressemble le plus à celui de la mitochondrie du blé? Que signifie cette ressemblance?

CONCEPT 28.2

Les excavobiontes comprennent des protistes à mitochondries réduites et d'autres à un seul flagelle

Après avoir examiné certaines des caractéristiques générales de l'évolution des eucaryotes, nous allons maintenant nous intéresser de plus près aux quatre supergroupes de protistes présentés dans la figure 28.2.

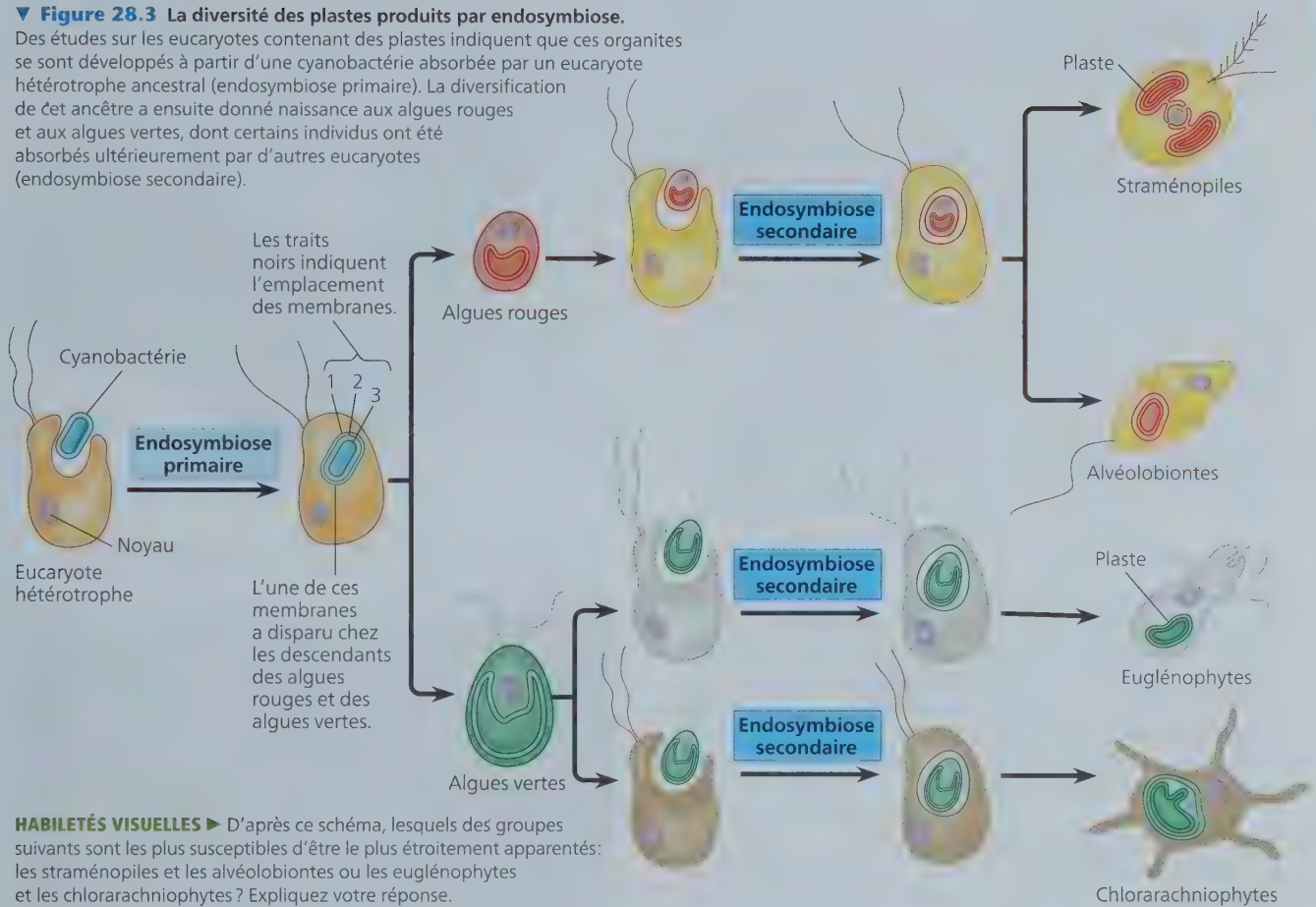


Excavobiontes

SAR
Archéplastides
Unikontes

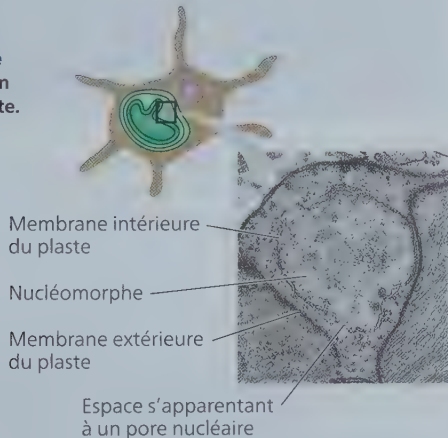
▼ **Figure 28.3** La diversité des plastes produits par endosymbiose.

Des études sur les eucaryotes contenant des plastes indiquent que ces organites se sont développés à partir d'une cyanobactérie absorbée par un eucaryote hétérotrophe ancestral (endosymbiose primaire). La diversification de cet ancêtre a ensuite donné naissance aux algues rouges et aux algues vertes, dont certains individus ont été absorbés ultérieurement par d'autres eucaryotes (endosymbiose secondaire).



HABILITÉS VISUELLES ► D'après ce schéma, lesquels des groupes suivants sont les plus susceptibles d'être le plus étroitement apparentés: les straménopiles et les alvéolobiontes ou les euglénophytes et les chlorarachniophytes? Expliquez votre réponse.

► **Figure 28.4**
Un nucléomorphe dans le plaste d'un chlorarachniophyte.



Commençons par les **excavobiontes**, un clade proposé, au départ, à la lumière d'études morphologiques du cytosquelette. Certains protistes de ce groupe très diversifié s'alimentent par un cytostome, une zone creuse située sur un côté du corps cellulaire. Les excavobiontes comprennent les diplomonades, les parabasaliers et les euglénophytes. Les données moléculaires indiquent que chacun de ces trois groupes est monophylétique, et des études génomiques réalisées récemment confirment la

monophylie du supergroupe des excavobiontes, ce qui permet de le caractériser comme étant un clade.

Les diplomonades et les parabasaliers

Les protistes qui appartiennent à ces deux clades sont dépourvus de plastes, et leurs mitochondries sont très réduites (on a cru jusqu'à récemment qu'ils n'en avaient tout simplement pas). La plupart des diplomonades et des parabasaliers vivent en milieu anaérobie.

Les **diplomonades** présentent des mitochondries plus petites appelées *mitosomes*. Ces organites sont dépourvus de chaînes de transport d'électrons et sont donc incapables d'utiliser les molécules d'oxygène (O₂) pour extraire l'énergie des glucides et d'autres molécules organiques. Les diplomonades tirent plutôt l'énergie dont ils ont besoin de voies biochimiques anaérobies. De nombreux diplomonades sont des parasites, y compris *Giardia intestinalis* (voir la figure 28.2), un parasite inconfortable de l'intestin des mammifères.

Sur le plan structural, les diplomonades comportent deux noyaux d'égale grosseur et de multiples flagelles. Rappelez-vous que les flagelles des eucaryotes sont des extensions du cytoplasme et qu'ils consistent en des faisceaux de microtubules recouverts par la membrane plasmique de la cellule (voir la figure 6.24). Ils sont très différents des flagelles des procaryotes, qui sont des

filaments composés d'une protéine globulaire fixés à la surface de la cellule (voir la figure 27.7).

Les **parabasalien**s présentent aussi des mitochondries réduites ; appelés *hydrogénosomes*, ces organites produisent de l'énergie par voie anaérobie en libérant de l'hydrogène. Le plus connu d'entre eux est *Trichomonas vaginalis*, un parasite transmissible sexuellement qui infecte quelque 5 millions de personnes chaque année. *T. vaginalis* se déplace sur la muqueuse des voies génitales et urinaires de son hôte grâce aux mouvements de ses flagelles et aux ondulations d'une partie de sa membrane plasmique (**figure 28.5**). Si l'acidité normale du vagin est perturbée, ce microorganisme peut prendre le dessus sur les populations microbiennes utiles et infecter la muqueuse vaginale. (L'infection peut aussi toucher l'urètre masculin, mais souvent sans causer de symptômes.) *T. vaginalis* comporte un gène qui lui permet de se nourrir de la paroi vaginale, ce qui provoque l'infection. Des études semblent indiquer que l'espèce est devenue pathogène en raison du transfert horizontal d'un gène provenant de bactéries parasites vivant également sur la muqueuse vaginale.

Les euglénobiontes

Les **euglénobiontes** forment un clade diversifié dont font partie des prédateurs hétérotrophes, des autotrophes photosynthétiques, des mixotrophes et des parasites. La principale caractéristique morphologique qui distingue les protistes de ce clade est la présence d'un bâtonnet dont chacun des flagelles comporte une spirale ou une structure cristalline (**figure 28.6**). Les deux groupes d'euglénobiontes les plus étudiés sont les kinétoplastidés et les euglénophytes.

Les kinétoplastidés

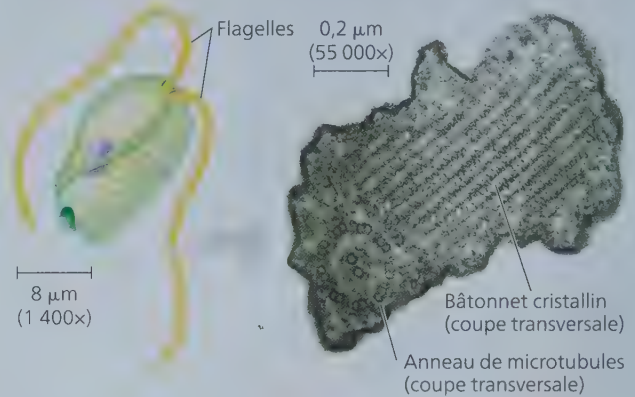
Les **kinétoplastidés** possèdent une seule mitochondrie volumineuse, qui contient une masse structurée d'ADN, le *kinétoplaste*. Ce groupe de protistes comprend des organismes qui se nourrissent de procaryotes et qui vivent tant dans les écosystèmes dulcicoles et marins que dans les écosystèmes terrestres humides. Il renferme également des espèces qui parasitent des animaux, des végétaux et d'autres protistes. Par exemple, des kinétoplastidés du genre *Trypanosoma* causent la maladie du sommeil chez les humains ; il s'agit d'une affection neurologique mortelle en l'absence de traitement. L'infection est causée par la piqûre d'un organisme porteur, la mouche africaine tsé-tsé (**figure 28.7**). Les trypanosomes provoquent aussi la maladie de Chagas, transmise par des insectes hématophages, qui peut entraîner une insuffisance cardiaque congestive.

Les trypanosomes échappent à la détection du système immunitaire grâce à un mécanisme efficace de variation antigénique.

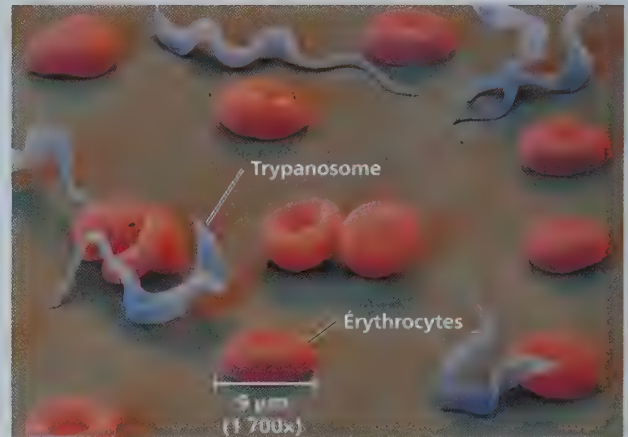
▼ **Figure 28.5** *Trichomonas vaginalis*, du groupe des parabasalien (MEB, cliché coloré artificiellement).



▼ **Figure 28.6** Les flagelles des euglénobiontes. Chez la plupart des euglénobiontes, l'un des flagelles renferme un bâtonnet cristallin (Le cliché pris en MET est une coupe transversale d'un flagelle.) Ce bâtonnet est situé près de l'anneau de microtubules 9 + 2 dont sont munis tous les flagelles eucaryotes (comparez avec la figure 6.24).



▼ **Figure 28.7** Les kinétoplastidés du genre *Trypanosoma* à l'origine de la maladie du sommeil (MEB, cliché coloré artificiellement).

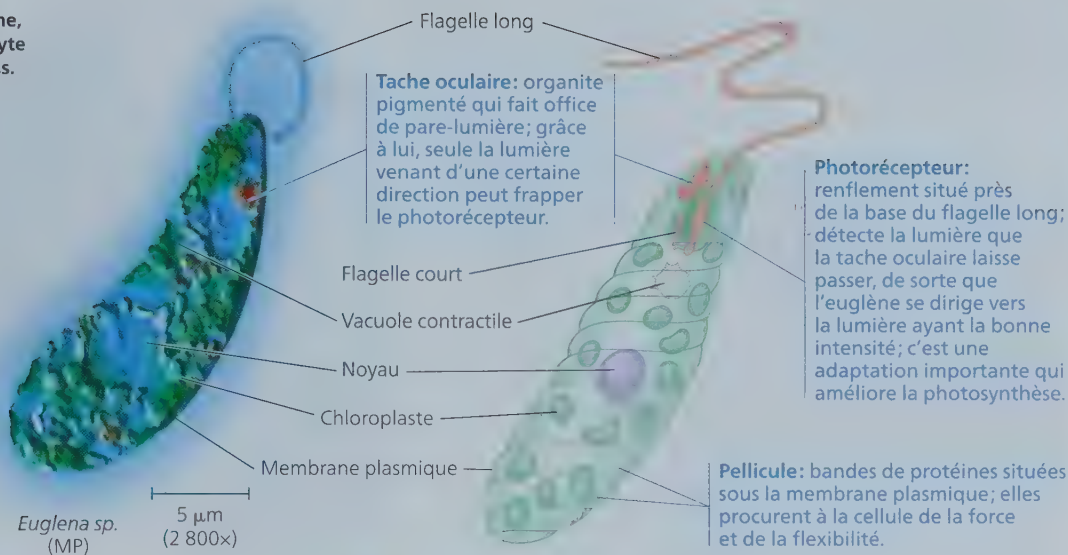


La surface d'un trypanosome est recouverte de millions de copies d'une seule protéine. Toutefois, avant que le système immunitaire de l'hôte arrive à reconnaître cette protéine et à organiser une attaque, de nouvelles générations du parasite adoptent une protéine membranaire dont la structure moléculaire est légèrement différente. Les fréquentes modifications de cette structure empêchent l'hôte d'acquiescer une immunité. (La rubrique Habiletés scientifiques du chapitre 43 aborde ce sujet plus en détail.) Le tiers du génome de ces trypanosomes est consacré à la production des protéines membranaires.

