

Master d'Océanographie

UE 106 'Diversité des organismes marins' (DOM) et UE 359
'Diversité des organismes marins : notions avancées' (DOMA)

**Diversité des organismes marins.
Deuxième partie.
Origine, évolution et biocycle
des Eucaryotes**

2010

2

Charles F. Boudouresque
Centre d'Océanologie de Marseille



Charles F. Boudouresque

www.com.univ-mrs.fr/~boudouresque

Email : charles.boudouresque@univmed.fr

Citation :

Boudouresque C.F., 2010. Diversité des organismes marins. Deuxième partie. Origine , évolution et biocycle des Eucaryotes. www.com.univ-mrs.fr/~boudouresque

1. Introduction

2. L'arbre du vivant

2.1. La notion de végétal

2.2. Les "végétaux" au 19^{ième} siècle

2.3. L'explosion des règnes

2.4. L'arbre du vivant actuel

2.5. Mais où sont passées les algues, champignons, protozoaires, etc. ?

3. Les grandes étapes de l'histoire de la vie

3.1. L'origine de la vie

3.2. Procaryotes et Eucaryotes

3.3. L'origine des Eucaryotes

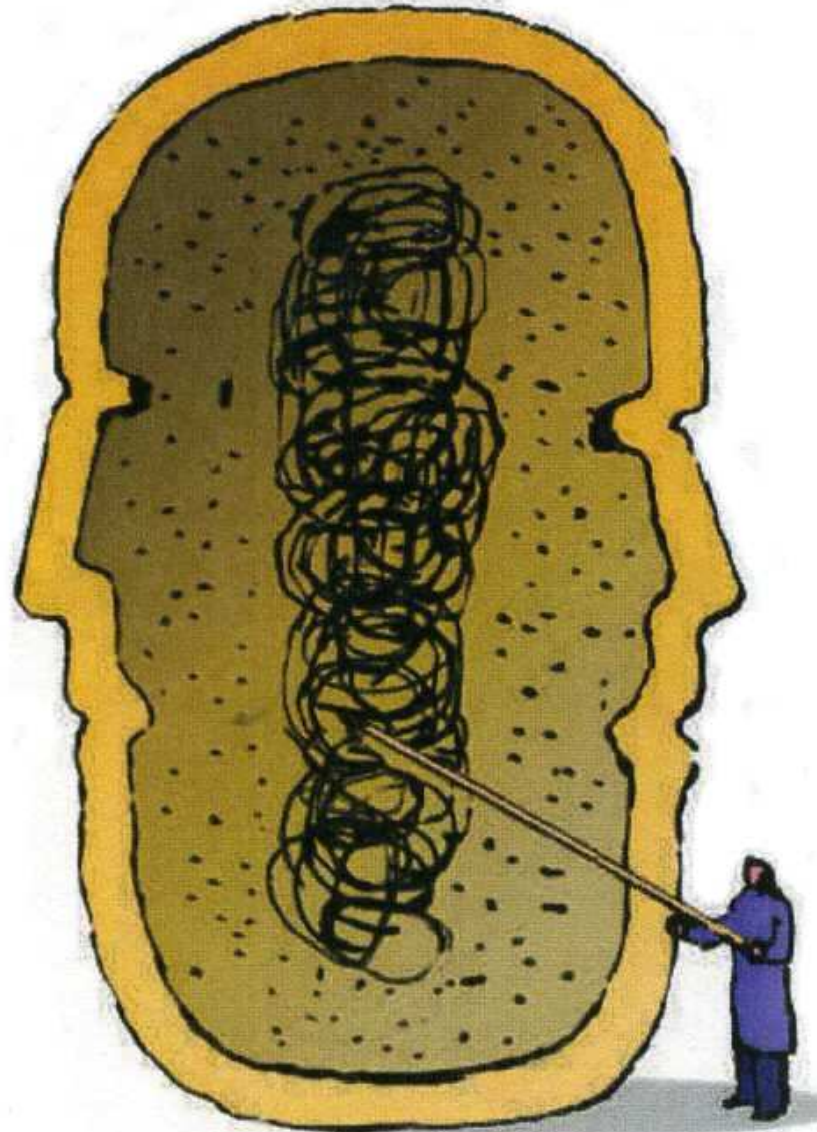
Le 'paradoxe de Janus'. Le génome des Eucaryotes : 2/3 Bactéries et 1/3 Archées

Mais :

Les gènes **transcriptionnels** (transcription, réplication DNA, synthèse protéines) :

origine Archées

D'après Lake, 2007.
Nature, 446 : 983



Les gènes **opérationnels** (processus de maintenance cellulaire) :

origine Bactéries

Les deux hypothèses les plus probables pour l'expliquer

→ Archées et Eucaryotes dérivent verticalement d'un ancêtre commun

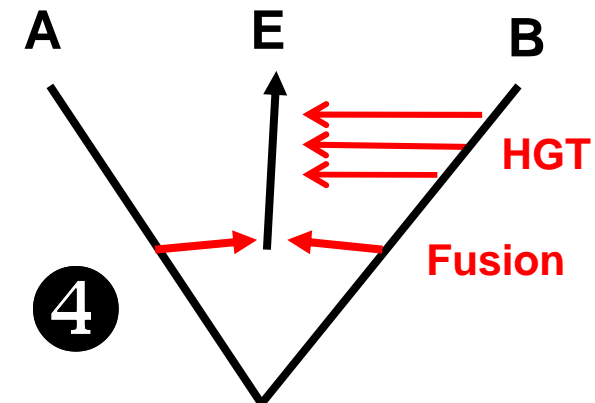
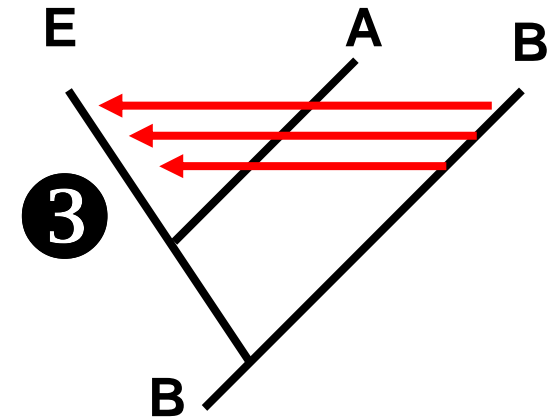
Puis les Eucaryotes ont été soumis à un HGT ('déluge') de gènes bactériens (endosymbioses ?)

→ Les Eucaryotes sont issus de la fusion entre une Archée et une Bactérie

Puis, HGT ('déluge') de gènes bactériens (endosymbioses ?)

A = Archées
B = Bactéries
E = Eucaryotes

HGT de gènes bactériens

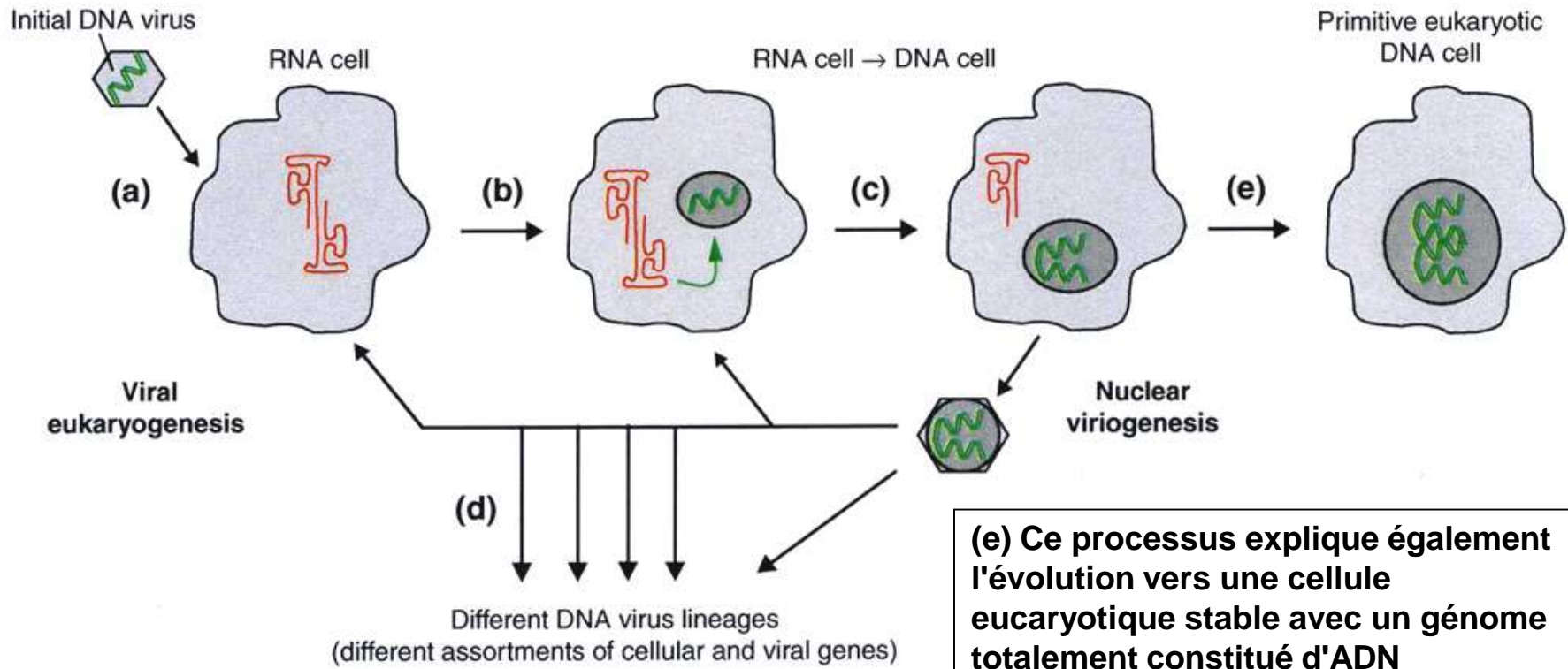


Une autre hypothèse : origine virale du noyau eucaryotique ?