Les euglénophytes

Les cellules des **euglénophytes** se caractérisent par la présence, à l'une de leurs extrémités, d'une dépression d'où émergent un ou deux flagelles (**figure 28.8**). Certains euglénophytes sont mixotrophes. En effet, ils effectuent la photosynthèse en présence d'une source lumineuse (soleil), mais peuvent devenir hétérotrophes en l'absence d'une source lumineuse. Elles absorbent alors des nutriments organiques issus de leur milieu. De nombreux autres euglénophytes phagocitent des proies.

► **Figure 28.8** L'euglène, une espèce d'euglénophyte commune dans les étangs.



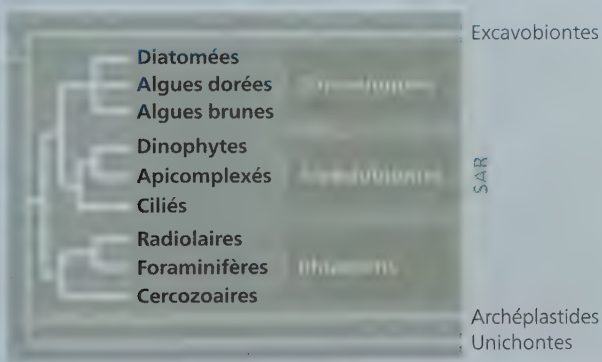
RETOUR SUR LE CONCEPT 28.2

1. Pourquoi certains biologistes emploient-ils l'expression *très réduites* lorsqu'ils parlent des mitochondries des diplomonades et des parabasaliers ?
2. **ET SI ?** ► Les données génétiques d'un diplomonade, d'un euglénophyte, d'un végétal et d'un protiste non identifié semblent indiquer que ce dernier est le plus étroitement apparenté aux diplomonades. Des études plus approfondies révèlent que l'espèce non identifiée présente des mitochondries fonctionnelles. En se fondant sur ces données, à quel endroit de l'arbre phylogénétique illustré à la figure 28.2 cette lignée de protistes inconnus aurait-elle probablement divergé des autres lignées eucaryotes ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 28.3

Le groupe SAR est formé de protistes très diversifiés, mais liés par leurs ressemblances génétiques



Le deuxième supergroupe, connu sous le nom de **SAR**, a été proposé récemment à la suite d'analyses de données issues du séquençage de génomes entiers. D'après ces analyses, trois importants groupes de protistes, les straménopiles, les alvéolobiontes et les rhizariens, forment un supergroupe monophylétique, qui inclut un très grand nombre de protistes extrêmement diversifiés. N'ayant pas encore reçu de nom formel, ce supergroupe est désigné par l'acronyme SAR, formé de la première lettre des principaux clades qui le constituent.

Certaines données relatives à la morphologie et aux séquences d'ADN laissent supposer que l'origine de deux des clades du groupe SAR, soit les straménopiles et les alvéolobiontes, remonterait à plus de 1 milliard d'années, lorsqu'un ancêtre commun des deux groupes a absorbé une algue rouge monocellulaire photosynthétique. Tout comme on attribue l'apparition des algues rouges à l'endosymbiose primaire d'une cyanobactérie (voir la figure 28.3), l'apparition des straménopiles et des alvéolobiontes pourrait être attribuable à cette endosymbiose secondaire d'une algue rouge. Toutefois, cette hypothèse ne fait pas l'unanimité, car certaines espèces au sein de ces groupes ne possèdent aucun plaste ou vestige de plastes (de même qu'aucune trace de gènes de plastes dans leur ADN nucléaire).

Le fait que le supergroupe SAR n'ait toujours pas reçu de nom formel en dit long : il est le plus controversé des quatre supergroupes décrits dans ce chapitre. Néanmoins, pour plusieurs scientifiques, il s'agit actuellement de la meilleure hypothèse pour expliquer la phylogenèse des trois grands clades de protistes que nous étudierons maintenant.

Les straménopiles

L'un des principaux sous-groupes du supergroupe SAR, les **straménopiles**, réunit certains des organismes photosynthétiques les plus importants de la planète. Le nom du clade (du latin *stramen*, « paille », et *pilos*, « cheveu ») témoigne de la présence, chez ces organismes, d'un flagelle caractéristique doté des nombreux prolongements filiformes. Dans la plupart des cas, le flagelle « velu » est doublé d'un flagelle « glabre » plus

court (**figure 28.9**). Nous nous intéresserons ici aux trois groupes de straménopiles, soit les diatomées, les algues dorées et les algues brunes.

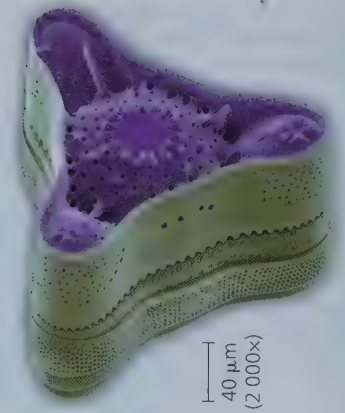
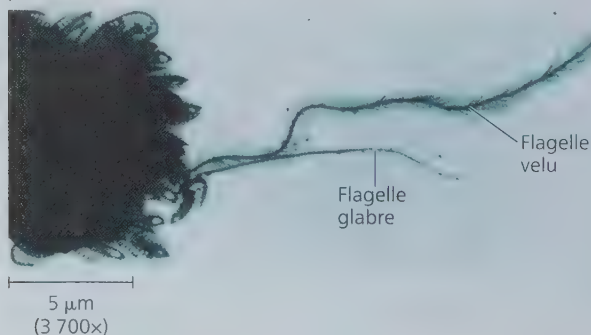
Les diatomées

Les **diatomées**, un important groupe de protistes photosynthétiques, sont des algues unicellulaires qui possèdent une paroi unique en son genre, semblable à du verre et constituée de silice hydratée (dioxyde de silicium, ou silice) enchâssée dans une matrice organique (**figure 28.10**). Cette paroi se compose de deux moitiés qui s'imbriquent l'une dans l'autre, comme les côtés d'une boîte à chaussures et son couvercle. Elle offre une protection efficace contre l'étreinte des mâchoires des prédateurs : des diatomées vivantes peuvent résister à une pression atteignant $1,4 \times 10^6 \text{ kg/m}^2$, ce qui équivaut à la pression exercée sur chaque pied d'une table sur laquelle serait assis un éléphant !

Avant près de 100 000 espèces, les diatomées forment un groupe extrêmement diversifié de protistes (voir la figure 28.2). Ils comptent parmi les organismes photosynthétiques les plus nombreux, tant dans les océans que dans les lacs. Ainsi, un seau rempli d'eau recueillie à la surface de la mer peut contenir des millions de ces algues microscopiques. Les archives géologiques montrent que les diatomées étaient très répandues par le passé, comme en témoignent les accumulations colossales de leurs parois fossilisées, principaux composants des sédiments rocheux appelés *diatomite*. On extrait cette roche parce qu'elle constitue un excellent produit de filtrage ; on l'utilise aussi dans la fabrication d'un grand nombre de produits abrasifs ou absorbants.

Les diatomées sont si répandues et abondantes que leur activité photosynthétique influe sur les niveaux de dioxyde de carbone (CO_2) à l'échelle planétaire. Elles exercent cette influence en partie en raison des événements qui surviennent pendant les périodes d'explosion démographique, quand elles se trouvent en présence de grandes quantités de nutriments. Les diatomées sont habituellement la proie de divers protistes et invertébrés, mais lors d'une explosion démographique nombre d'entre elles échappent à ce destin. Lorsqu'elles meurent, les diatomées qui ont échappé à leurs prédateurs sombrent au fond de l'océan. Il faut des décennies, voire des siècles, pour que les diatomées qui ont ainsi sombré soient décomposées par des bactéries et par d'autres décomposeurs. Aussi, le carbone contenu dans leur

▼ **Figure 28.9** Les flagelles des straménopiles. La plupart des straménopiles, comme *Synura petersenii*, possèdent deux flagelles : l'un est couvert de poils fins et raides (ou mastigonèmes), et l'autre, plus court, est lisse.



► **Figure 28.10**
La diatomée
Triceratium morlandii
(MEB, cliché coloré
artificiellement).

cellule y reste-t-il emprisonné un certain temps au lieu d'être relâché immédiatement sous forme de CO_2 par la respiration des décomposeurs. Par conséquent, le CO_2 qu'absorbent les diatomées pendant la photosynthèse est entraîné, ou « pompé », au fond de l'océan, où il s'accumule.

Cette observation intéresse particulièrement les scientifiques qui cherchent à réduire le réchauffement climatique en diminuant le CO_2 atmosphérique. Ces derniers proposent de provoquer une surpopulation de diatomées en enrichissant l'océan de nutriments essentiels à leur croissance, comme le fer. Dans une étude réalisée en 2012, des chercheurs ont fertilisé une petite zone de l'océan avec du fer. Ils ont ainsi découvert que le CO_2 était véritablement pompé au fond de l'océan. On prévoit d'entreprendre d'autres études pour déterminer si la fertilisation par le fer produit des effets indésirables (comme un appauvrissement en O_2 ou la production d'oxyde nitreux [N_2O], un gaz à effet de serre plus puissant que le CO_2).

Les algues dorées

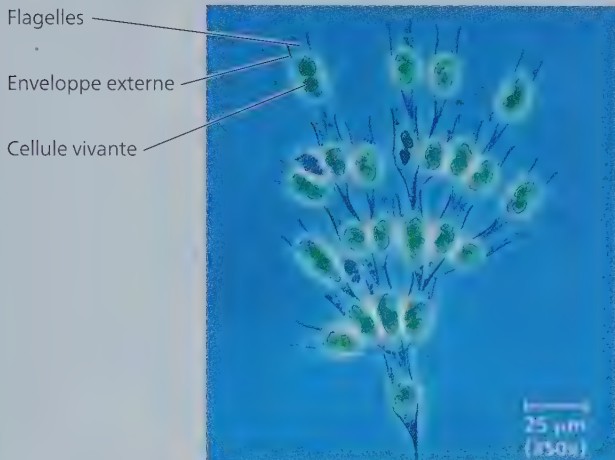
Les **algues dorées** doivent leur couleur caractéristique à la présence de caroténoïdes jaunes et bruns. Elles possèdent généralement deux flagelles fixés près de l'une des extrémités de la cellule. La plupart des algues dorées sont unicellulaires, mais certaines vivent en colonies (**figure 28.11**).

La plupart de ces algues vivent parmi le *plancton* (communautés principalement formées d'organismes microscopiques et portées par le courant près de la surface de l'eau) d'eau douce et d'eau salée. Toutes les espèces de ce groupe sont photosynthétiques, mais certaines sont mixotrophes. Autrement dit, elles sont capables d'absorber les composés organiques dissous ou d'ingérer les particules alimentaires, y compris les cellules vivantes, par phagocytose. Si les conditions environnementales se détériorent, de nombreuses espèces se transforment en kystes résistants qui peuvent rester viables durant des décennies.

Les algues brunes

Les **algues brunes** sont les algues les plus grandes et les plus complexes. Elles sont toutes multicellulaires ; la plupart vivent en eau salée et sont particulièrement abondantes le long des côtes des régions tempérées où circulent des courants d'eau froide. Elles doivent leur couleur brune ou olive caractéristique aux pigments caroténoïdes de leurs plastes, qui sont homologues à ceux des algues dorées et des diatomées.

▼ **Figure 28.11** *Dinobryon* sp., une algue dorée d'eau douce vivant en colonies (MP).



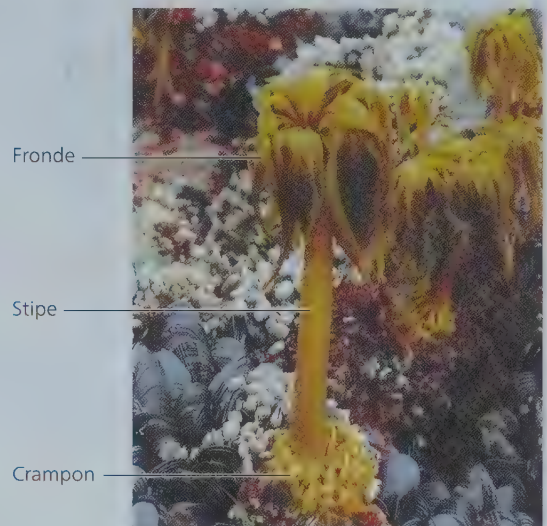
Les algues brunes comprennent de nombreuses espèces généralement appelées *algues marines*. Certaines d'entre elles possèdent des structures spécialisées qui s'apparentent aux organes des végétaux. Elles sont notamment dotées d'un **crampon** semblable à une racine, qui ancre l'algue à son support, ainsi que d'un **stipe** qui s'apparente à une tige et à laquelle s'accrochent des **frondes** ressemblant à des feuilles (**figure 28.12**). Toutefois, contrairement aux végétaux, les algues brunes ne possèdent pas de véritables tissus ou organes. D'ailleurs, des données morphologiques et génétiques indiquent que les ressemblances sont apparues indépendamment dans chaque lignée. Ce sont donc des structures analogues et non homologues. De plus, si les végétaux présentent des adaptations (comme une tige rigide) leur permettant de contrer les effets de la force gravitationnelle, les algues brunes présentent quant à elles des adaptations qui leur permettent de garder leurs principales structures de photosynthèse (les frondes ressemblant à des feuilles) près de la surface de l'eau. Certaines algues brunes maintiennent leurs frondes érigées grâce à des vésicules aérifères remplies de gaz qui soulèvent la plante en flottant. Une algue brune géante qu'on nomme kelp (*Macrocystis pyrifera*), vivant dans les eaux profondes, possède des frondes dotées de ce type de vésicules et liées à un stipe pouvant mesurer plus de 40 m, soit environ la longueur de deux terrains de tennis mis bout à bout.

Les algues brunes constituent d'importantes ressources pour l'humain. Certaines espèces servent d'aliments, dont *Laminaria*, qui entre dans la composition de certaines soupes (le kombu japonais). De plus, la paroi cellulaire des algues brunes contient une substance gélifiante, l'alginate, qui est utilisée comme épaississant dans d'innombrables aliments préparés (crèmes, pouidings, vinaigrettes, etc.).