(a) Un virus à DNA primitif est piégé dans une cellule à RNA et devient une sorte de noyau primitif

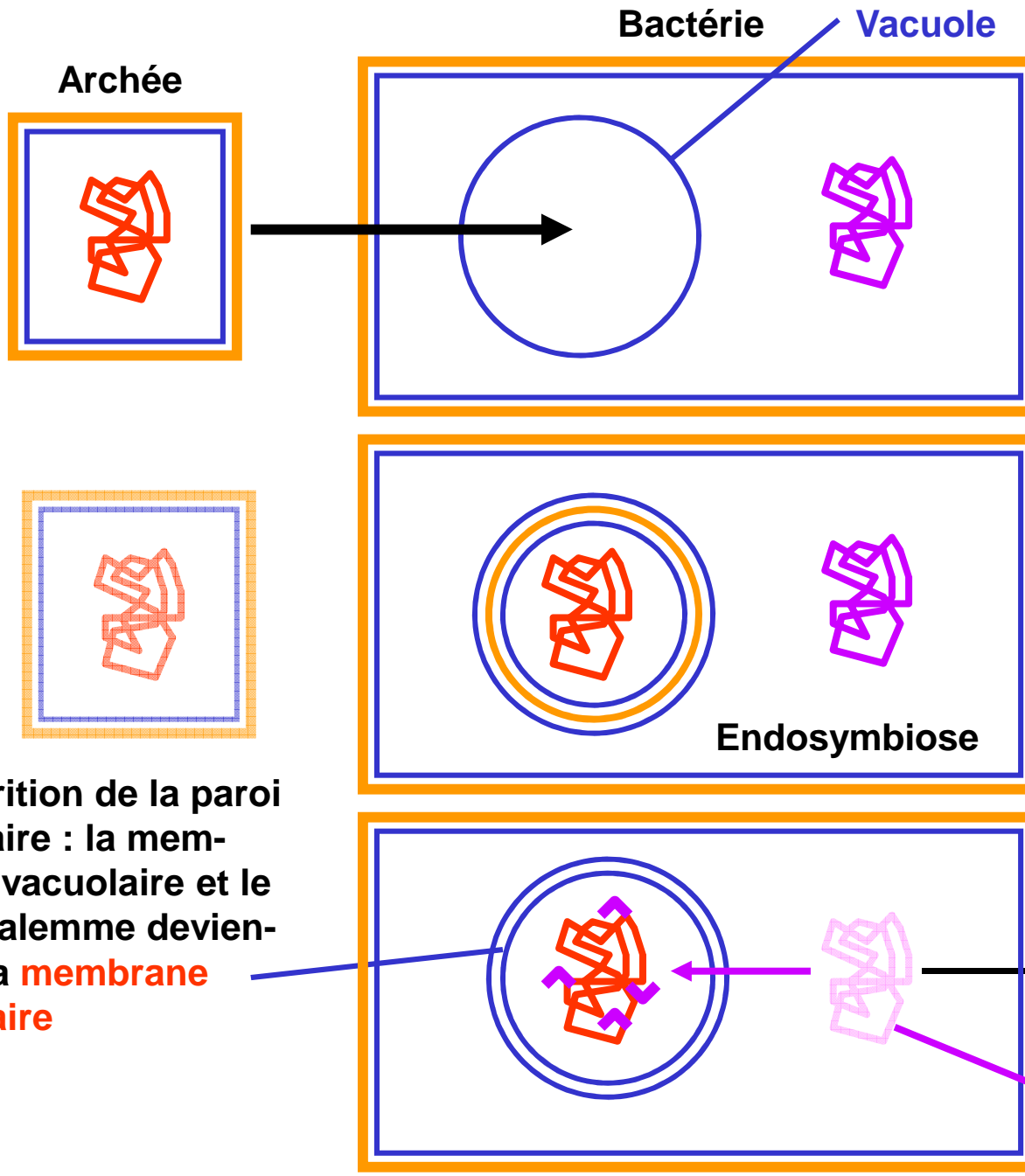
(b) Les gènes cellulaires sont progressivement captés par le "noyau"

(c) Pendant un certain temps, cette situation demeure instable et réversible, créant de nouveaux "virus pré-eucaryotiques". Ces virus réinfectent des cellules à différents stades de ce processus itératif



(d) Ce processus permet d'expliquer l'émergence de diverses lignées de virus, non monophylétiques mais se recouvrant partiellement

D'après Claverie, 2006.
Genome Biology, 7 (110) : 1-5



Une hypothèse pour la fusion des génomes

Il n'y a pas toujours de différence de **taille** entre Archées et Bactéries

Le fait de représenter les Archées et les Bactéries sous forme de **rectangles** est une commodité graphique

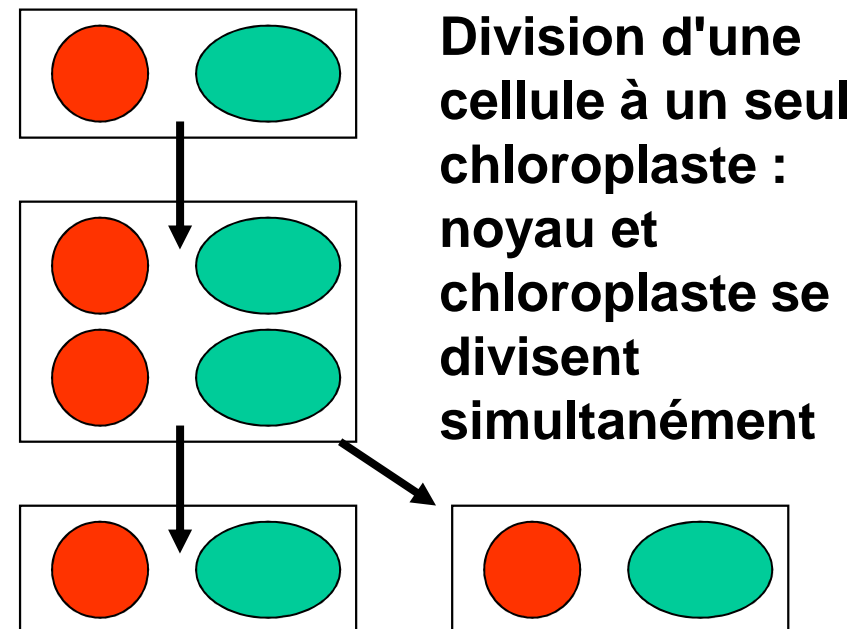
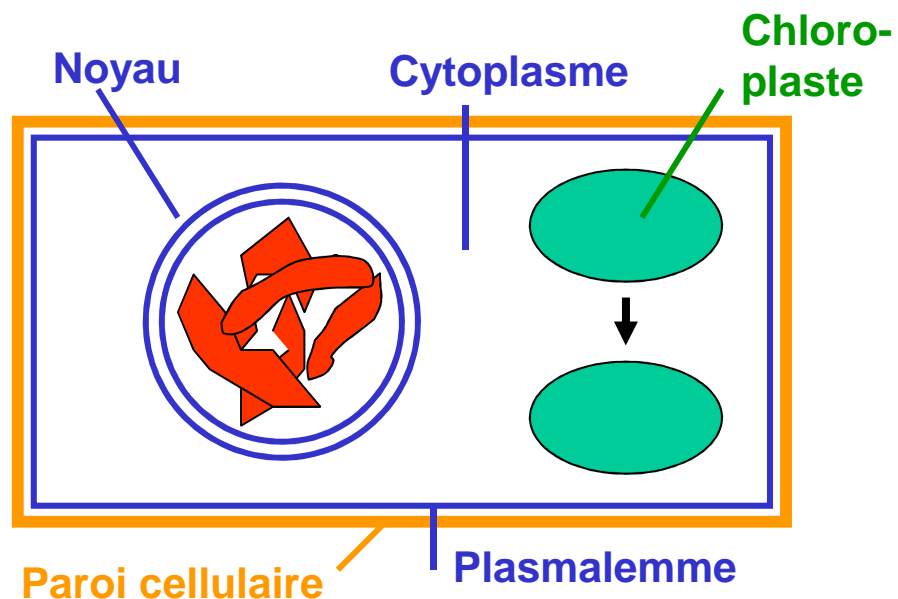
Disparition de la paroi cellulaire : la membrane vacuolaire et le plasmalemme deviennent la **membrane nucléaire**

Les gènes bactériens ont été soit captés par le noyau (utiles), soit éliminés (redundants)

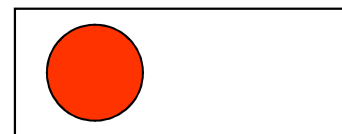
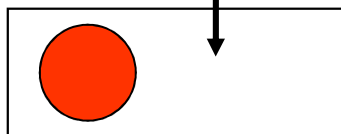
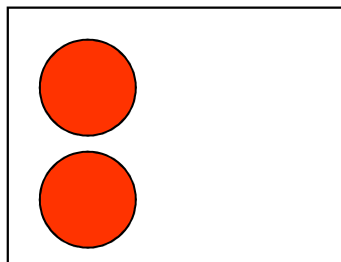
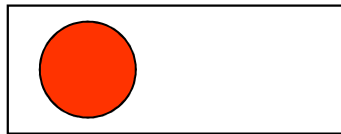
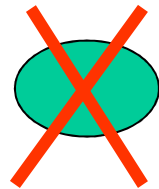
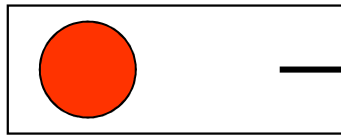
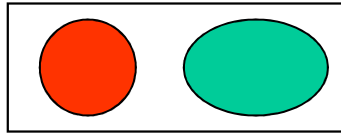
L'idée que les **organelles** des cellules d'Eucaryotes (chloroplaste, mitochondrie, etc.) puissent être d'anciennes **bactéries** naît au début du 20^e siècle : Mereschkowski

Elle se base sur la **ressemblance** des chloroplastes avec des cyanobactéries. En l'absence de preuves plus convaincantes, l'hypothèse est rejetée puis oubliée

Par la suite, on découvre que les organelles sont **auto-reproductrices** : un chloroplaste dérive toujours de la division d'un chloroplaste préexistant



Expérimentalement, par micro-manipulation, si l'on retire le chloroplaste d'une cellule à un seul chloroplaste :