L'alternance de générations

Les algues multicellulaires présentent divers cycles de développement. Les plus complexes se caractérisent par l'**alternance de générations**, c'est-à-dire par la succession des formes haploïdes et diploïdes multicellulaires. Bien que les états haploïdes et diploïdes alternent dans *tous* les cycles de développement sexuels (les gamètes humains, par exemple, sont haploïdes),

▼ **Figure 28.12** Les algues marines, des organismes bien adaptés à la vie littorale. Le postelsia palmiforme, *Postelsia palmaeformis*, qui ressemble à un petit palmier, vit sur les rochers le long des côtes nord-ouest des États-Unis et du Canada. Bien adapté, le corps de cette algue brune (phéophycée) se cramponne fermement aux rochers afin de résister au violent ressac des vagues.



le terme *alternance de générations* ne s'applique qu'aux cycles dans lesquels les stades haploïdes et diploïdes sont multicellulaires. Comme nous le verrons au concept 29.2, l'alternance de générations caractérise également le cycle de développement des végétaux.

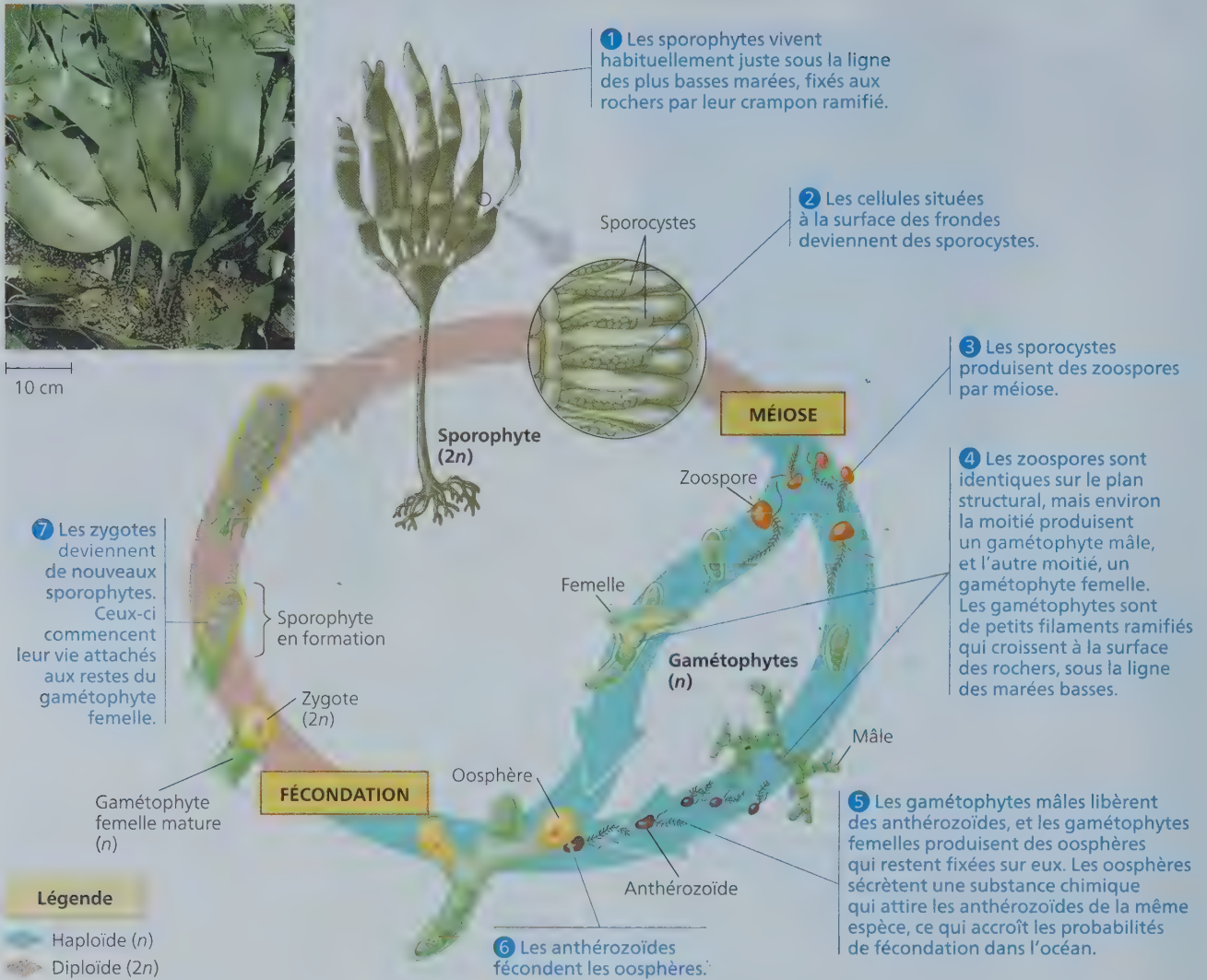
L'algue brune du genre *Laminaria* fournit un bon exemple d'organisme ayant un cycle de développement complexe, caractérisé par l'alternance de générations (**figure 28.13**). L'individu diploïde est appelé *sporophyte*, car il fabrique des spores. Ces spores sont haploïdes et se déplacent grâce à leurs flagelles; ce sont des zoospores. Les zoospores deviennent des *gamétophytes* haploïdes mâles et femelles multicellulaires, qui produisent des gamètes. L'union de deux gamètes (fécondation) donne un zygote diploïde, qui mûrit et engendre un nouveau sporophyte multicellulaire.

Dans le cas des *Laminaria*, les deux générations sont **hétéromorphes**, c'est-à-dire que le sporophyte et le gamétophyte ont des structures différentes. D'autres algues présentent une alternance de générations **isomorphes**. Autrement dit, le sporophyte et le gamétophyte semblent identiques, mais ils ne possèdent pas le même nombre de chromosomes.

Les alvéolobiontes

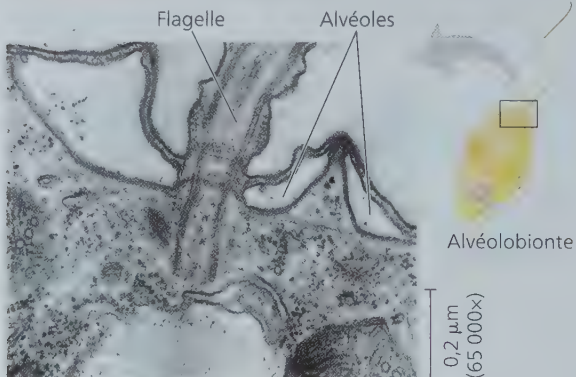
Les **alvéolobiontes**, un autre sous-groupe de SAR, sont constitués d'alvéoles, soit de petites vésicules aplaties situées sous la membrane plasmique (**figure 28.14**). Les alvéolobiontes sont des organismes répandus dans de nombreux milieux; ils réunissent un grand nombre de protistes photosynthétiques et hétérotrophes. Nous examinerons ici trois clades d'alvéolobiontes: un groupe de flagellés (dinophytes), un groupe de parasites (apicomplexés) et un groupe de protistes qui se déplacent au moyen de cils (ciliés).

▼ **Figure 28.13** L'alternance de générations dans le cycle de développement des *Laminaria*.



HABILETÉS VISUELLES ► Les anthérozoïdes présentés au point 5 sont-ils génétiquement identiques ? Expliquez votre réponse.

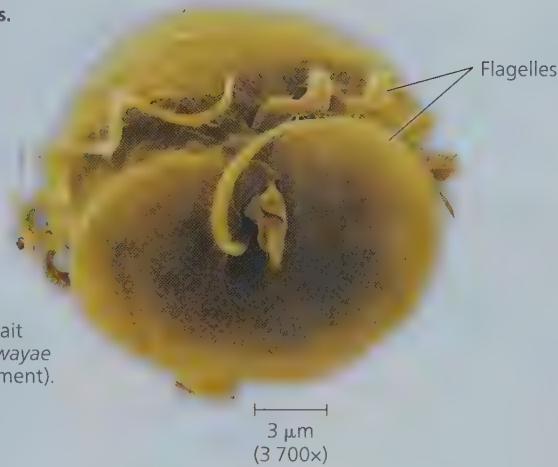
▼ **Figure 28.14** Les alvéoles. Ces vésicules situées sous la membrane plasmique constituent une caractéristique propre aux alvéolobiontes (MET).



Les dinofytes

Les cellules de nombreux **dinofytes** sont renforcées par des plaques internes de cellulose. Lorsqu'ils se déplacent dans les milieux aquatiques marins et dulcicoles qui forment leurs habitats, le mouvement des deux flagelles, fixés perpendiculairement dans deux sillons de cette « armure » de cellulose, produit un tourbillon. C'est d'ailleurs ce qui explique le nom de ces organismes, qui vient du grec *dinos*, « tourbillon » (**figure 28.15a**). Même si leurs ancêtres pourraient tirer leur origine d'une endosymbiose secondaire (voir la figure 28.3), près de la moitié de tous les dinofytes sont maintenant entièrement hétérotrophes. D'autres sont d'importantes espèces de *phytoplankton* (un plancton photosynthétique, composé de bactéries photosynthétiques et d'algues) ; de nombreux dinofytes photosynthétiques sont mixotrophes.

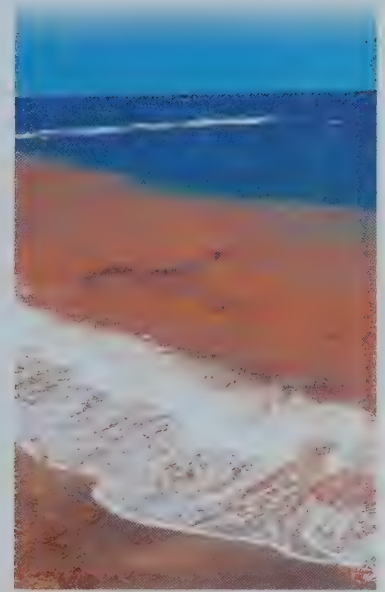
► **Figure 28.15** Les dinophytes.



(a) Flagelle des dinophytes.

Le mouvement du flagelle hélicoïdal, qui se trouve dans le sillon encerclant la cellule, fait tourbillonner *Pfiesteria shumwayae* (MEB, cliché coloré artificiellement).

(b) Marée rouge dans le golfe de Carpentarie, dans le Nord de l'Australie. La couleur rouge est due à la présence de fortes concentrations d'un dinophyte contenant un pigment caroténoïde.



Quand les dinophytes connaissent des périodes d'explosion démographique, on observe des marées rouges dans les eaux côtières (**figure 28.15b**). La couleur brun-rouge ou rose orangé de ces marées vient des pigments caroténoïdes, qui prédominent dans les plastes de ces organismes. Les toxines produites par certains dinophytes peuvent tuer massivement des invertébrés et des poissons. Les mollusques ne sont pas affectés par la toxine paralysante (que l'on dit des milliers de fois plus puissante que le cyanure), mais ils accumulent ces produits, ce qui risque d'intoxiquer, parfois mortellement, les humains qui consomment ces coquillages.

Les apicomplexés

Presque tous les **apicomplexés** sont des parasites des animaux. De fait, pratiquement toutes les espèces animales examinées jusqu'à maintenant sont attaquées par ces parasites, qui disséminent chez leur hôte de minuscules cellules infectieuses appelées *sporozoïtes*. Les apicomplexés doivent leur nom au fait qu'on observe, à l'extrémité apicale de la cellule sporozoïte, un *complexe* d'organites spécialisés qui lui permettent de pénétrer dans les cellules et les tissus de l'hôte. Bien que les apicomplexés ne soient pas photosynthétiques, des données récentes montrent qu'ils conservent un plaste modifié (apicoplaste), provenant probablement d'une algue rouge ancestrale.

La plupart des apicomplexés ont un cycle de développement complexe qui comporte des stades sexués et asexués, et qui nécessite deux espèces d'hôtes, ou plus. Par exemple, l'agent du paludisme, un protozoaire du genre *Plasmodium*, parasite tout autant les moustiques que les humains (**figure 28.16**).

Historiquement, le paludisme disputait à la tuberculose le titre de principale cause de mortalité d'origine infectieuse. Dans les années 1960, deux facteurs ont grandement contribué à diminuer l'incidence du paludisme. Le premier est la réduction, à l'aide d'insecticides, des populations du moustique porteur du genre *Anopheles*, dont la piqûre transmet la maladie; le second est la mise au point de médicaments qui tuent les

parasites chez l'humain (quinine, chloroquine et méfloquine notamment). Cependant, la multiplication de souches résistantes d'*Anopheles spp.* et de *Plasmodium spp.* a provoqué récemment un nouvel essor de la maladie. On estime que 200 millions de personnes sont couramment infectées par le paludisme dans les régions tropicales et que, chaque année, au moins 600 000 d'entre elles en meurent. Par ailleurs, dans les régions où le paludisme est courant, la fréquence très élevée de l'allèle de l'anémie falciforme (drépanocytose) est attribuable aux effets mortels de la maladie; pour en savoir plus au sujet de ce lien, voir la figure 23.18.

La mise au point de vaccins antipaludéens est difficile, car les espèces du genre *Plasmodium* vivent la plupart du temps à l'abri du système immunitaire de leur hôte en se cachant dans les cellules humaines. En outre, à l'instar des trypanosomes, les *Plasmodium spp.* modifient continuellement leurs protéines membranaires. Malgré tout, d'importants progrès ont été réalisés en 2015 lorsque les autorités réglementaires européennes ont approuvé le premier vaccin antipaludéen au monde. Toutefois, ce vaccin, dirigé vers une protéine à la surface des sporozoïtes, ne confère qu'une protection partielle contre la maladie. Aussi, les chercheurs continuent d'évaluer d'autres cibles vaccinales potentielles, dont l'apicoplaste. Ces recherches pourraient s'avérer efficaces puisque l'apicoplaste est un plaste modifié; dérivé d'une cyanobactérie, il présente des voies métaboliques différentes de celles qu'on trouve chez l'humain.

Les ciliés

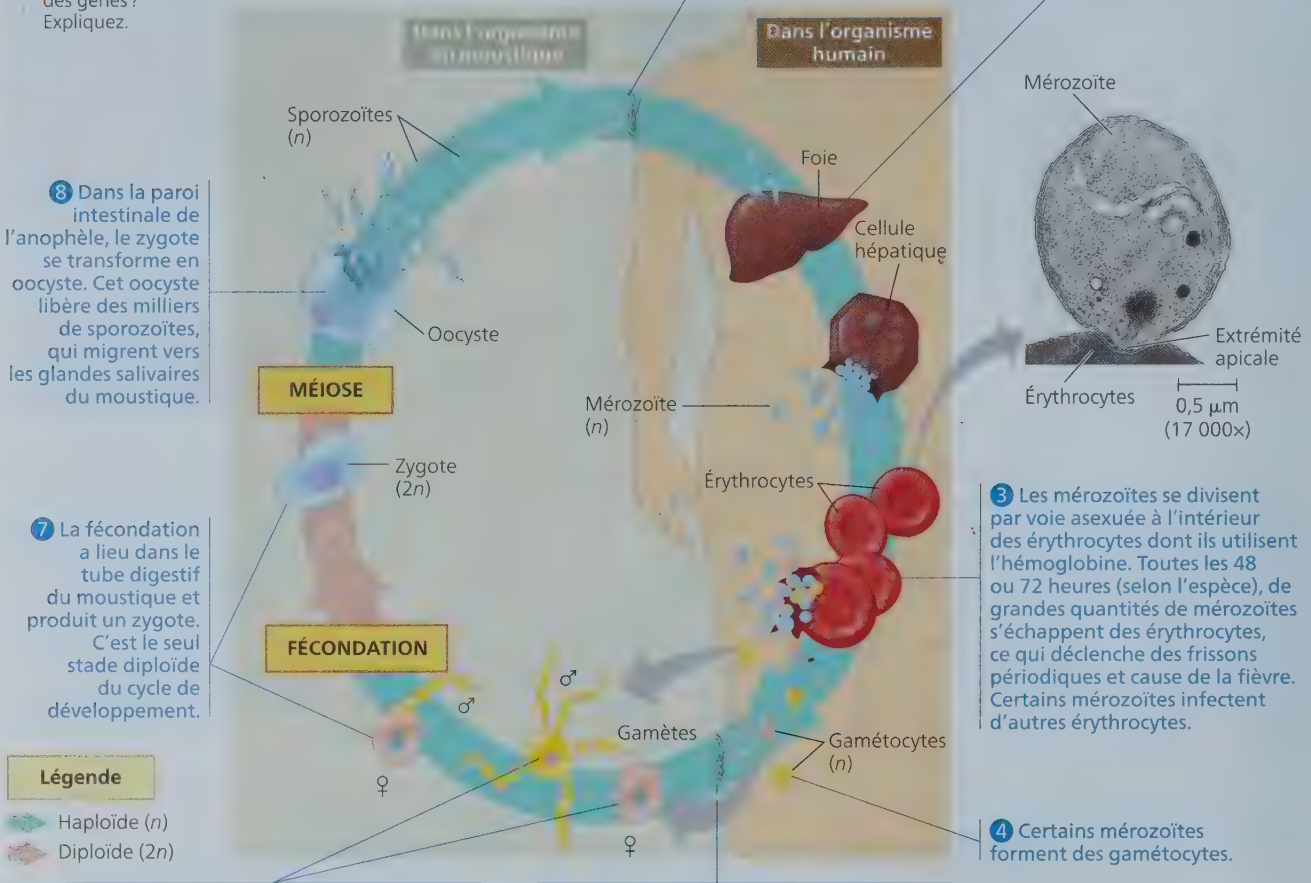
Les protistes qui forment le groupe vaste et diversifié des **ciliés** se déplacent et se nourrissent à l'aide de milliers de cils (**figure 28.17a**). La plupart des ciliés sont des prédateurs; leurs proies sont généralement des bactéries ou d'autres protistes. Certains ciliés sont complètement couverts de cils, tandis que chez d'autres, les cils sont disposés en rangées ou en touffes. Chez certaines espèces, des rangées de cils denses servent

▼ Figure 28.16 Le cycle de développement des *Plasmodium* spp., des apicomplexés causant le paludisme. (Les couleurs ne sont pas représentatives de la réalité.)

? Les différences morphologiques entre les sporozoïtes, les mérozoïtes et les gamétocytes sont-elles dues à différents génomes ou à des différences dans l'expression des gènes? Expliquez.

1 La femelle du moustique infecté du genre *Anopheles* pique une personne et lui transmet les sporozoïtes de *Plasmodium* sp. présents dans sa salive.

2 Les sporozoïtes pénètrent dans les cellules hépatiques de la victime. Au bout de quelques jours, ils se divisent plusieurs fois et se transforment en mérozoïtes; ceux-ci pénètrent dans les érythrocytes en se servant de leur complexe apical (voir la micrographie ci-dessous).



8 Dans la paroi intestinale de l'anophèle, le zygote se transforme en oocyste. Cet oocyste libère des milliers de sporozoïtes, qui migrent vers les glandes salivaires du moustique.

7 La fécondation a lieu dans le tube digestif du moustique et produit un zygote. C'est le seul stade diploïde du cycle de développement.

6 Les gamétocytes deviennent des gamètes, mâles ou femelles. Chaque gamétocyte mâle produit plusieurs gamètes mâles plus minces.

5 Un autre anophèle pique la personne contaminée et absorbe des gamétocytes de *Plasmodium* sp. en même temps que le sang.

3 Les mérozoïtes se divisent par voie asexuée à l'intérieur des érythrocytes dont ils utilisent l'hémoglobine. Toutes les 48 ou 72 heures (selon l'espèce), de grandes quantités de mérozoïtes s'échappent des érythrocytes, ce qui déclenche des frissons périodiques et cause de la fièvre. Certains mérozoïtes infectent d'autres érythrocytes.

4 Certains mérozoïtes forment des gamétocytes.

collectivement de membranelles locomotrices. D'autres espèces se déplacent rapidement grâce à des faisceaux de cils semblables à des pattes.

Les ciliés possèdent une caractéristique génétique exclusive: ils ont deux types de noyaux, le macronoyau et le micronoyau. La cellule possède un ou plusieurs noyaux de chaque type. Les variations génétiques sont le fruit de la **conjugaison**, un processus sexuel au cours duquel deux individus échangent un micronoyau haploïde, sans se reproduire (figure 28.17b). Les ciliés se reproduisent généralement par scissiparité, un processus au cours duquel le macronoyau existant se désintègre et un nouveau se forme à partir du micronoyau de la cellule. Chaque micronoyau contient généralement de nombreuses copies du génome de la cellule. Les gènes contenus dans le macronoyau régissent les fonctions quotidiennes de la cellule, comme l'alimentation, l'élimination des déchets et l'équilibre hydrique.

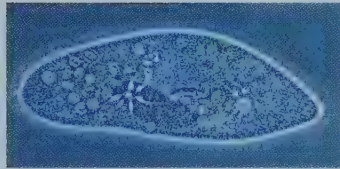
Les rhizariens

Les **rhizariens** forment le dernier sous-groupe de SAR. De nombreuses espèces de ce clade font partie des organismes appelés **amibes**, des protistes qui se déplacent et se nourrissent au moyen de **pseudopodes**, c'est-à-dire de prolongements qui peuvent surgir de n'importe quel point de la surface cellulaire. L'amibe se déplace en étirant un pseudopode et en ancrant l'extrémité, ce qui crée un mouvement du cytoplasme vers celui-ci. Les amibes ne constituent pas un groupe monophylétique; elles sont plutôt réparties dans de nombreux taxons d'eucaryotes sans parenté directe. La plupart des amibes qui appartiennent au clade des rhizariens se distinguent sur le plan morphologique de la plupart des autres amibes par leurs pseudopodes filiformes. Les rhizariens comptent également des protistes flagellés (n'appartenant pas aux amibes) qui se nourrissent à l'aide de leurs pseudopodes filiformes.

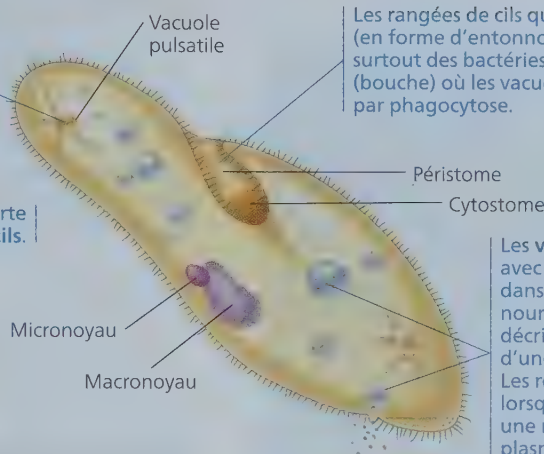
▼ **Figure 28.17** La structure et les fonctions de la paramécie (*Paramecium caudatum*).

La paramécie absorbe constamment l'eau de son environnement hypotonique par osmose. Les vacuoles pulsatiles, qui sont un peu comme des vessies, accumulent l'excès d'eau qui arrive là par des canaux radiaires et elles l'évacuent périodiquement à travers la membrane plasmique.

50 µm
(180x)



La paramécie est recouverte de milliers de cils.



Les rangées de cils qui bordent le péristome (en forme d'entonnoir) acheminent la nourriture, surtout des bactéries, jusqu'au cytostome (bouche) où les vacuoles nutritives l'ingèrent par phagocytose.

Les **vacuoles nutritives** fusionnent avec des lysosomes (non présentés dans l'illustration). Une fois la nourriture digérée, les vacuoles décrivent une boucle qui les conduit d'une extrémité à l'autre de la cellule. Les restes non digérés sont évacués lorsque les vacuoles fusionnent avec une région particulière de la membrane plasmique qui joue le rôle de pore anal (ou cytoprocte).

(a) Alimentation, élimination des déchets et équilibre hydrique

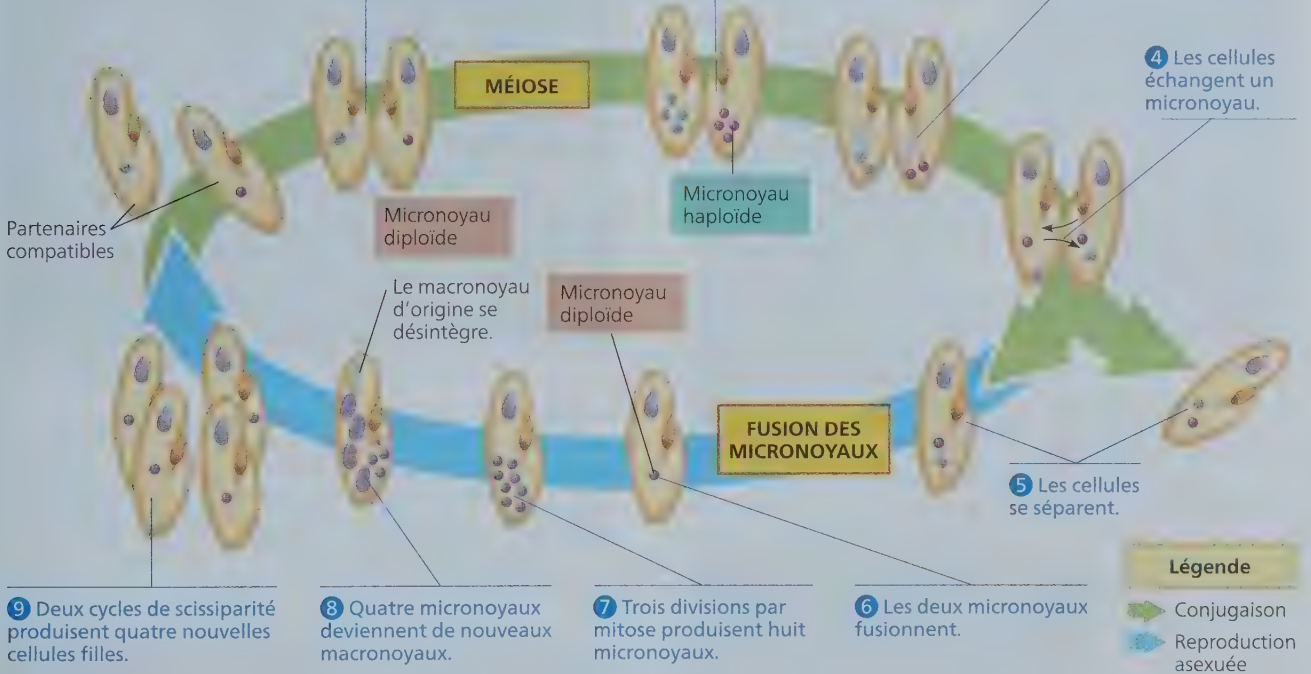
1 Deux cellules de souches compatibles s'accolent et fusionnent partiellement.

2 Dans chaque cellule, le micronoyau subit une méiose qui produit quatre micronoyaux haploïdes.

3 L'un des micronoyaux haploïdes se divise par mitose. Les trois autres se désintègrent.

4 Les cellules échangent un micronoyau.

5 Les cellules se séparent.



9 Deux cycles de scissiparité produisent quatre nouvelles cellules filles.

8 Quatre micronoyaux deviennent de nouveaux macronoyaux.

7 Trois divisions par mitose produisent huit micronoyaux.

6 Les deux micronoyaux fusionnent.

(b) Conjugaison et reproduction

FAITES DES LIENS ► L'événement présenté à l'étape 6 de ce schéma a un effet global comparable à celui d'un événement du cycle de développement humain (voir la figure 13.5). Lequel ? Expliquez votre réponse.

Nous examinerons ici trois groupes de rhizariens, soit les radiolaires, les foraminifères et les cercozoaires.

Les radiolaires

Les protistes que nous appelons **radiolaires** présentent un squelette délicat et complexe, généralement constitué de silice. Les pseudopodes de ces protistes, marins pour la plupart, sont disposés en rayons autour de leur corps central (**figure 28.18**)

et sont renforcés par des faisceaux de microtubules. Les microtubules sont recouverts d'une mince couche de cytoplasme entourant les microorganismes plus petits qui s'attachent aux pseudopodes. Les mouvements cytoplasmiques font ensuite passer la proie capturée dans la partie principale de la cellule. Lorsque les radiolaires meurent, leurs squelettes siliceux s'accumulent au fond de la mer et y forment une boue dont l'épaisseur peut atteindre plusieurs centaines de mètres par endroits.

▼ **Figure 28.18** Un radiolaire. De nombreux pseudopodes filiformes sont disposés en rayons autour du corps central de ce radiolaire (MP).



Les foraminifères

Les **foraminifères** (du latin *foramen*, « petit trou », et *ferre*, « porter ») doivent leur nom à leur coque poreuse, ou **test** (voir la figure 28.2). Le test d'un foraminifère se compose habituellement d'une pièce de matériaux organiques que renforce du carbonate de calcium. Les pseudopodes, qui émergent des pores, permettent à l'organisme de nager, de constituer son test et de se nourrir. Un grand nombre de foraminifères se nourrissent des produits issus de la photosynthèse des algues qui vivent en symbiose sous leur test.

Les foraminifères vivent tant en eau salée qu'en eau douce. La plupart des espèces habitent dans le sable ou se fixent aux rochers et aux algues, mais certaines vivent sous forme de plancton. Bien qu'il soit unicellulaire, le plus gros foraminifère possède un test qui peut atteindre un diamètre de plusieurs centimètres.

Des espèces connues de foraminifères, 90% sont des fossiles. Avec les restes calcaires d'autres protistes, leurs tests entrent dans la composition des sédiments marins et même des roches sédimentaires qui ont émergé. Ces fossiles sont d'excellents marqueurs pour la datation comparative des roches sédimentaires de diverses régions du monde. Les chercheurs étudient également ces fossiles afin d'obtenir de l'information concernant le changement climatique et ses effets sur les océans et les formes de vie qu'ils contiennent (**figure 28.19**).