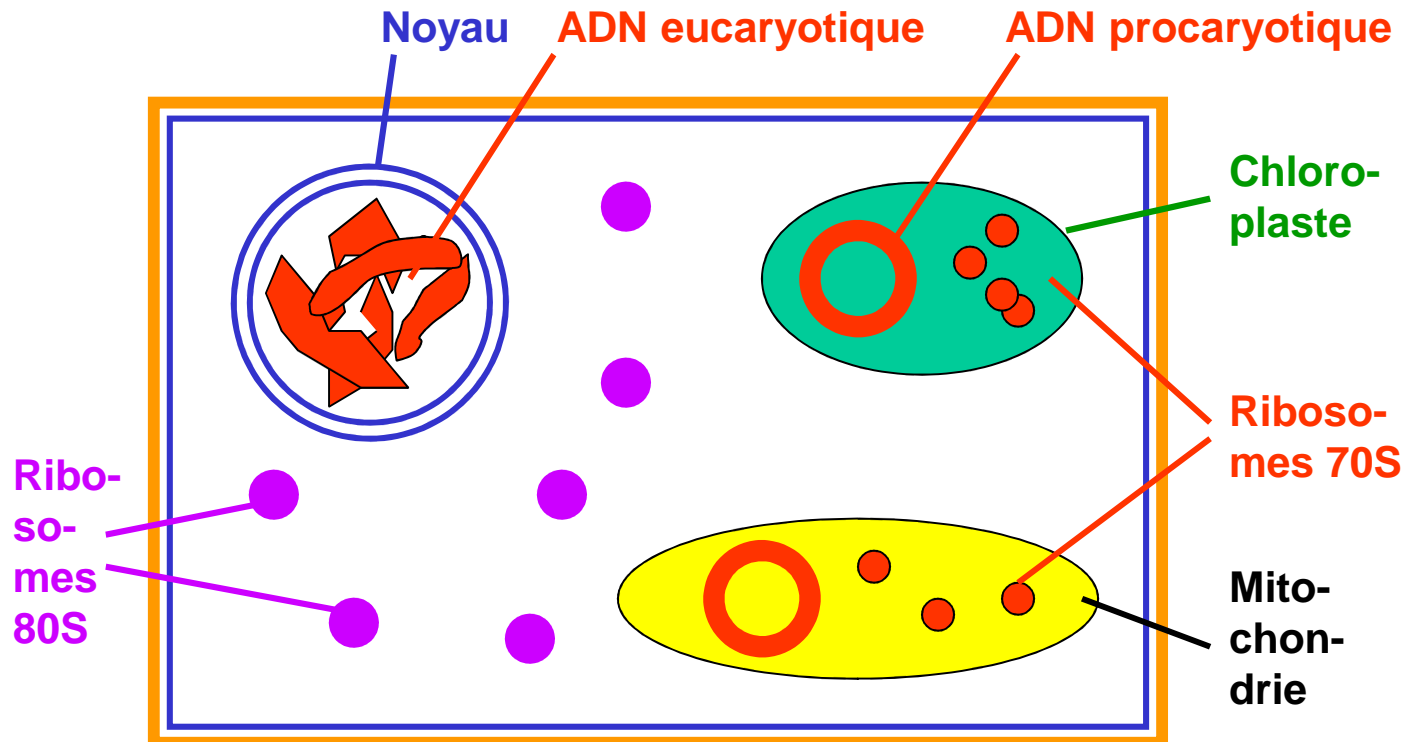
La cellule ne sait pas le reconstituer :
le noyau ne possède pas toute
l'information génétique nécessaire

Si la cellule désormais sans chloroplaste se divise, elle donnera naissance à deux cellules sans chloroplastes

Même chose pour les mitochondries

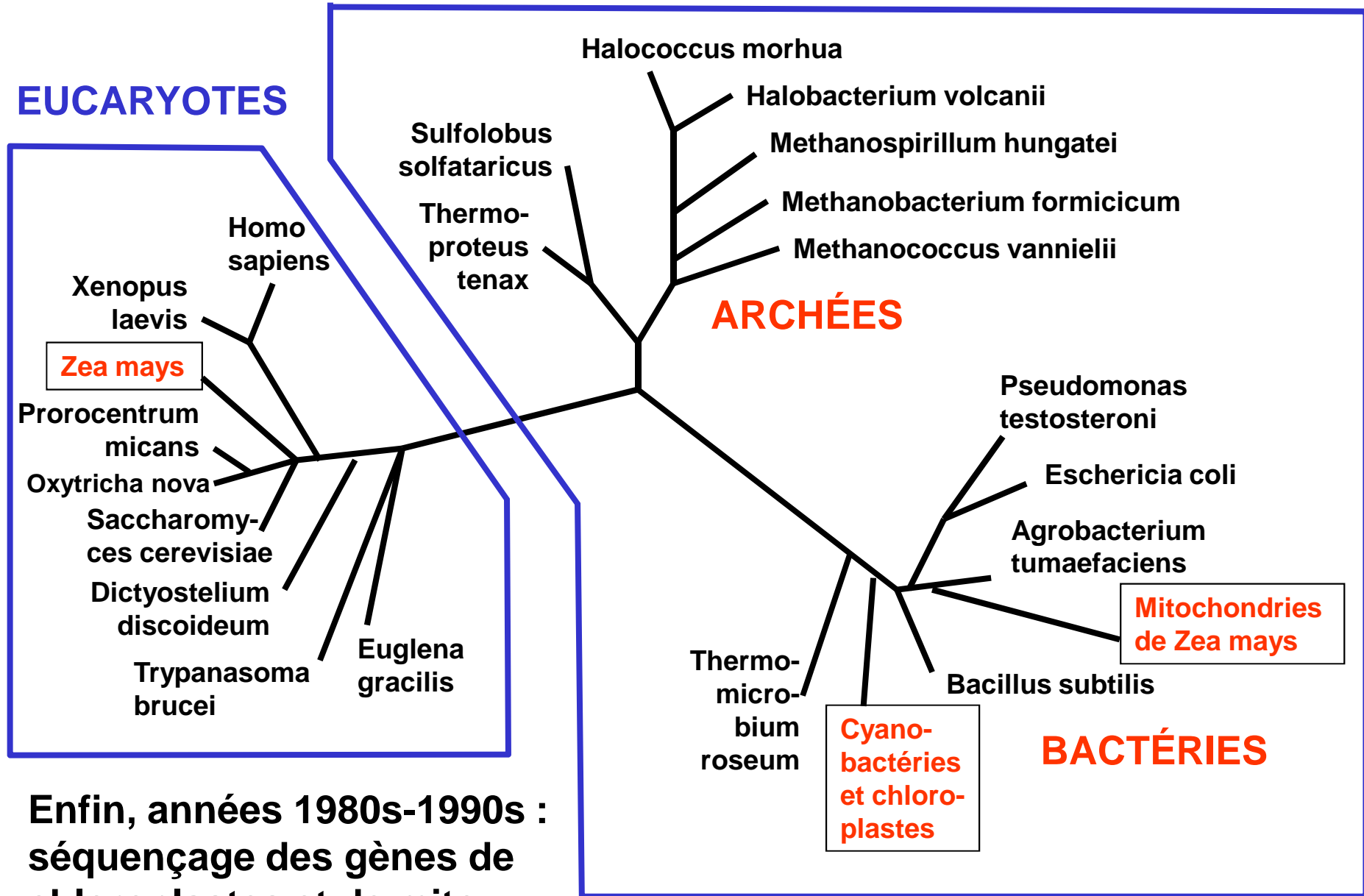
Dans les années 1970s, on découvre que :

- Il y a de l'ADN et des **gènes** dans le chloroplaste et la mitochondrie (puis d'autres organelles)
- Cet ADN est de type **procaryotique**
- Il y a des ribosomes **70S** dans les chloroplastes et les mitochondries (alors que les ribosomes du cytoplasme sont de type 80S)

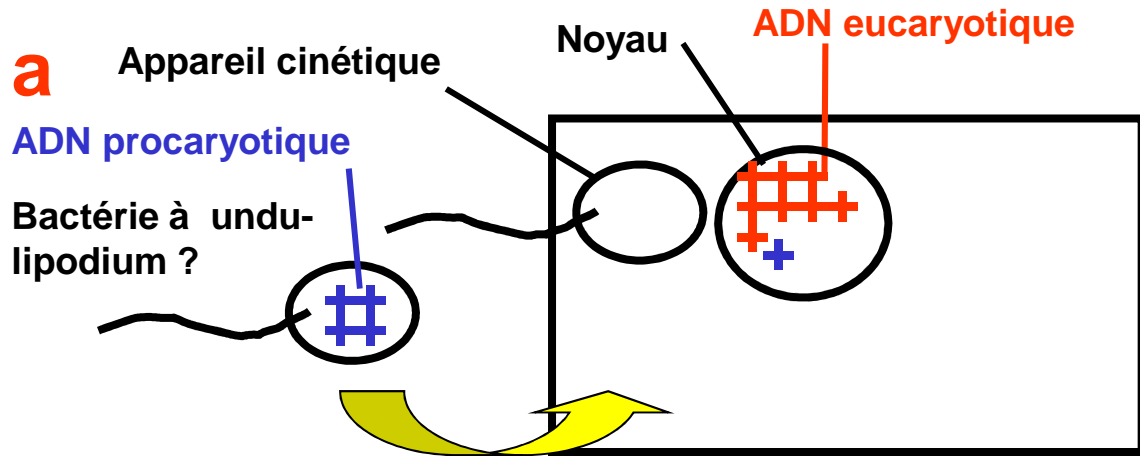


Les
organelles
sont
d'anciens
procaryotes
devenus
endo-
symbiotiques

EUCARYOTES

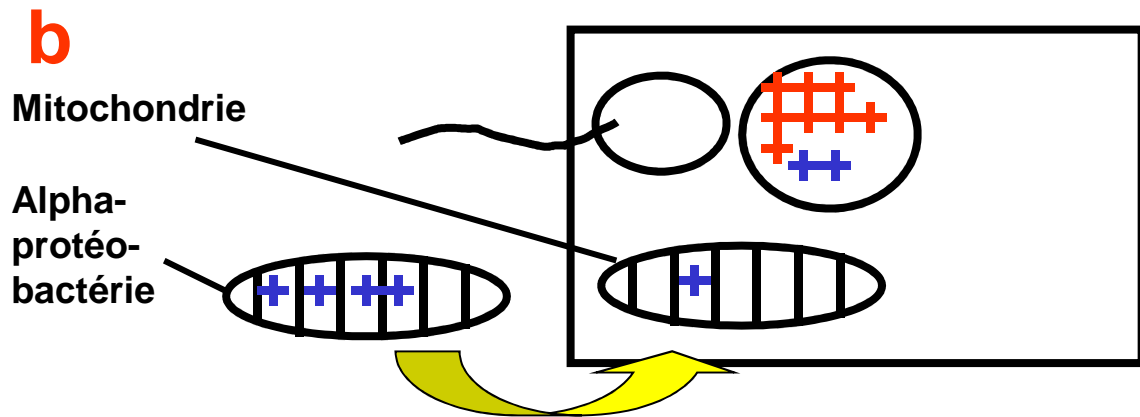


Enfin, années 1980s-1990s :
séquençage des gènes de
chloroplastes et de mito-
chondries : ce sont bien des **bactéries**

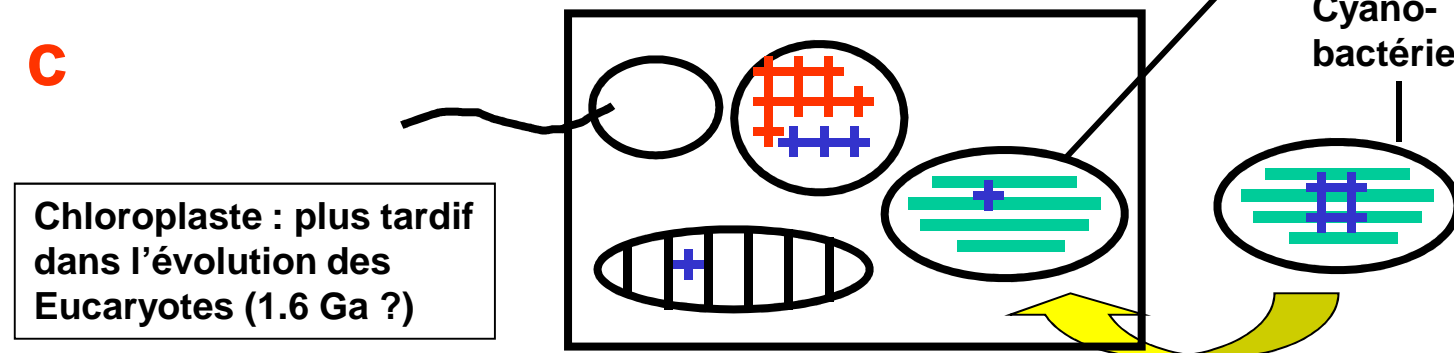


Endosymbioses primaires

Les bactéries à undulipodium ne sont pas connues dans le monde actuel. Pas encore découvertes ? Ou disparues ?