Les cercozoaires

Découverts pour la première fois grâce à la phylogénèse moléculaire, les **cercozoaires** forment un grand groupe contenant la plupart des protistes amiboïdes et flagellés qui se nourrissent à l'aide de pseudopodes filiformes. Ils vivent en grand nombre dans les écosystèmes marins, dulcicoles et terrestres.

La plupart des cercozoaires sont hétérotrophes. Nombre d'entre eux parasitent les végétaux, les animaux ou d'autres protistes, et plusieurs autres sont prédateurs. Les prédateurs comprennent les plus importants consommateurs de bactéries des écosystèmes aquatiques et terrestres, de même que des espèces qui mangent d'autres protistes, des eumycètes et même de petits

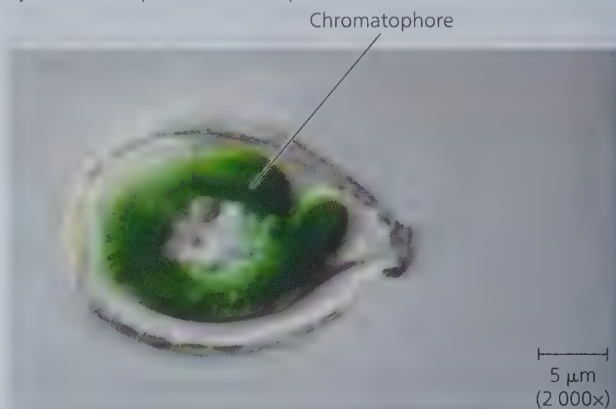
animaux. Un petit groupe de cercozoaires, les chlorarachniophytes (mentionnés plus haut dans la description de l'endosymbiose secondaire), sont mixotrophes : ils se nourrissent de bactéries et de protistes plus petits, mais sont aussi capables de photosynthèse. Au moins un autre cercozoaire, *Paulinella chromatophora*, est autotrophe ; il tire son énergie de la lumière et son carbone du CO₂. Comme le montre la **figure 28.20**, *P. chromatophora* semble constituer un autre exemple évolutif, intrigant, d'une lignée eucaryote qui tient son mécanisme de photosynthèse directement d'une cyanobactérie.

▼ **Figure 28.19** Des foraminifères fossiles. En mesurant la concentration en magnésium des foraminifères fossiles comme ceux-ci, les chercheurs tentent de savoir comment la température des océans a évolué au fil du temps, puisque les foraminifères captent davantage de magnésium dans les eaux plus chaudes que dans les eaux plus froides.



▼ **Figure 28.20** Un deuxième cas d'endosymbiose primaire ?

Le cercozoaire *Paulinella chromatophora* réalise la photosynthèse à partir d'une structure unique et en forme de saucisse qu'on appelle chromatophore (MP). Les chromatophores sont entourés d'une membrane comportant une couche de peptidoglycane, ce qui permet de penser qu'ils dériveraient d'une bactérie. Les données génétiques indiquent que les chromatophores proviennent d'une autre cyanobactérie que celle dont les plastides sont dérivés.



1. Expliquez pourquoi les données géologiques relatives aux foraminifères sont si bien préservées.
2. **ET SI ?** ▶ Selon vous, l'ADN des plastes des dinophytes photosynthétiques, des diatomées et des algues dorées ressemble-t-il davantage à l'ADN nucléaire des végétaux (domaine des eucaryotes) ou à l'ADN chromosomique des cyanobactéries (domaine des bactéries) ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ▶ Parmi les trois cycles présentés à la figure 13.6, quel cycle de développement présente une alternance de générations ? Qu'est-ce qui le distingue des deux autres ?
4. **FAITES DES LIENS** ▶ Revoyez les figures 9.2 et 10.6, puis expliquez brièvement comment les chlorarachniophytes et d'autres algues aérobies consomment et produisent du CO₂ et de l'O₂.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Les algues rouges et les algues vertes sont les organismes les plus étroitement apparentés aux végétaux



Comme nous l'avons mentionné précédemment, des données morphologiques et moléculaires montrent que les plastes sont apparus lorsqu'un protiste hétérotrophe a acquis un endosymbionte (cyanobactérie). Plus tard, les descendants photosynthétiques de ce protiste primitif se sont divisés en algues rouges et en algues vertes (voir la figure 28.3), et la lignée ayant engendré les algues vertes a donné naissance aux végétaux. Les algues rouges, les algues vertes et les végétaux forment le troisième supergroupe d'eucaryotes, celui des **archéplastides**. Ce groupe monophylétique descend de l'ancien protiste ayant absorbé une cyanobactérie. Nous examinerons les végétaux aux chapitres 29 et 30 ; traitons d'abord de la diversité de leurs plus proches parents, les algues rouges et les algues vertes.

Les algues rouges

Parmi les quelque 6 000 espèces connues d'**algues rouges**, ou rhodobiontes (du grec *rhodon*, « rose »), beaucoup doivent leur couleur rougeâtre à un pigment photosynthétique appelé phycoérythrine, qui masque le vert de la chlorophylle (figure 28.21). Toutefois, chez d'autres espèces (celles adaptées à la vie en eau peu profonde), la phycoérythrine se fait moins abondante. Ainsi, les algues rouges peuvent être verdâtres en eau très peu profonde,

rouge vif, à des profondeurs moyennes, et presque noires, en eau profonde. Certaines espèces ont perdu leur pigmentation et vivent en parasites hétérotrophes d'autres algues rouges.

Les algues rouges sont de grandes algues abondantes dans les eaux côtières chaudes des tropiques. Certains de leurs pigments photosynthétiques, dont la phycoérythrine, leur permettent d'absorber la lumière bleue et la lumière verte, qui pénètrent assez profondément dans l'eau. On vient de découvrir, près des Bahamas, une espèce d'algue rouge qui vit à plus de 260 m de profondeur, ce qui est un record pour un organisme photosynthétique. Il existe aussi quelques espèces qui vivent en eau douce ou en milieu terrestre.

La plupart des algues rouges sont multicellulaires. Bien qu'aucune des algues de ce groupe ne rivalise en taille avec les algues brunes géantes (kelp ou laminaires), on qualifie couramment les plus grandes algues rouges multicellulaires d'« algues

▼ **Figure 28.21** Les algues rouges.

▶ *Bonnemaisonia hamifera*. Cette algue rouge est filamenteuse.



◀ **Dulse, ou rhodyménie palmée (*Palmaria palmata*).** Cette algue comestible a la forme d'une feuille.

▼ **Nori.** L'algue rouge *Porphyra umbilicalis* est un aliment traditionnel du Japon.



L'algue marine est cultivée sur des filets placés dans les eaux côtières peu profondes.

Les feuilles de nori luisantes et minces comme du papier constituent un aliment riche en minéraux pour envelopper le riz, les fruits de mer et les légumes utilisés dans la confection des sushis.

marines». Il se peut d'ailleurs que vous ayez mangé l'une de ces espèces multicellulaires, *Porphyra umbilicalis* (*nori*, en japonais), sous forme de feuilles croustillantes ou comme emballage de sushis (voir la figure 28.21). Les algues rouges se reproduisent par voie sexuée et présentent des cycles de développement variés dans lesquels l'alternance de générations est fréquente. Toutefois, contrairement aux autres algues, les algues rouges ne possèdent aucun gamète flagellé et, par conséquent, leurs gamètes se rencontrent à la faveur des courants.

Les algues vertes

Les **algues vertes** doivent leur nom à la couleur de leurs chloroplastes. L'ultrastructure et les pigments de ceux-ci ressemblent beaucoup à ceux des chloroplastes végétaux. La systématique moléculaire et la morphologie cellulaire laissent peu de doutes : les algues vertes et les végétaux sont étroitement apparentés. En fait, certains systématiciens recommandent même de classer les algues vertes avec les végétaux dans un règne étendu, celui des chlorobiontes. Du point de vue phylogénétique, ce changement serait logique puisque les algues vertes forment par ailleurs un groupe paraphylétique.

On peut diviser les algues vertes en deux grands groupes : les chlorophytes et les charophytes. Ce second groupe inclut les algues qui sont les plus proches parentes des végétaux ; nous les verrons donc avec eux, au chapitre 29.

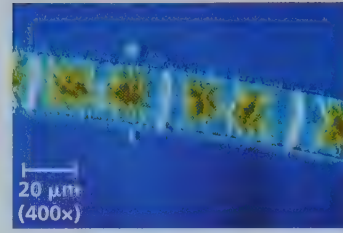
Le groupe des chlorophytes (du grec *chloros*, « vert »), comprend plus de 7 000 espèces. La plupart vivent en eau douce, mais on trouve également un grand nombre d'espèces marines et quelques espèces terrestres. Les chlorophytes les plus simples sont des organismes unicellulaires comme *Chlamydomonas*, qui ressemble aux gamètes et aux zoospores des chlorophytes plus complexes. Diverses espèces d'algues vertes unicellulaires vivent en milieu aquatique, où elles font partie du phytoplancton. D'autres habitent les sols humides. Certaines espèces vivent en symbiose avec d'autres eucaryotes en contribuant, au moyen de la photosynthèse, à l'apport alimentaire de leur hôte. D'autres encore vivent dans des milieux exposés à d'intenses rayons visibles et ultraviolets ; ces espèces se protègent du rayonnement au moyen de composés particuliers présents dans leur cytoplasme, dans leur paroi cellulaire ou dans l'enveloppe qui protège le zygote.

L'augmentation de la taille et de la complexité des algues vertes au cours de l'évolution est attribuable à trois mécanismes :

1. la formation de colonies de cellules individuelles, comme chez *Zygnema excompressum* (figure 28.22a) et chez d'autres espèces dont les formes filamenteuses entrent dans la composition de ce qu'on appelle l'écume d'étang ;
2. l'apparition de formes multicellulaires véritables, comme *Volvox sp.* (voir la figure 28.2) et *Ulva lactuca* (figure 28.22b), par suite de la division et de la différenciation cellulaires ;
3. la division répétée des noyaux, sans division cytoplasmique, comme chez *Caulerpa taxifolia* (figure 28.22c).

La plupart des chlorophytes ont un cycle de développement complexe qui comprend des stades de reproduction sexuée et asexuée. Ils peuvent presque tous se reproduire par voie sexuée, en produisant des gamètes à deux flagelles dotés de chloroplastes en forme de godet (figure 28.23). L'alternance de générations est apparue chez certains chlorophytes, dont *Ulva*.

▼ **Figure 28.22** Exemples de chlorophytes de grande taille.



(a) *Zygnema excompressum*, une algue commune des étangs. Ce charophyte filamenteux possède deux chloroplastes étoilés dans chaque cellule.



(b) *Ulva lactuca*, ou laitue de mer. Ce chlorophyte multicellulaire comestible possède des structures différenciées, dont des frondes ressemblant à des feuilles et un crampon semblable à une racine qui lui permet de s'ancrer solidement sur un support.

(c) *Caulerpa taxifolia*, un chlorophyte vivant dans les zones marines intertidales. Ses filaments ramifiés ne possèdent pas de paroi intercellulaire et sont plurinucléés. De fait, le corps de cette algue constitue une énorme « supercellule ».



RETOUR SUR LE CONCEPT 28.4

1. Comparez les algues rouges et les algues brunes.
2. Pourquoi est-il exact de dire que la laitue de mer (*U. lactuca*) est un véritable organisme multicellulaire, mais non la caulerpe, *C. taxifolia* ?
3. **ET SI ?** ► Comment expliqueriez-vous le fait que les espèces de la lignée des algues vertes ont pu être plus susceptibles de coloniser les environnements terrestres que les espèces de la lignée des algues rouges.

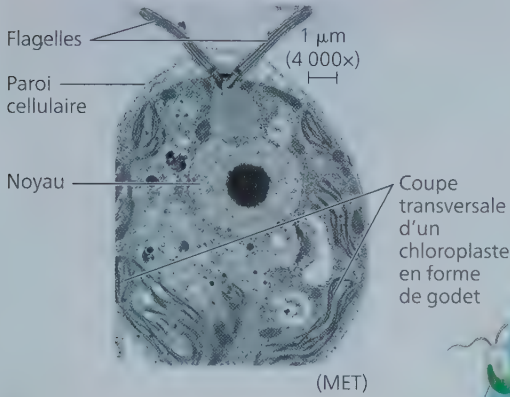
Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 28.5

Les unichontes comprennent des protistes étroitement apparentés aux eumycètes et aux animaux

Le supergroupe des **unichontes** est extrêmement diversifié, et comprend les animaux, les eumycètes et certains protistes. On y relève deux grands clades, soit ceux des amibozoaires et des opisthochontes (animaux, eumycètes et groupes de protistes étroitement apparentés). Les données fournies par la systématique

▼ **Figure 28.23** Le cycle de développement d'un chlorophyte unicellulaire du genre *Chlamydomonas*.



7 Ces cellules filles acquièrent des flagelles et une paroi cellulaire. Ensuite, elles émergent, sous forme de zoospores mobiles, de la cellule mère qui les contenait. Les zoospores deviennent des cellules haploïdes matures.

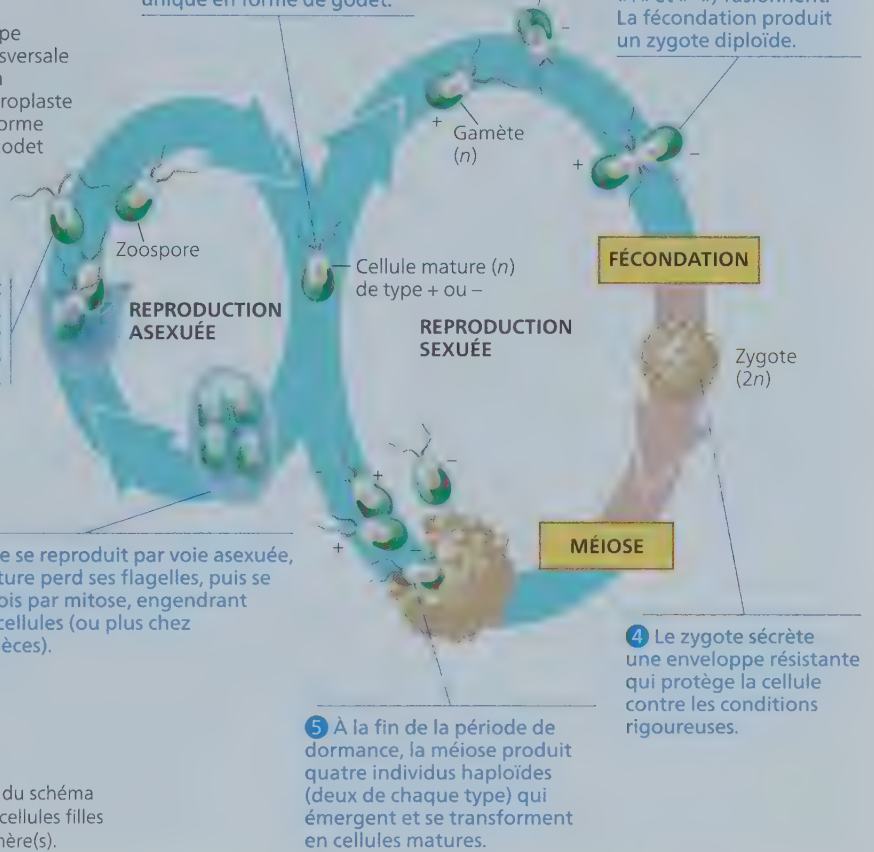
- Légende**
- Haploïde (n)
 - Diploïde ($2n$)

6 Lorsqu'elle se reproduit par voie asexuée, la cellule mature perd ses flagelles, puis se divise deux fois par mitose, engendrant ainsi quatre cellules (ou plus chez certaines espèces).