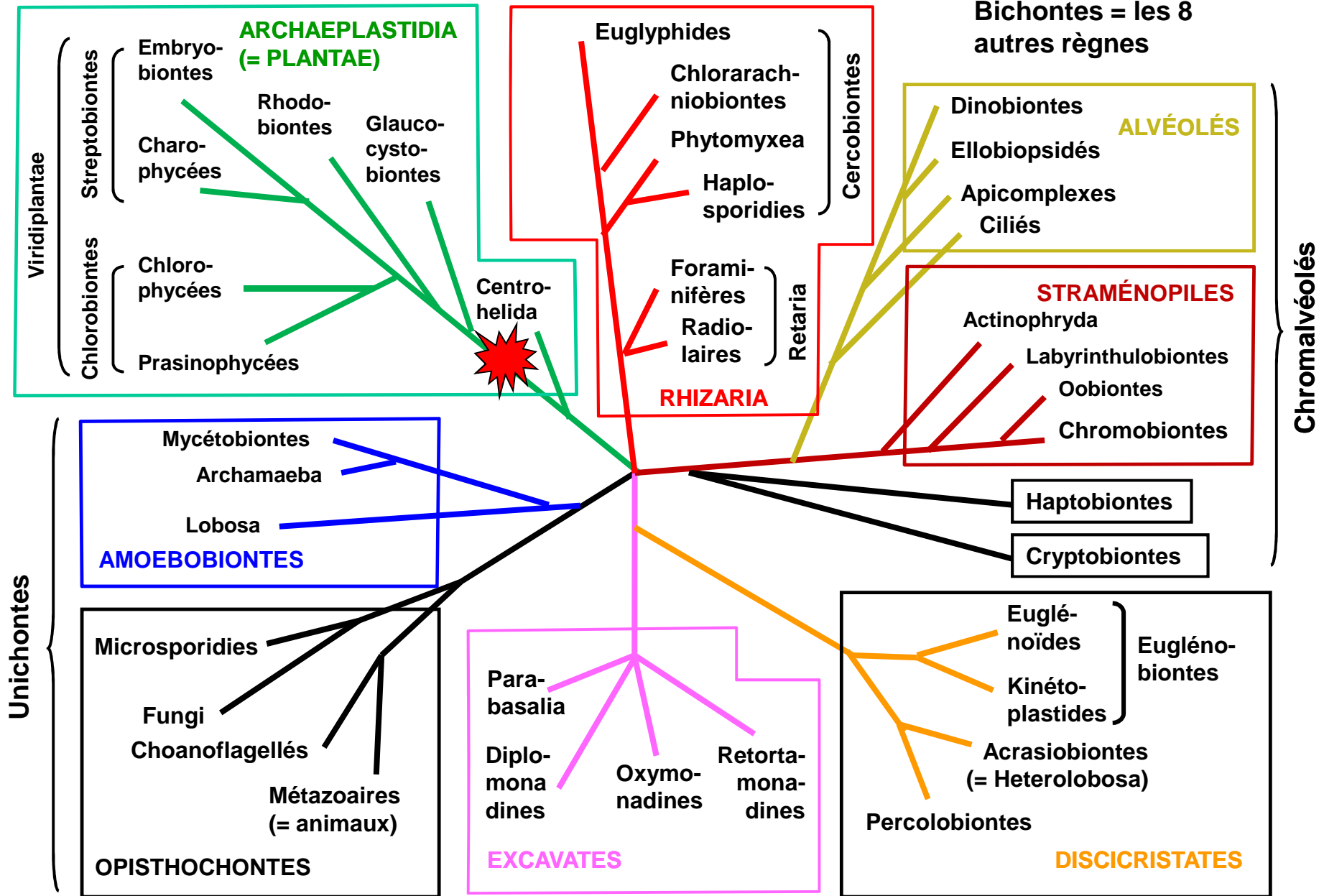


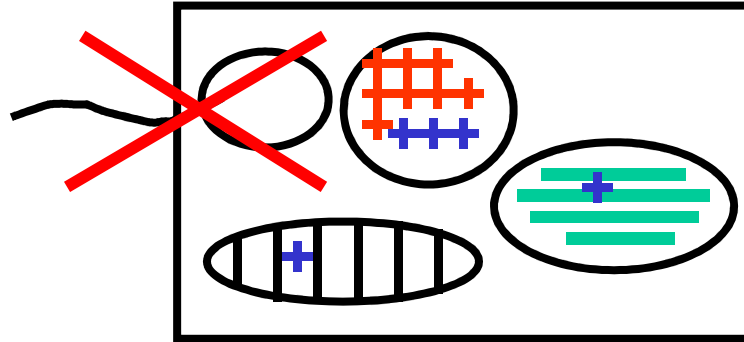
Appareil cinétique (hypothèse controversée) et mitochondrie : très tôt dans l'évolution des Eucaryotes (2.5-2.7 Ga ?).



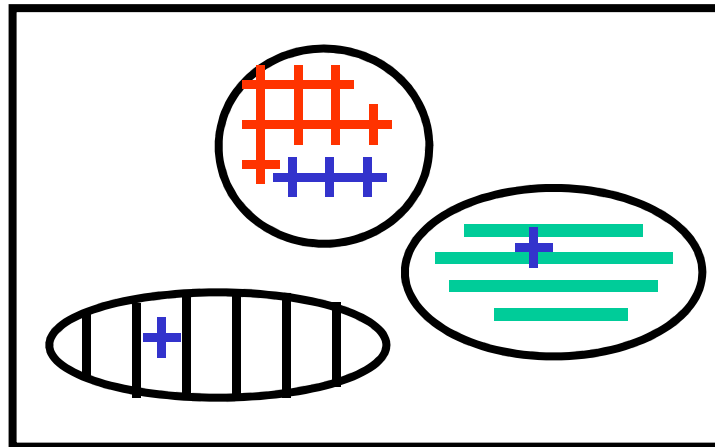
Chloroplaste : plus tardif dans l'évolution des Eucaryotes (1.6 Ga ?)

L'évènement fondateur de la photosynthèse chez les Eucaryotes : sans doute unique

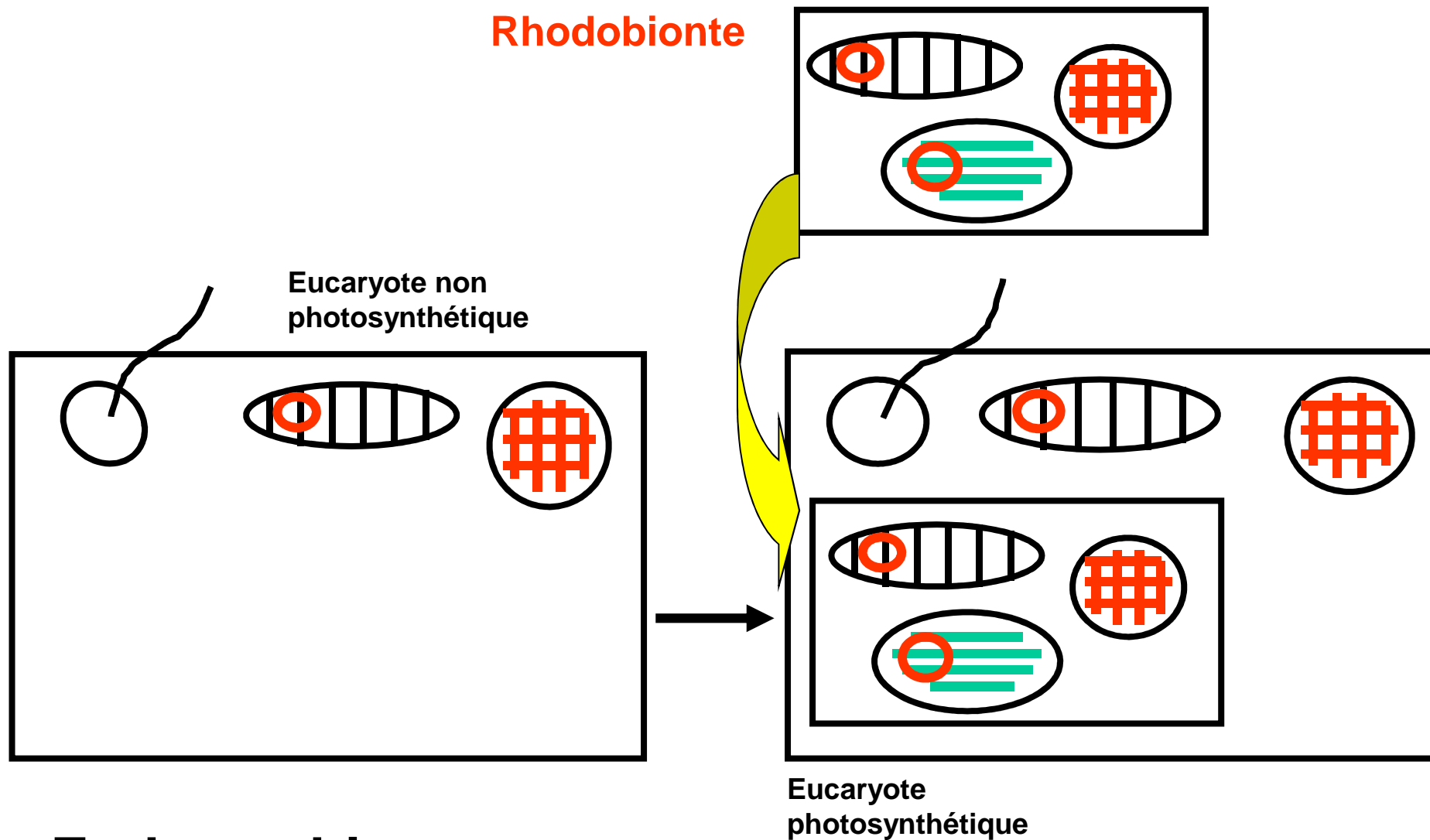




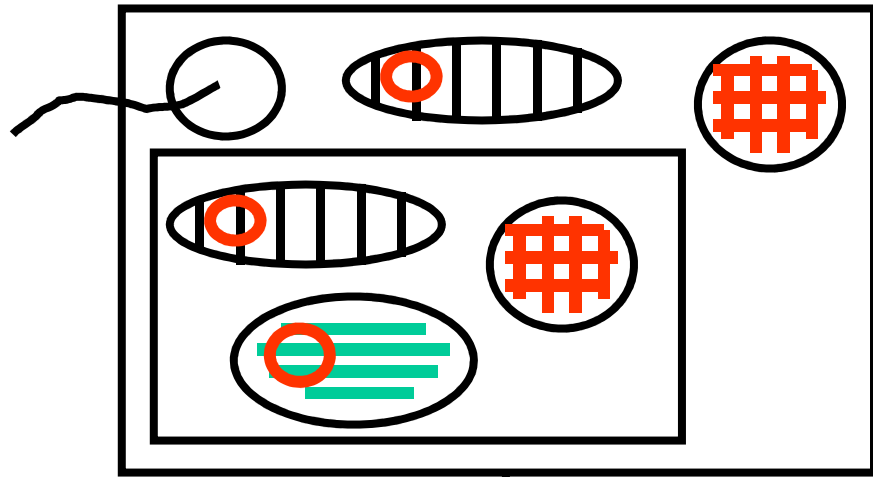
La **perte** de l'appareil cinétique (Rhodobiontes, Fungi, Microsporidies) : secondaire