2 En réponse à une pénurie de nutriments, à un assèchement de l'étang ou à un autre facteur de stress, les cellules se transforment en gamètes.

1 Chez *Chlamydomonas* sp., la cellule mature est haploïde et contient un chloroplaste unique en forme de godet.

3 Les gamètes de types sexuels différents (représentés par les signes «+» et «-») fusionnent. La fécondation produit un zygote diploïde.



FÉCONDATION

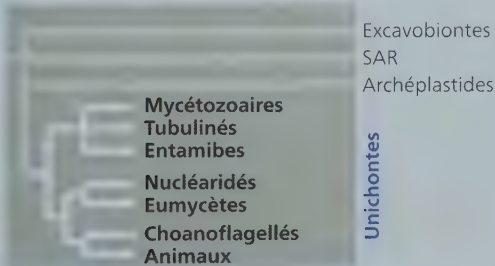
REPRODUCTION ASE XuÉE

REPRODUCTION SE XuÉE

MÉIOSE

HABILETÉS VISUELLES ► Encercler le ou les stades du schéma où se forment des clones, produisant de nouvelles cellules filles génétiquement identiques à la (ou aux) cellule(s) mère(s).

moléculaire confirment rigoureusement la pertinence de chacun de ces deux grands clades. L'étroite relation entre les deux groupes est cependant plus controversée. Elle ne s'appuie que sur des comparaisons de la myosine, une protéine contractile, et sur certaines études (et non sur l'ensemble des études) portant sur plusieurs gènes ou sur des génomes entiers.



La controverse entourant les unichontes vise aussi la racine de l'arbre des eucaryotes. Rappelez-vous que la racine d'un arbre phylogénétique ancre celui-ci dans le temps : les nœuds les plus

près de la racine sont les plus anciens. Pour l'instant, la racine de l'arbre des eucaryotes est incertaine ; nous ignorons donc quel supergroupe d'eucaryotes a divergé en premier. Certaines hypothèses ont été délaissées, notamment celle des organismes amitochondriaux, décrite plus haut, mais les chercheurs ne s'entendent toujours pas sur une solution. Connaître la racine de l'arbre des eucaryotes aiderait les scientifiques à déduire les caractéristiques de l'ancêtre commun de tous les eucaryotes.

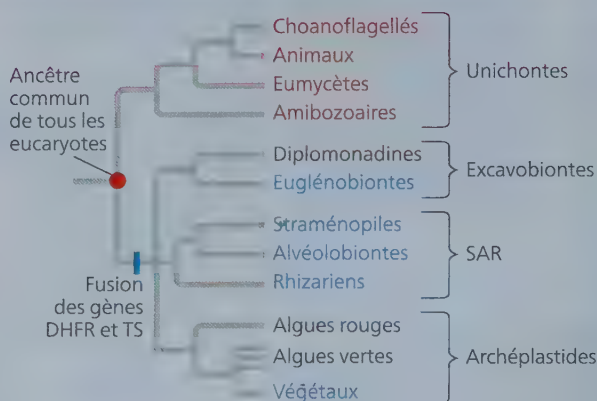
En essayant de déterminer la racine de l'arbre des eucaryotes, les chercheurs ont appuyé leurs phylogénèses sur différents ensembles de gènes, dont certains ont généré des résultats contradictoires. Des chercheurs qui voulaient retracer la survenue d'un événement évolutif rare ont également emprunté une approche différente (figure 28.24). Les résultats obtenus à l'aide de cette approche démontrent que les supergroupes des excavobiontes, des SAR et des archéplastides ont en commun un ancêtre plus récent que celui qu'ils partagent, chacun de leur côté, avec les unichontes. Cela laisse croire que la racine de l'arbre se situe entre les unichontes et tous les autres eucaryotes et que les unichontes auraient été le premier supergroupe

Quelle est la racine de l'arbre des eucaryotes ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Les unichontes seraient plus près de la racine de l'arbre des eucaryotes que ne le sont les autres groupes d'algues (archéplastides, excavobiontes et SAR). Si cette supposition est exacte, la comparaison de séquences génétiques devrait révéler une plus grande divergence des unichontes par rapport aux autres groupes.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Constatant à quel point il est difficile de déterminer la racine de l'arbre phylogénétique des eucaryotes, Alexandra Stechnmann et Thomas Cavalier-Smith ont proposé une nouvelle approche. Ils ont étudié deux gènes, soit celui codant pour l'enzyme DHFR (dihydrofolate réductase) et celui codant pour l'enzyme TS (thymidylate synthase). Pour ce faire, les chercheurs ont tiré profit d'un événement rare dans l'évolution, à savoir la fusion chez certains organismes des gènes codant pour la DHFR et la TS, entraînant la production d'une seule protéine régissant les activités des deux enzymes. Stechnmann et Cavalier-Smith ont amplifié (par PCR; voir la figure 20.7) et séquencé les gènes codant pour la DHFR et la TS de neuf espèces (un choanoflagellé et deux amibozoaires, tous trois du groupe des unichontes, un euglénobionte du groupe des excavobiontes, un straménopile, un alvéolobionte et trois rhizariens). Les chercheurs ont ensuite combiné leurs données et celles, qui avaient été publiées auparavant, concernant des espèces de bactéries, d'animaux, de végétaux et d'eumycètes.

■ **RÉSULTATS** ■ Toutes les bactéries étudiées présentent les deux gènes distincts (DHFR et TS), ce qui donne à penser qu'il s'agit là d'un élément ancestral (indiqué par un point rouge dans l'arbre ci-dessous). D'autres taxons présentant les deux gènes sont indiqués en caractères rouges. Les gènes fusionnés constituent donc un caractère dérivé que présentent certains membres (en bleu) des supergroupes des excavobiontes, SAR et des archéplastides :



■ **CONCLUSION** ■ D'après ces résultats, les excavobiontes, les SAR et les archéplastides forment un clade, ce qui étaye l'hypothèse selon laquelle la racine de l'arbre se trouverait entre les unichontes et les autres eucaryotes. Comme les données qui soutiennent cette hypothèse ne reposent que sur un seul caractère – la fusion des gènes codant pour la DHFR et la TS –, d'autres données seront nécessaires pour en évaluer la validité.

Source des données : A. Stechnmann et T. Cavalier-Smith, Rooting the eukaryote tree by using a derived gene fusion, *Science* 297 : 89-91 (2002).

ET SI ? ▶ Stechnmann et Cavalier-Smith affirment que leurs conclusions ne sont valables que si les gènes n'ont fusionné qu'une fois et qu'ils ne se sont pas fragmentés par la suite. Pourquoi cette supposition est-elle déterminante dans leur approche ?

d'eucaryotes à diverger de tous les autres eucaryotes. Cette idée demeure controversée et exigera davantage de preuves avant d'être acceptée par l'ensemble de la communauté scientifique.

Les amibozoaires

Les **amibozoaires** forment un groupe qui comprend de nombreuses espèces d'amibes dotées de pseudopodes en forme de lobe ou de tube au lieu de pseudopodes filiformes. Les amibozoaires comprennent les mycétozoaires, les tubulinés et les entamibes.

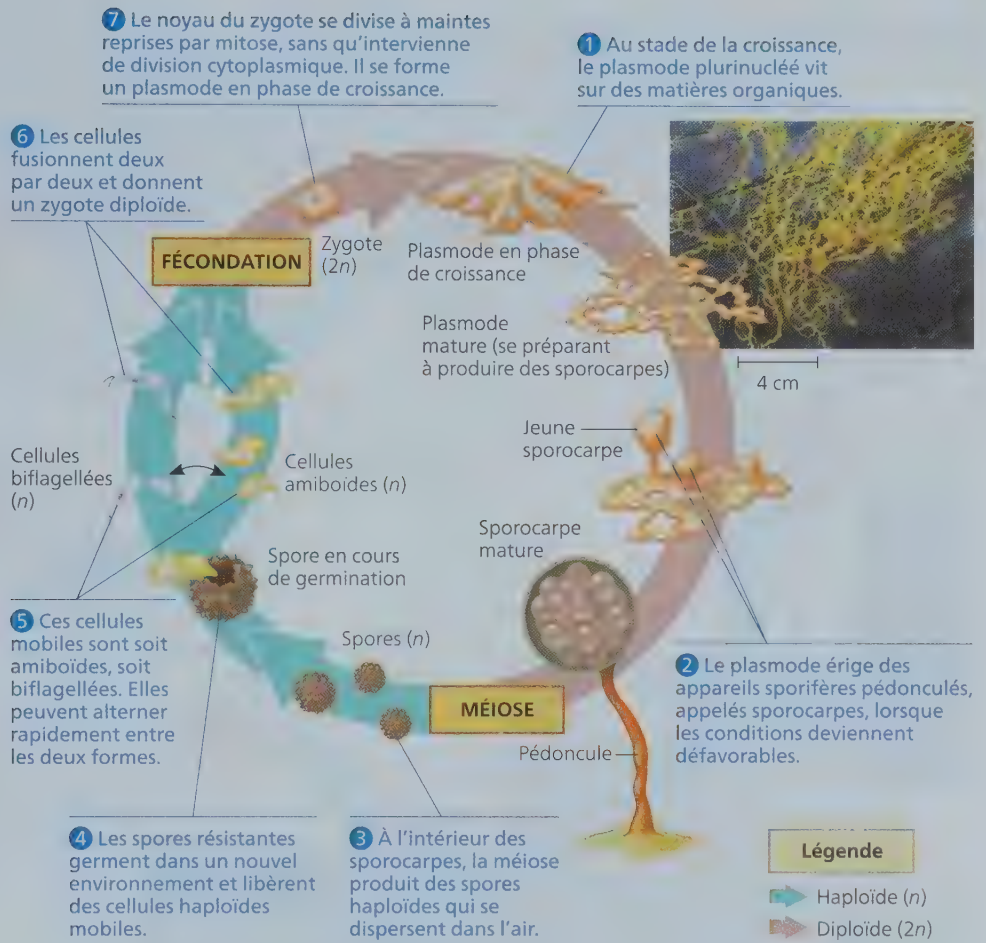
Les mycétozoaires

Les mycétozoaires (du latin signifiant « animaux fongiques ») étaient auparavant considérés comme des eumycètes, car, comme eux, ils produisent des appareils sporifères aidant à la dispersion des spores. Toutefois, les résultats de certaines analyses de séquences d'ADN montrent que la ressemblance entre les mycétozoaires et les eumycètes est plutôt un autre exemple d'évolution convergente. Ces analyses indiquent également que les mycétozoaires ont pour ancêtres des organismes unicellulaires ;

il s'agit d'un exemple de l'origine indépendante de la multicellularité chez les eucaryotes. Les mycétozoaires se sont divisés en deux grandes branches, les myxomycètes et les acrasiomycètes. Nous comparerons leurs caractéristiques et leurs cycles de développement.

Les myxomycètes De nombreuses espèces de myxomycètes possèdent une pigmentation brillante, habituellement jaune ou orange (**figure 28.25**). À mesure qu'ils grandissent, ils se présentent sous la forme d'une masse amiboïde appelée plasmode. Le plasmode peut atteindre plusieurs centimètres de diamètre. (Il ne faut pas confondre le plasmode des myxomycètes avec le genre *Plasmodium*, qui comprend le parasite apicomplexé à l'origine du paludisme.) Aussi gros soit-il, le plasmode n'est pas multicellulaire. Il s'agit plutôt d'une masse de cytoplasme sans aucune séparation qui renferme plusieurs noyaux. Cette « supercellule » provient de divisions mitotiques des noyaux qui n'ont pas été suivies de cytokinèse, c'est-à-dire de division du cytoplasme, qui reste donc entier. Pour assurer sa croissance, le plasmode étend ses pseudopodes dans le sol humide, le paillis

► **Figure 28.25** Le cycle de développement des myxomycètes. Cette photographie montre un plasmode mature, lequel correspond au stade de la croissance du cycle de développement des myxomycètes. Lorsque la nourriture se fait rare, le plasmode érige des appareils sporifères pédonculés. Ceux-ci produisent des spores haploïdes qui interviennent dans la reproduction sexuée.



de feuilles ou le bois pourri, puis il phagocyte les particules alimentaires. Lorsqu'il y a une sécheresse ou une pénurie de nourriture, il cesse de croître et se différencie. Il se met alors à produire des sporocarpes, lesquels interviennent dans la reproduction sexuée.

Les acrasiomycètes Le cycle de développement des acrasiomycètes peut nous amener à remettre en question la définition même du mot *organisme*. Au stade de la croissance, dans leur cycle de développement, les acrasiomycètes sont des cellules individuelles. En l'absence de nourriture, cependant, les cellules se groupent en un amas semblable à une limace (pseudoplasmode) qui fonctionne comme un individu (**figure 28.26**). Contrairement à ce qu'on peut observer au stade de la croissance (plasmode) d'un myxomycète, ces cellules agglomérées demeurent séparées les unes des autres par leur membrane plasmique, et elles finissent par former un appareil sporifère asexué.