Rhodobionte

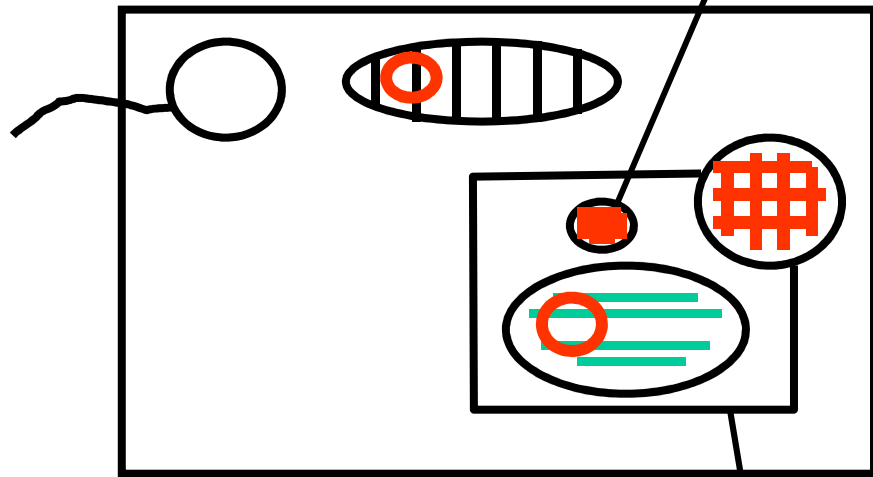


Endosymbiose secondaire



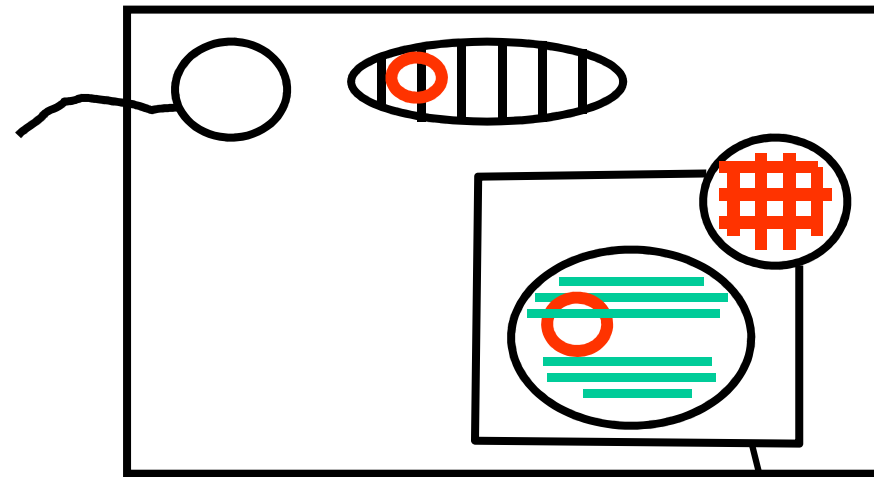
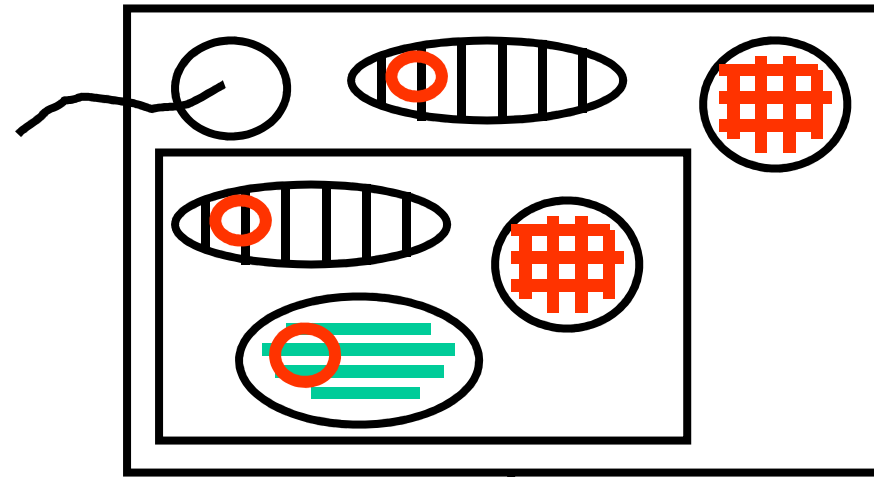
Processus de simplification

Nucléomorphe



Cryptobiontes

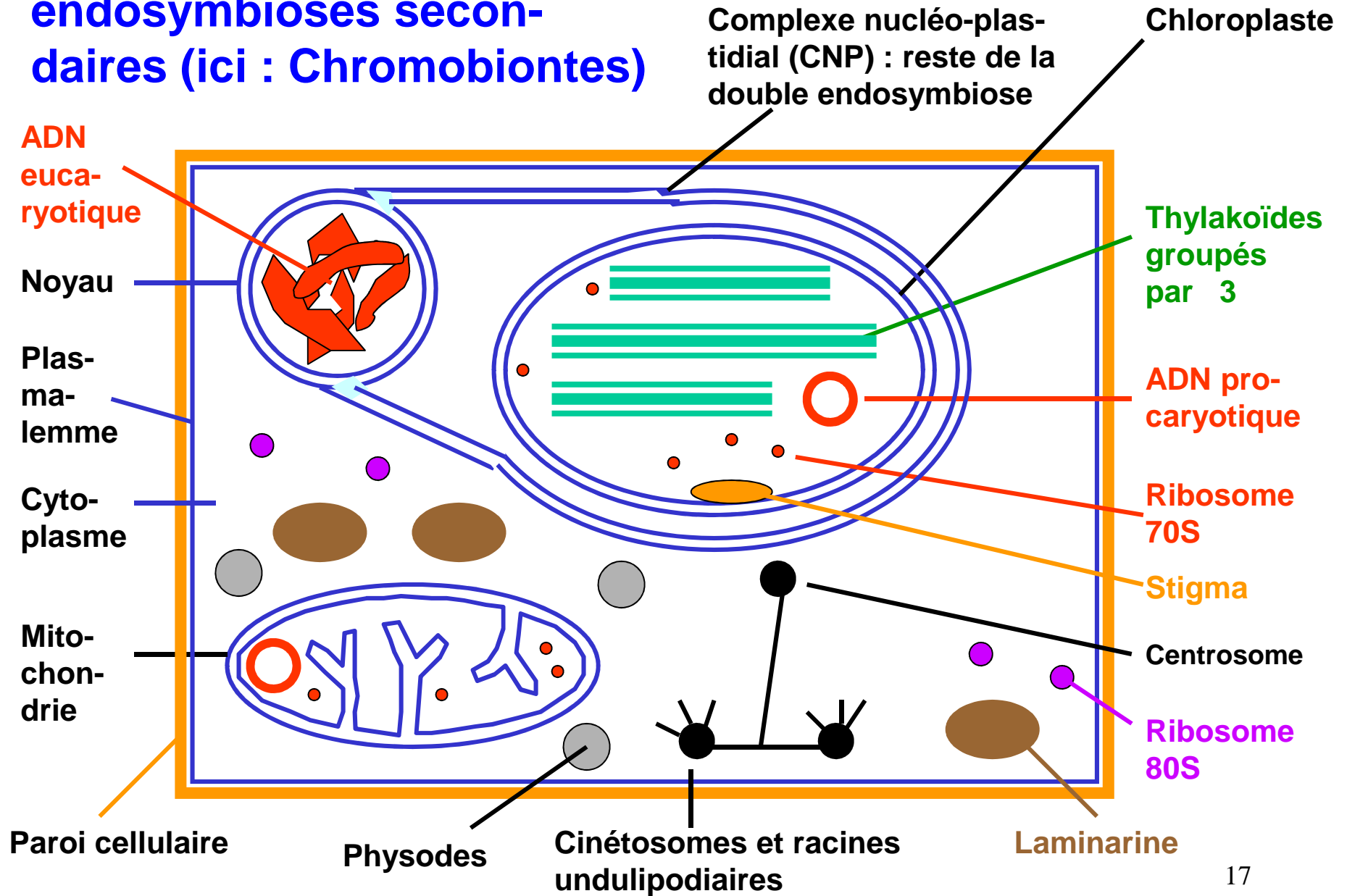
Complexe nucléo-plastidial



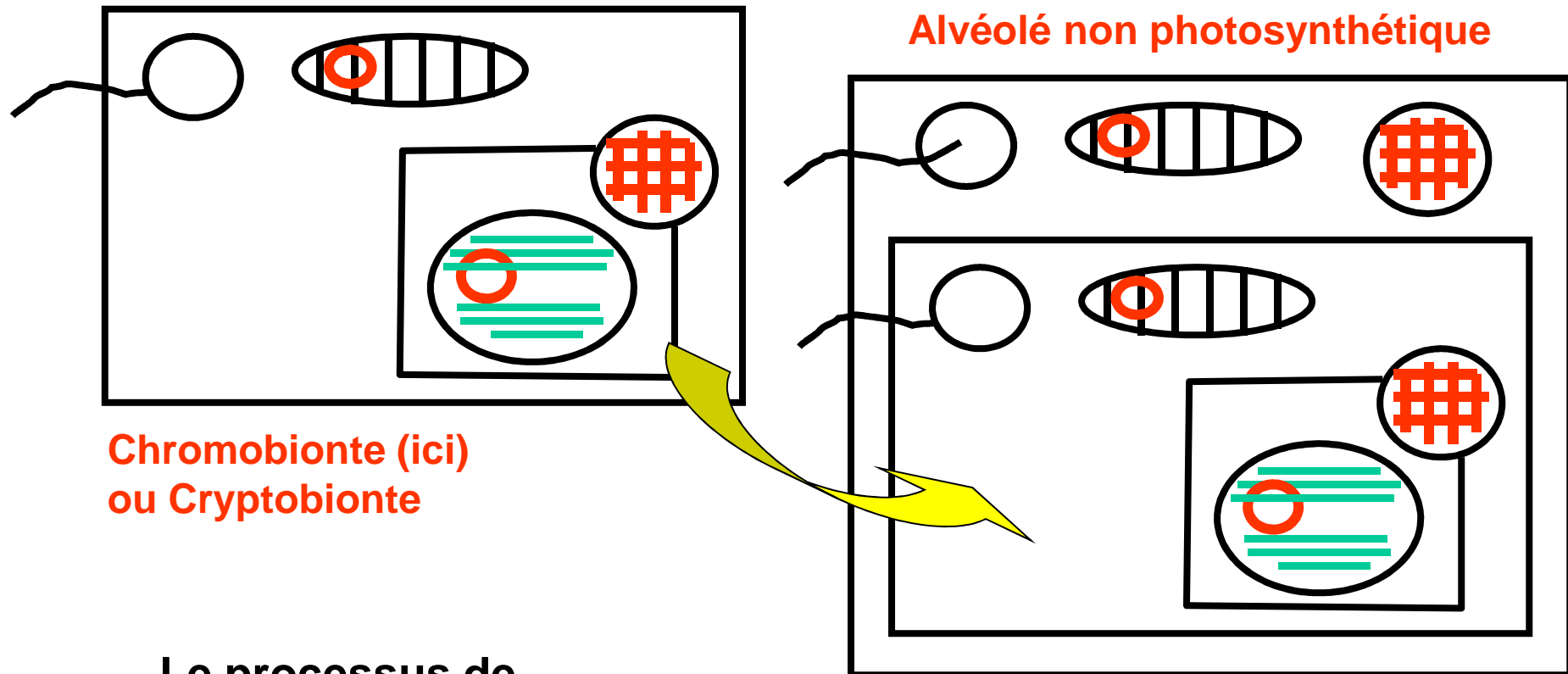
Chromobiontes

Complexe nucléo-plastidial

Le CNP : un 'marqueur' des endosymbioses secondaires (ici : Chromobiontes)



Le même processus se poursuit : une **endosymbiose tertiaire** est à l'origine de la photosynthèse chez les Dinobiontes (Alvéolés)



**Chromobionte (ici)
ou Cryptobionte**

Alvéolé non photosynthétique

→ Alvéolé photosynthétique (Dinobionte)

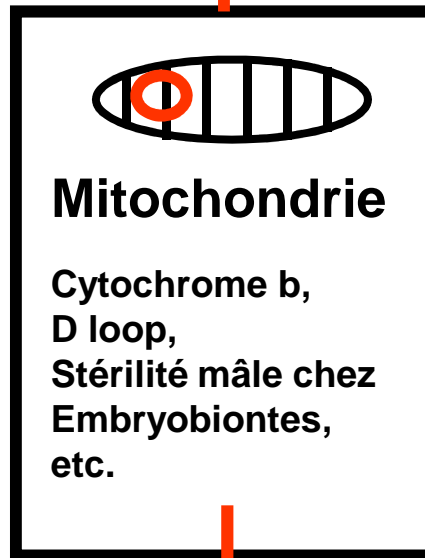
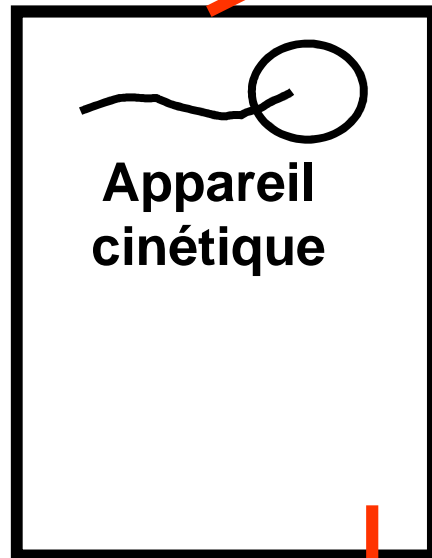
Le processus de simplification va se produire à nouveau

REMANIEMENTS GÉNÉTIQUES ENTRE NOYAU ET ORGANELLES

Quelques gènes nucléaires sont passés dans les organelles

Noyau

Une partie des gènes a été captée par le noyau



Des échanges entre organelles (p. ex. chez le maïs)

Les gènes redondants ou inutiles ont disparu

Dans les mitochondries, le chloroplaste (et d'autres organelles non évoquées ici), un certain nombre de gènes sont restés

Le génome des **organelles** est très réduit par rapport à celui des **bactéries** qui leur ont donné naissance : **90 à 100%** des gènes ont été perdus

La perte est très contrastée dans les **mitochondries** : 200 000 à 2 400 000 bases chez les Viridiplantae, 26 000-38 000 chez les Rhodobiontes, 16 000 chez les Métazoaires

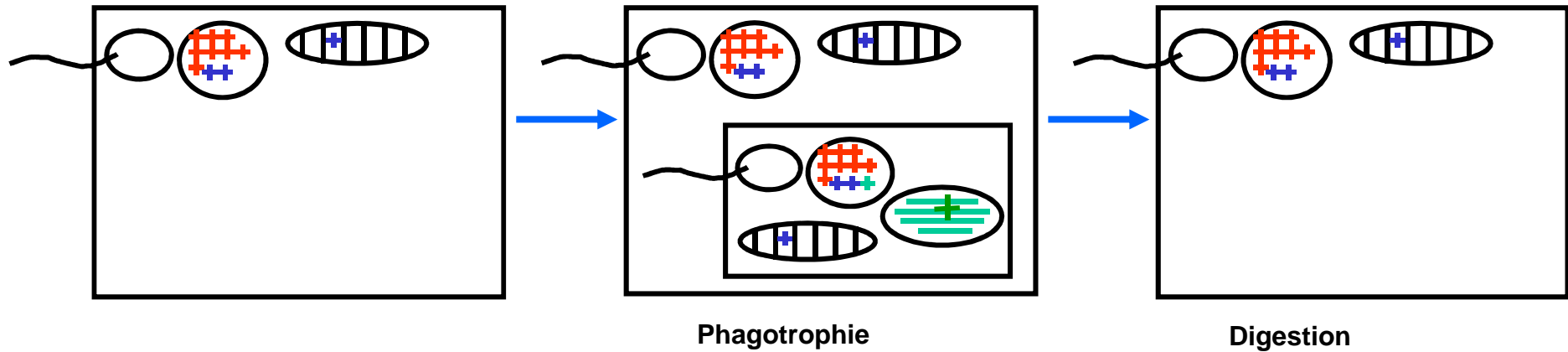
Chez les mitochondries de viridiplantae (Plantae), le code génétique "universel" a été conservé. En revanche, chez les Métazoaires, il a été modifié (Boyen *et al.*, 2001)

La perte est moins contrastée dans les **Chloroplastes** : 120 000 à 200 000 bases

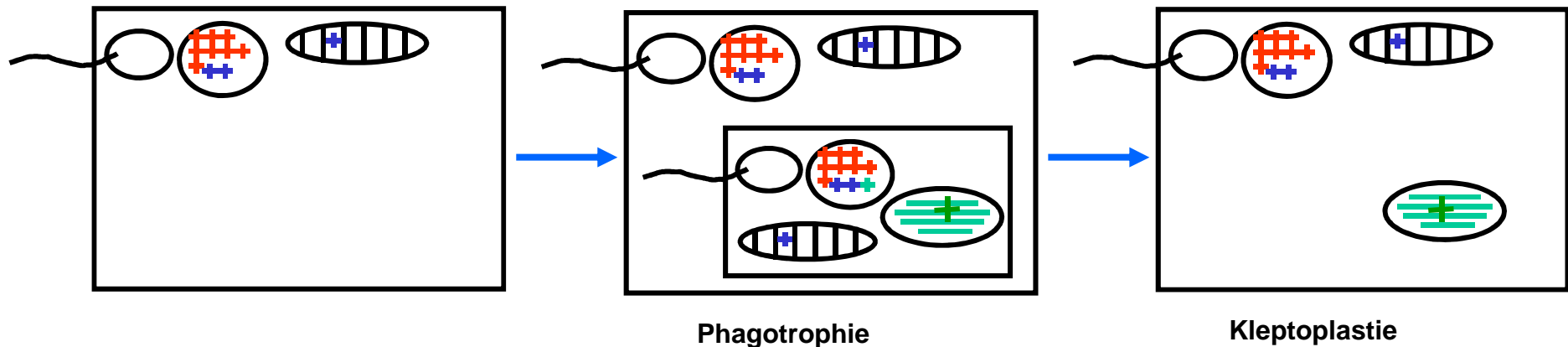
Enfin, la perte serait totale pour l'**appareil cinétique** (Margulis et Sagan, 1985)