Dictyostelium discoideum, un acrasiomycète abondant dans les tapis forestiers, est devenu un organisme modèle pour l'étude de l'évolution de la multicellularité. Les recherches portent notamment sur le stade du développement de l'appareil sporifère. À ce stade, les cellules qui forment le pied des sporocarpes s'assèchent et meurent, alors que celles qui se trouvent dans

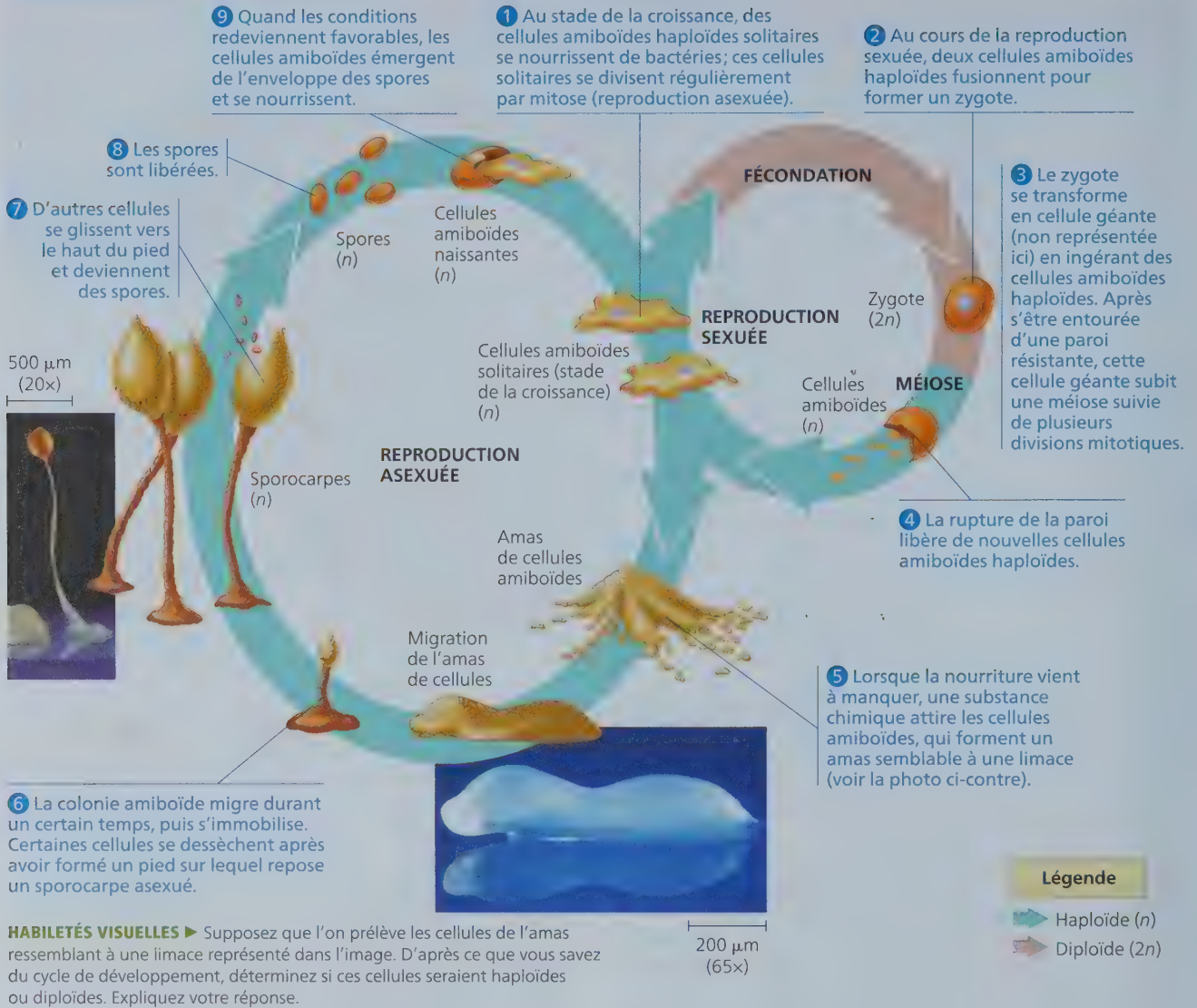
la partie supérieure survivent et peuvent se reproduire (voir la figure 28.26). Les scientifiques ont découvert que des mutations touchant un seul gène peuvent transformer des cellules individuelles de *Dictyostelium* en « tricheuses » qui ne s'intègrent jamais au pied. Comme ces cellules mutantes présentent un important avantage reproductif sur les non mutantes, pourquoi les cellules de *Dictyostelium* ne trichent-elles pas toutes ?

Des découvertes récentes proposent une réponse à cette question. Il appert que la surface des cellules mutantes est dépourvue d'une protéine particulière, différence que les cellules non mutantes reconnaissent. Ces dernières s'unissent de préférence à leurs semblables, privant de ce fait les cellules mutantes de la possibilité de les exploiter. Or, ce système de reconnaissance pourrait avoir eu d'importantes répercussions sur l'évolution d'eucaryotes multicellulaires comme les animaux et les végétaux.

Les tubulinés

Les tubulinés forment un groupe vaste et diversifié d'amibozoaires dotés de pseudopodes tubulaires ou en forme de lobe. Ces protistes unicellulaires sont très abondants dans le sol ainsi qu'en eau douce et en eau salée. La plupart sont des hétérotrophes qui recherchent activement des bactéries et d'autres

▼ **Figure 28.26** Le cycle de développement de l'acrasiomycète *Dictyostelium* sp.



HABILÉTÉS VISUELLES ► Supposez que l'on prélève les cellules de l'amas ressemblant à une limace représenté dans l'image. D'après ce que vous savez du cycle de développement, déterminez si ces cellules seraient haploïdes ou diploïdes. Expliquez votre réponse.

protistes pour s'en nourrir, dont *Amoeba proteus*, représenté à la figure 28.3. Certains tubulinés se nourrissent aussi de détritus (matières organiques non vivantes).

Les entamibes

La plupart des amibozoaires sont des organismes autonomes, mais ceux qui appartiennent au genre *Entamoeba* sont des parasites. Ils infectent toutes les classes de vertébrés ainsi que certains invertébrés. Les humains sont les hôtes d'au moins six espèces d'*Entamoeba*, dont une seule, *E. histolytica*, est connue pour être pathogène; elle cause la dysenterie amibienne et se propage par l'intermédiaire d'eau, d'aliments ou d'ustensiles de cuisine contaminés. À l'origine de quelque 100 000 décès dans le monde annuellement, cette maladie est la troisième cause de mortalité attribuable aux eucaryotes parasites, après le paludisme (voir la figure 28.16) et la schistosomiase (voir la figure 33.11).

Naegleria fowleri est une autre espèce d'amibes appartenant à ce groupe et occasionnellement présente dans les eaux contaminées de lacs et de piscines. Elle peut infecter les baigneurs par voie nasale et causer une méningoencéphalite amibienne primitive (MEAP) souvent fatale, parce qu'elle s'attaque aux tissus cérébraux. Cette infection est toutefois rarissime (depuis 50 ans, 310 cas ont été recensés dans le monde).

Les opisthochontes

Les **opisthochontes** forment un groupe d'eucaryotes extrêmement diversifié dont font partie les animaux, les eumycètes et plusieurs groupes de protistes. Nous aborderons l'histoire évolutive des eumycètes et des animaux dans les chapitres 31 à 34. Quant aux protistes opisthochontes, nous en traiterons dans notre exposé sur les nucléaridés au chapitre 31, car ils sont plus

étroitement liés aux eumycètes qu'aux autres protistes; nous traiterons des choanoflagellés au chapitre 32, en raison du fait qu'ils sont plus étroitement apparentés aux animaux qu'aux autres protistes. Les nucléaridés et les choanoflagellés éclairent la décision des scientifiques de supprimer le domaine des protistes: un groupe monophylétique réunissant ces eucaryotes unicellulaires aurait dû comprendre aussi les animaux et les eumycètes multicellulaires qui leur sont étroitement apparentés.

RETOUR SUR LE CONCEPT 28.5

1. Comparez les pseudopodes des amibozoaires et ceux des foraminifères.
2. Pour quelle raison le terme animal fongique constitue-t-il une description qui convient aux mycétozoaires? Pour quelle raison cette description ne leur convient-elle pas?
3. **FAITES UN DESSIN** ► Des données récentes indiquent que la racine de l'arbre des eucaryotes se situerait entre un clade regroupant les unichontes et les excavobiontes et tous les autres eucaryotes. Dessinez l'arbre qui rend compte de ces données.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 28.6

Les protistes remplissent des fonctions essentielles au sein des communautés écologiques

La plupart des protistes sont des organismes aquatiques; ils vivent dans presque tous les milieux où l'on trouve de l'eau, y compris la plupart des habitats terrestres humides, comme les sols humides et la couverture de feuilles mortes. De nombreux protistes vivent au fond des océans, des étangs et des lacs en se fixant aux roches et à d'autres substrats ou en se déplaçant dans le sable et le limon. Comme nous l'avons vu, d'autres protistes constituent des éléments importants du plancton. Examinons deux fonctions clés que remplissent les protistes dans leurs divers habitats, soit celle de symbionte et celle de producteur.

Les protistes symbiotiques

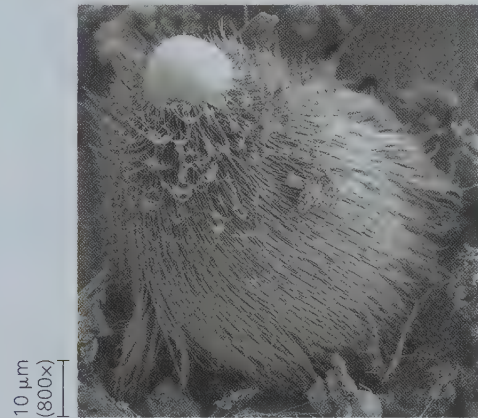
De nombreux protistes forment des associations symbiotiques avec d'autres espèces. Par exemple, les dinofytes photosynthétiques approvisionnent en nourriture les animaux (polypes coralliens) qui construisent les récifs de corail. Ceux-ci constituent des communautés écologiques d'une prodigieuse diversité. Cette variété dépend cependant des coraux et des protistes mutualistes qui les nourrissent. Les coraux assurent la diversité des récifs en fournissant de la nourriture à certaines espèces et en procurant un habitat à beaucoup d'autres.

Les protistes qui colonisent l'intestin de nombreuses espèces de termites et leur permettent de digérer le bois constituent un autre exemple de symbiose (figure 28.27). Les termites ne peuvent digérer le bois sans l'aide de symbiontes protistes ou procaryotes. Cette association symbiotique fonctionne très

efficacement dans les pays tropicaux et dans certaines régions chaudes; aux États-Unis, par exemple, les termites causent plus de 3,5 milliards de dollars de dommages aux maisons de bois.

Certains protistes symbiotiques parasites ont même compromis l'économie de pays entiers. C'est le cas des parasites du genre *Plasmodium*, qui causent le paludisme. Dans les pays les plus touchés par cette maladie, les niveaux de revenus sont de 33 % inférieurs à ceux de pays comparables où la maladie ne sévit pas. Les protistes peuvent même dévaster d'autres espèces. La mort de quantités massives de poissons a été attribuée au dinofyte *Pfiesteria shumwayae* (voir la figure 28.15), un parasite qui se fixe à ses victimes pour se nourrir de leur peau. D'autres espèces parasitent plutôt les végétaux. Le straménopile *Phytophthora ramorum* est maintenant reconnu comme un important agent pathogène des forêts. Cette espèce est à l'origine de l'encre des chênes rouges, une maladie qui a tué des millions de chênes et d'autres arbres aux États-Unis et en Grande-Bretagne (figure 28.28; voir

▼ **Figure 28.27** Un protiste symbiotique. Cet organisme est un hypermastigote, membre du groupe des parabasaliers. Vivant dans l'intestin des termites et de certaines espèces de blattes, il leur permet de digérer le bois (MEB).



▼ **Figure 28.28** L'encre des chênes rouges. Dans cette forêt de Monterey County, en Californie, on peut voir plusieurs chênes rouges morts. Les arbres infectés perdent la capacité de s'adapter aux cycles de température sèche et humide.



également le concept 54.5). Une espèce étroitement apparentée, *P. infestans*, est quant à elle responsable du mildiou de la pomme de terre, une maladie caractérisée par la destruction de la tige et des feuilles des plants de pommes de terre qui se transforme en une substance visqueuse noire. Le mildiou de la pomme de terre est en partie responsable de la famine dévastatrice qui a frappé l'Irlande au 19^e siècle et causé le décès d'un million de personnes, en plus de forcer nombre d'autres à quitter le pays. La maladie continue de ravager les cultures encore aujourd'hui, causant la perte de jusqu'à 70 % des récoltes dans certaines régions.

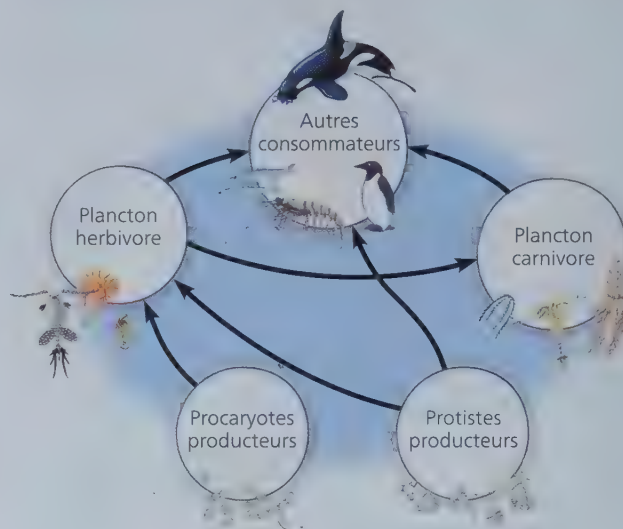
Les protistes photosynthétiques

De nombreux protistes sont d'importants **producteurs**, c'est-à-dire des organismes qui utilisent l'énergie lumineuse (ou, chez certains procaryotes, des substances chimiques inorganiques) pour convertir le CO₂ en composés organiques. Les producteurs constituent le fondement des réseaux trophiques écologiques. Dans les communautés aquatiques, les principaux producteurs sont des protistes et des procaryotes photosynthétiques (**figure 28.29**). Tous les autres organismes de la communauté se nourrissent grâce à eux, soit en les mangeant ou en mangeant des organismes qui les ont mangés. Les scientifiques estiment qu'environ 30 % de la photosynthèse sur la Terre est accomplie par les diatomées, les dinophytes, les algues multicellulaires et d'autres protistes aquatiques. Les procaryotes photosynthétiques accompliraient un autre 20 % de la photosynthèse, alors que les 50 % restants relèveraient des végétaux.

Étant donné que les producteurs constituent le fondement des réseaux trophiques, tout facteur qui les touche peut entraîner de graves conséquences sur leur communauté. Dans les environnements aquatiques, la faible concentration d'azote, de phosphore ou de fer empêche souvent les protistes photosynthétiques de croître démesurément. Diverses activités humaines peuvent accroître la concentration de ces substances. Par exemple, après l'épandage d'engrais dans un champ, l'engrais peut être en partie lessivé par la pluie et entraîné dans un cours d'eau qui se jette dans un lac ou un océan. Or, toute modification de la composition chimique des communautés aquatiques risque d'engendrer une augmentation spectaculaire de la population de protistes photosynthétiques. Une telle augmentation peut avoir de graves conséquences écologiques, dont la formation de vastes zones mortes dans les écosystèmes marins (voir la figure 56.23).

Quelles répercussions le réchauffement planétaire aura-t-il sur les protistes photosynthétiques et sur les autres producteurs ? Comme le montre la **figure 28.30**, l'augmentation de la température à la surface de la mer s'est accompagnée d'une diminution du développement et de la biomasse des protistes et des procaryotes photosynthétiques dans de nombreuses régions océaniques. Par quels mécanismes le réchauffement de la mer en surface diminue-t-il la croissance des producteurs marins ? Selon une des hypothèses retenues, le réchauffement de la mer en surface empêche les eaux froides et riches en nutriments de remonter à la surface. Nombre de producteurs marins dépendent des nutriments qui remontent à la surface. Or, la croissance de ces producteurs pourrait être perturbée par l'augmentation de la température de la mer en surface qui entraînerait

▼ **Figure 28.29** Des producteurs clés au sein des communautés aquatiques. Dans ce schéma simplifié d'un réseau trophique, les flèches vont des sources alimentaires aux organismes qui les consomment.



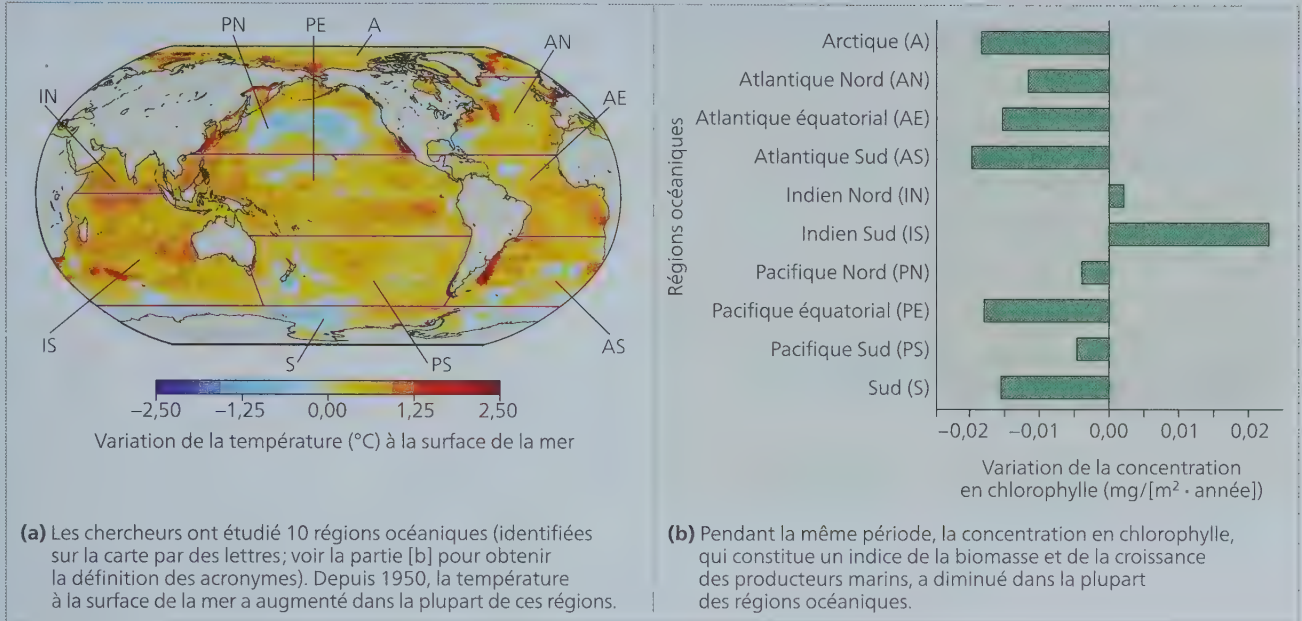
la formation d'une mince couche d'eau tiède qui agirait comme une barrière en empêchant les nutriments de remonter à la surface. S'ils perdurent, les changements illustrés à la figure 28.30 auront probablement des conséquences majeures sur les écosystèmes marins, les ressources halieutiques et le cycle de l'azote à l'échelle planétaire (voir la figure 55.14). Le réchauffement planétaire a également des répercussions sur les producteurs terrestres, mais ce sont les végétaux qui se trouvent à la base des réseaux trophiques plutôt que les protistes. Nous en traiterons dans les chapitres 29 et 30.

RETOUR SUR LE CONCEPT 28.6

1. Justifiez l'affirmation selon laquelle les protistes photosynthétiques comptent parmi les organismes les plus importants de la biosphère.
2. Décrivez trois symbioses impliquant des protistes.
3. **ET SI ?** ▶ Les températures élevées des eaux et la pollution peuvent amener les coraux à rejeter leurs symbiotes dinophytes. Déterminez les effets possibles du blanchiment corallien sur les coraux et sur d'autres espèces de la communauté.
4. **FAITES DES LIENS** ▶ Symbiote vivant dans les cellules des moustiques, les bactéries du genre *Wolbachia* se propagent rapidement au sein de ces populations d'insectes. *Wolbachia* peut rendre les moustiques résistants aux infections par *Plasmodium* sp. ; les chercheurs tentent de trouver une souche bactérienne qui rendrait les moustiques résistants aux parasites du genre *Plasmodium*, mais sans nuire à ces insectes. Comparez les changements évolutifs qui surviendraient si on tentait de maîtriser le paludisme à l'aide d'une telle souche de *Wolbachia* plutôt qu'en utilisant des insecticides éliminant les moustiques. (Revoyez la figure 28.16 et le concept 23.4.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ **Figure 28.30** Les effets des changements climatiques sur les producteurs marins.



RÉVISION DU CHAPITRE 28



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés


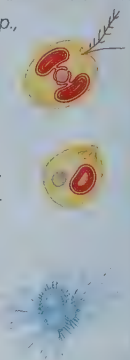


CONCEPT 28.1

La plupart des eucaryotes sont des organismes unicellulaires (p. 650 à 654)

- Le domaine des eucaryotes réunit plusieurs groupes de **protistes** ainsi que des végétaux, des animaux et des eumycètes. Contrairement aux procaryotes, les protistes et les autres eucaryotes possèdent un noyau et d'autres organites membraneux. Ils sont également pourvus d'un cytosquelette perfectionné qui leur permet de maintenir des formes asymétriques et de changer de forme lorsqu'ils se nourrissent, se déplacent ou grossissent.
- Les protistes présentent une diversité tant structurale que fonctionnelle, et ils se caractérisent par la grande diversité de leurs cycles de développement. La plupart des protistes sont unicellulaires. On trouve parmi eux des espèces photoautotrophes, hétérotrophes et **mixotrophes**.

- Selon les données actuelles, les eucaryotes sont issus d'une **endosymbiose** survenue lorsqu'une cellule hôte appartenant aux archées (ou étroitement apparentée aux archées) a absorbé une α -protéobactérie. Cette α -protéobactérie aurait par la suite évolué pour former un organite présent dans tous les eucaryotes, soit la mitochondrie.
- Les plastes descendraient de cyanobactéries qui auraient été absorbées par les premières cellules eucaryotes. La lignée porteuse de plastes a ultérieurement donné naissance aux algues rouges et aux algues vertes. D'autres groupes de protistes sont issus de processus d'endosymbiose secondaires au cours desquels des algues rouges ou des algues vertes ont elles-mêmes été absorbées.
- Une hypothèse classe les eucaryotes en quatre supergroupes, chacun constituant un clade monophylétique : les excavobiontes, les SAR, les archéplastides et les unichontes.

❓ Décrivez les points communs et les différences entre les protistes et les autres eucaryotes.

Concept clé/supergroupe d'eucaryotes	Principaux clades	Caractéristiques morphologiques essentielles	Exemples
<p>CONCEPT 28.2</p> <p>Les excavobiontes comprennent des protistes à mitochondries réduites et d'autres à un seul flagelle (p. 654 à 657)</p> <p>? Quelle preuve permet d'établir que les excavobiontes forment un clade?</p>	<p>Diplomonadines et parabasaliens</p> <p>Euglénobiontes Kinétoplastidés Euglénophytes</p>	<p>Mitochondries modifiées</p> <p>Bâtonnet hélicoïdal ou cristallin à l'intérieur des flagelles</p>	<p><i>Giardia spp.</i>, <i>Trichomonas spp.</i></p> <p><i>Trypanosoma spp.</i>, <i>Euglena spp.</i></p> 
<p>CONCEPT 28.3</p> <p>Le groupe SAR est formé de protistes très diversifiés, mais liés par leurs ressemblances génétiques (p. 657 à 665)</p> <p>? Même s'ils ne sont pas photosynthétiques, les parasites apicomplexés du genre <i>Plasmodium</i> sont dotés de plastes modifiés. Décrivez l'une des hypothèses actuelles expliquant cette observation.</p>	<p>Straménopiles Diatomées Algues dorées Algues brunes</p> <p>Alvéolobiontes Dinophytes Apicomplexés Ciliés</p> <p>Rhizariens Radiolaires Foraminifères Cercozoaires</p>	<p>Flagelle velu et flagelle glabre</p> <p>Vésicules membraneuses (alvéoles) sous la membrane plasmique</p> <p>Amibes dotées de pseudopodes filiformes</p>	<p><i>Phytophthora spp.</i>, <i>Laminaria spp.</i></p> <p><i>Pfiesteria spp.</i>, <i>Plasmodium spp.</i>, <i>Paramecium spp.</i></p> <p><i>Globigerina spp.</i></p> 
<p>CONCEPT 28.4</p> <p>Les algues rouges et les algues vertes sont les organismes les plus étroitement apparentés aux végétaux (p. 665 et 666)</p> <p>? Sur quel argument repose la décision de certains systématiciens de classer les végétaux dans le même supergroupe (archéplastides) que les algues rouges et les algues vertes?</p>	<p>Algues rouges</p> <p>Algues vertes</p> <p>Végétaux</p>	<p>Phycocérythrine (pigment photosynthétique)</p> <p>Chloroplastes semblables à ceux des végétaux</p> <p>(Voir les chapitres 29 et 30.)</p>	<p><i>Porphyra spp.</i></p> <p><i>Chlamydomonas spp.</i>, <i>Ulva spp.</i></p> <p>Mousses, fougères, conifères, plantes à fleurs</p> 
<p>CONCEPT 28.5</p> <p>Les unichontes comprennent des protistes étroitement apparentés aux eumycètes et aux animaux (p. 666 à 671)</p> <p>? Décrivez une caractéristique essentielle de chacun des principaux sous-groupes des unichontes.</p>	<p>Amibozoaires Myxomycètes Tubulinés Entamibes</p> <p>Opisthochontes</p>	<p>Amibes munies de pseudopodes tubulaires ou en forme de lobe</p> <p>(Très variables; voir les chapitres 31 à 34.)</p>	<p><i>Amoeba spp.</i>, <i>Dictyostelium spp.</i></p> <p>Nucléaridés choanoflagellés, animaux, eumycètes</p> 

CONCEPT 28.6

Les protistes remplissent des fonctions essentielles au sein des communautés écologiques (p. 671 à 673)

- Les protistes entretiennent toutes sortes de relations mutualistes et parasitaires qui influent sur leurs partenaires symbiotiques et sur bien d'autres membres de la communauté dont ils font partie.
- Les protistes photosynthétiques comptent parmi les plus importants **producteurs** des communautés aquatiques. Ils constituent la base des réseaux trophiques, et ce qui les touche a donc des effets sur d'autres espèces de la communauté.

? Décrivez quelques protistes qui jouent un rôle écologique déterminant.

Évaluation

NIVEAU 1: CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- La présence de plus de deux membranes autour de certains plastes prouve que:
 - ces plastes se sont développés à partir de mitochondries.
 - ces plastes ont fusionné.
 - ces plastes sont issus d'archéobactéries.
 - ces plastes résultent de l'endosymbiose secondaire.
- Les biologistes croient que l'endosymbiose a donné naissance aux mitochondries avant les plastes, parce que:
 - les produits de la photosynthèse n'auraient pas pu être métabolisés sans enzymes mitochondriales.

- b) tous les eucaryotes possèdent des mitochondries (ou des vestiges), tandis que de nombreux eucaryotes sont dépourvus de plastes.
 - c) l'ADN mitochondrial ressemble moins à l'ADN procaryote que l'ADN des plastes.
 - d) sans production d'O₂ dans les mitochondries, la photosynthèse était impossible.
3. Quel groupe *ne correspond pas* à la description qui l'accompagne ?
- a) Les diatomées : importantes productrices au sein des communautés aquatiques.
 - b) Les algues rouges : eucaryotes qui ont acquis des plastes par endosymbiose secondaire.
 - c) Les apicomplexés : parasites unicellulaires dont le cycle de développement est complexe.
 - d) Les diplomonadines : eucaryotes unicellulaires munis de mitochondries modifiées.
4. D'après la phylogénèse présentée dans ce chapitre, quel groupe de protistes provient du même supergroupe que les végétaux ?
- a) Les algues vertes.
 - b) Les dinophytes.
 - c) Les algues rouges.
 - d) a et c.
5. Dans les cycles de développement caractérisés par l'alternance de générations, les formes multicellulaires haploïdes alternent avec :
- a) les formes unicellulaires haploïdes.
 - b) les formes unicellulaires diploïdes.
 - c) les formes multicellulaires haploïdes.
 - d) les formes multicellulaires diploïdes.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

6. Lequel des énoncés suivants est juste selon l'arbre phylogénétique de la figure 28.2 ?
- a) L'ancêtre commun le plus récent des excavobiontes est plus ancien que celui des SAR.
 - b) L'ancêtre commun le plus récent des SAR est plus ancien que celui des unichontes.
 - c) Il n'est pas possible de déterminer le supergroupe d'eucaryotes fondamental (le premier à diverger).
 - d) Les excavobiontes constituent le supergroupe eucaryote fondamental.

7. LIEN AVEC L'ÉVOLUTION

FAITES UN DESSIN ► Les chercheurs essaient de mettre au point des médicaments capables de tuer ou de limiter la croissance des agents pathogènes humains, mais comportant peu d'effets néfastes pour les patients. Ces médicaments visent souvent à perturber le métabolisme de l'agent pathogène ou à cibler ses caractéristiques structurales.

Dessinez un arbre phylogénétique dont vous nommerez les composants. Ceux-ci comprennent un ancêtre procaryote et les groupes d'organismes suivants : excavobiontes, SAR, archéplastides, unichontes et, dans ce dernier groupe, les amibozoaires, les animaux, les choanoflagellés, les eumycètes et les nucléaridés. Selon cet arbre, déterminez par hypothèse s'il serait plus difficile de mettre au point des médicaments contre des agents pathogènes humains de type procaryote, protiste, animal ou eumycètes. (Vous n'avez pas à tenir compte de l'évolution de la résistance des agents pathogènes aux médicaments.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