Le mécanisme des endosymbioses secondaires et tertiaires

a Eucaryote non photosynthétique



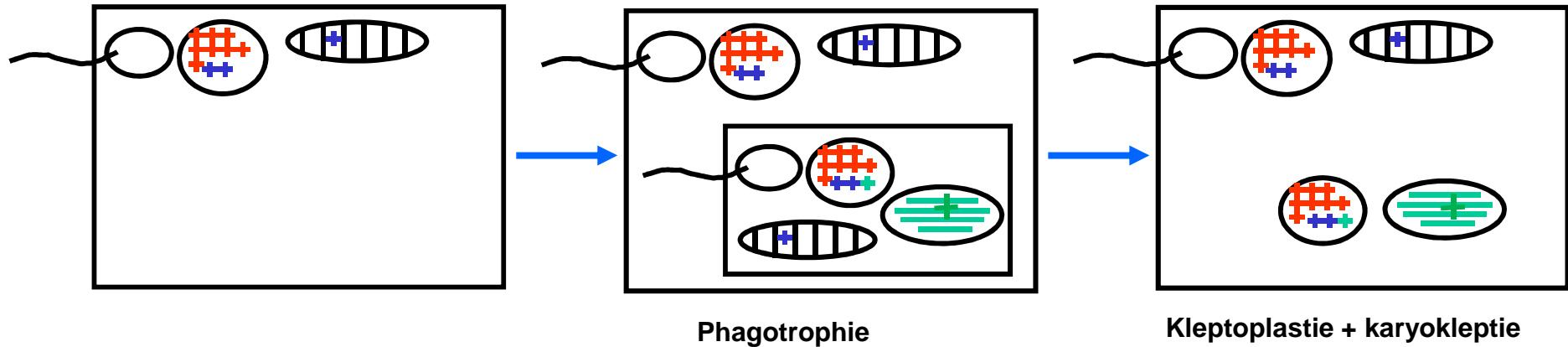
b Eucaryote non photosynthétique



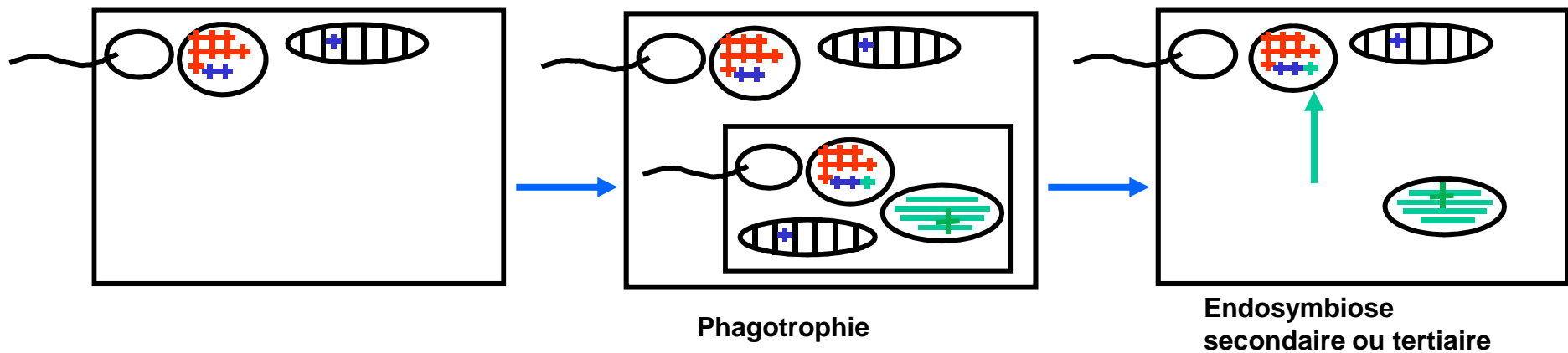
- + Gènes nucléaires ne provenant pas des organelles
- + Gènes de l'appareil cinétique et de la mitochondrie, captés ou non par le noyau
- + Gènes du chloroplaste, captés ou non par le noyau

Le mécanisme des endosymbioses secondaires et tertiaires

c Eucaryote non photosynthétique



d Eucaryote non photosynthétique



- + Gènes nucléaires ne provenant pas des organelles
- + Gènes de l'appareil cinétique et de la mitochondrie, captés ou non par le noyau
- + Gènes du chloroplaste, captés ou non par le noyau

L'origine du chloroplaste

→ Un évènement fondateur unique ? Hypothèse la plus acceptée

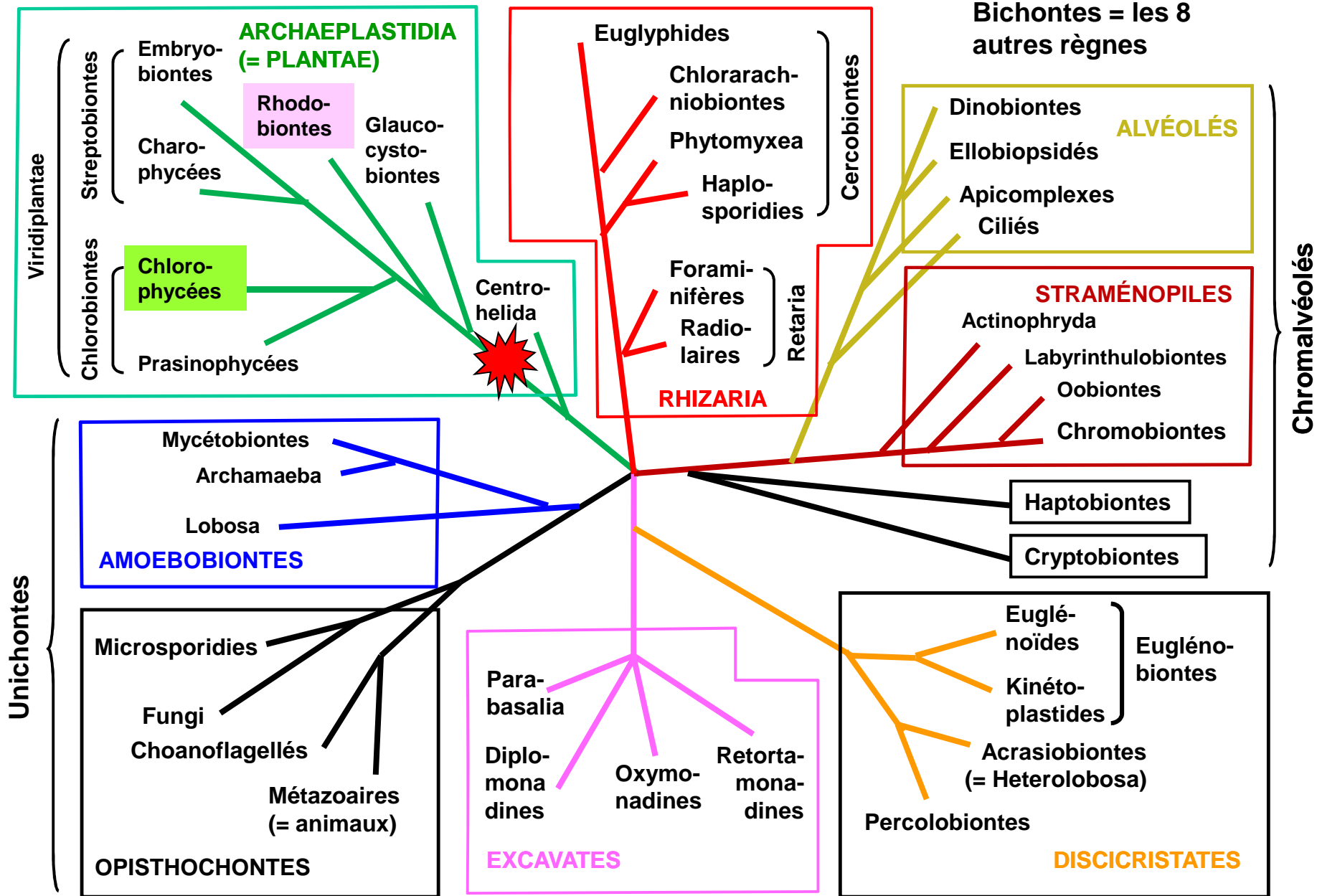
→ Plusieurs évènements fondateurs ? Hypothèse de Bodyl (2005)

- Chez l'ancêtre des Glaucocystobiontes
- Chez l'ancêtre commun des Rhodobiontes et Viridiplantae (**l'évènement fondateur principal**)
- Chez *Paulinella* (Euglyphides, Rhizaria)
- Chez certains Dinobiontes

LES GRANDS VOYAGES DES CHLOROPLASTES

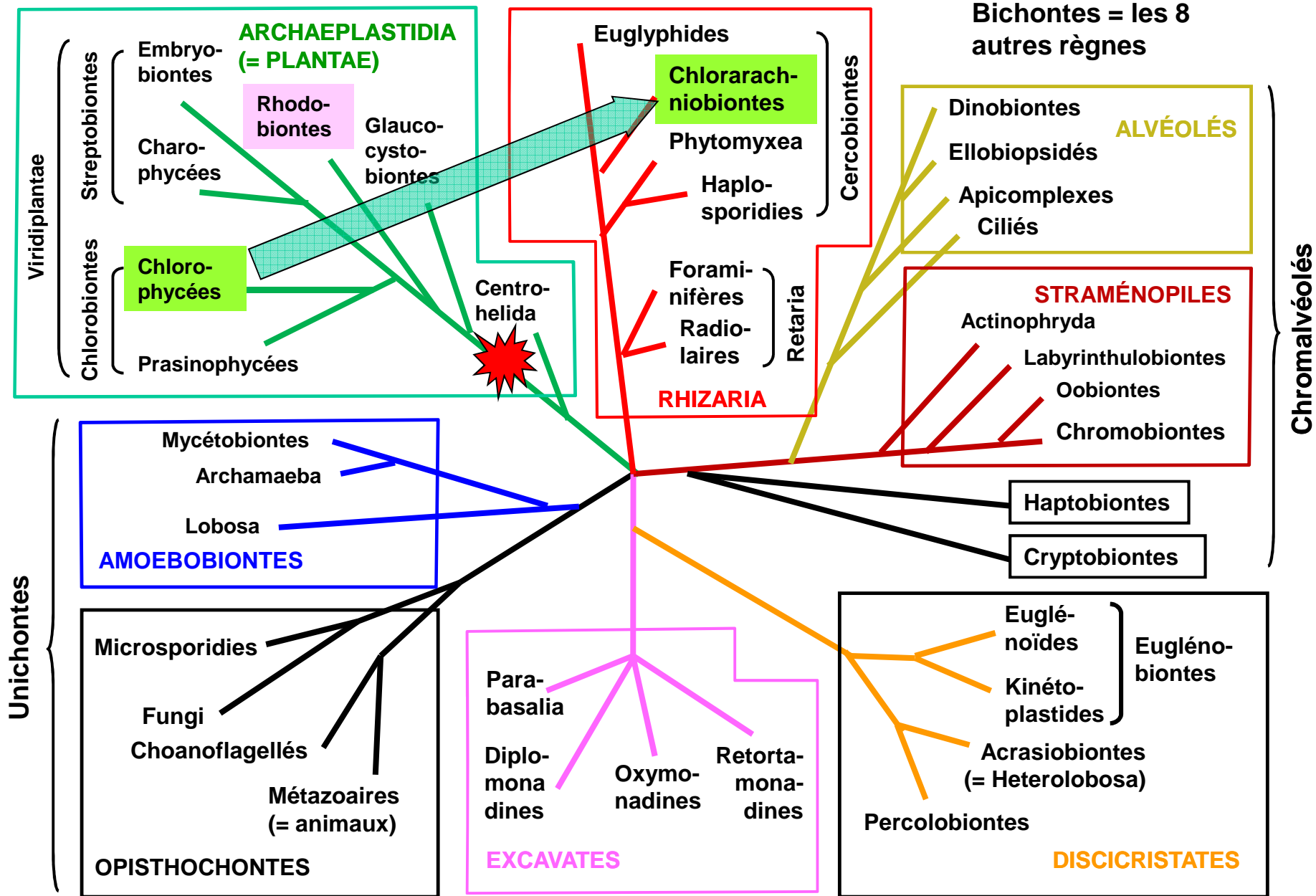
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies



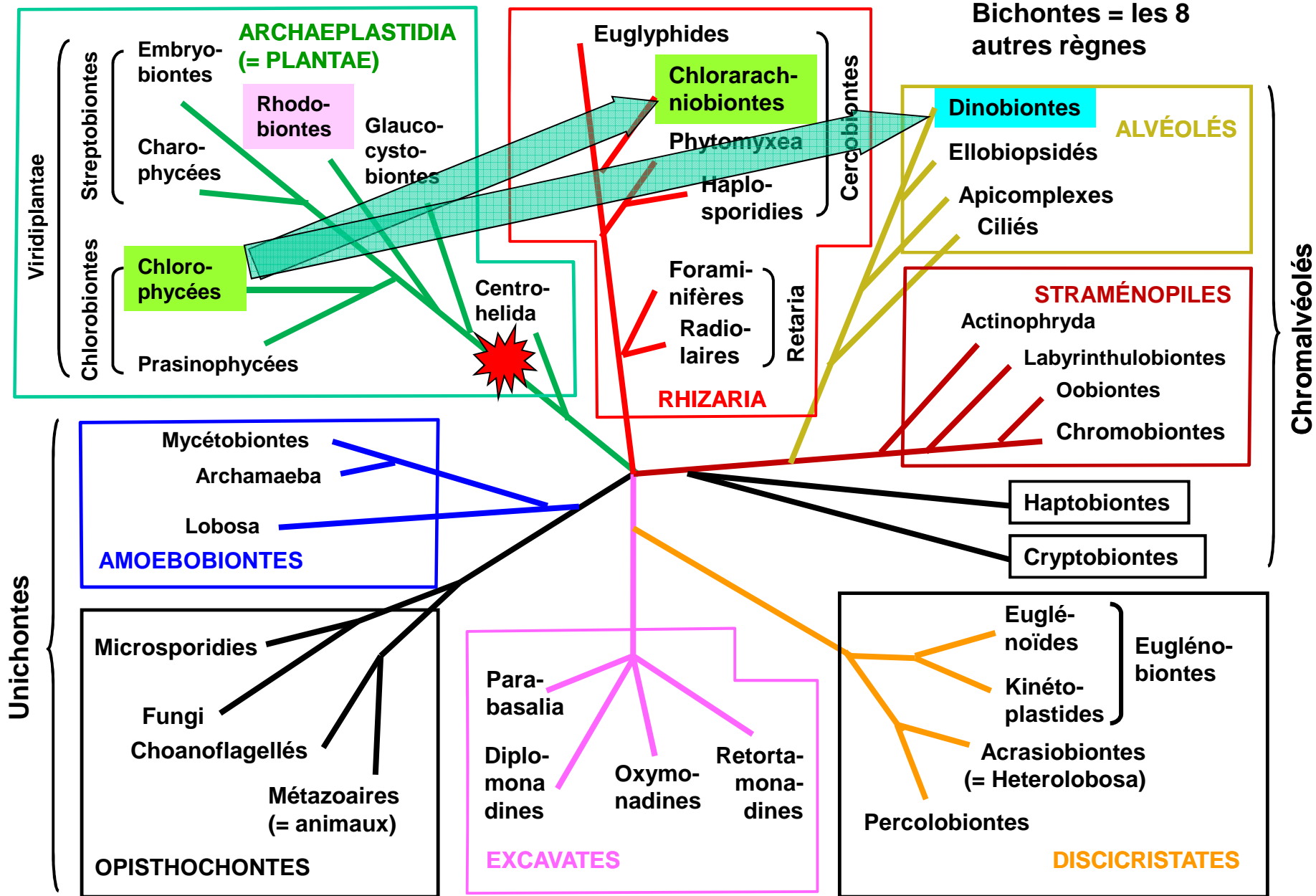
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies



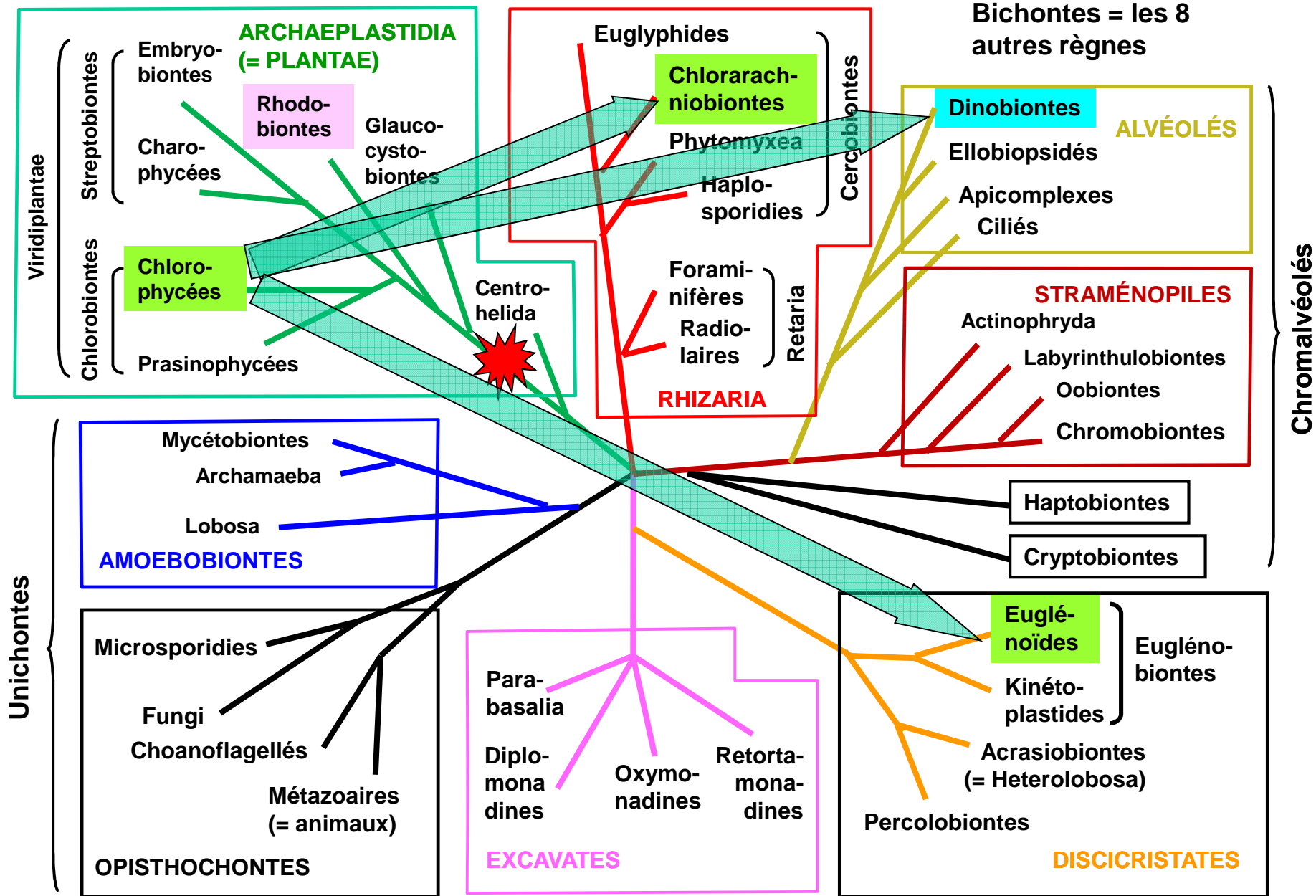
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies



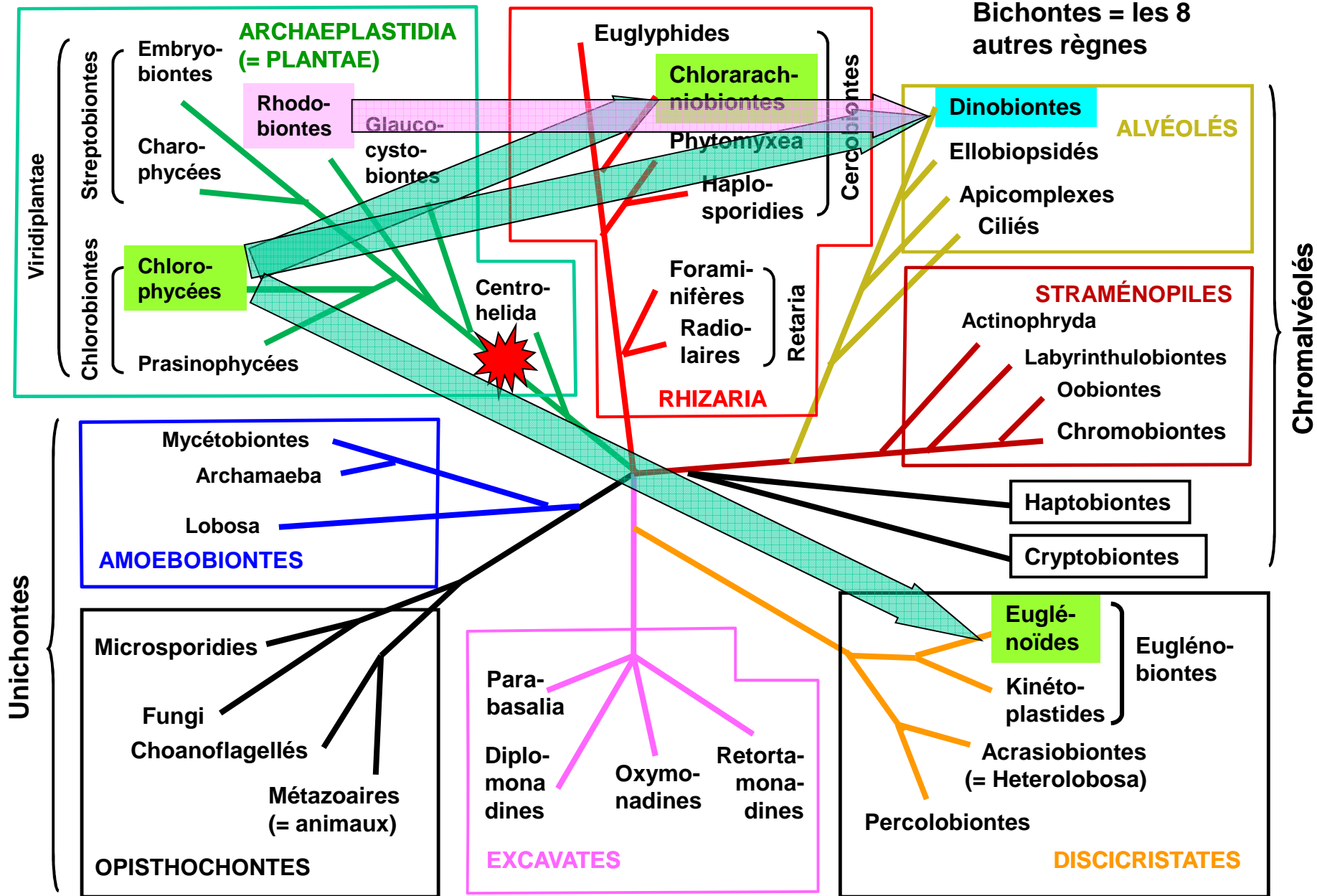
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies



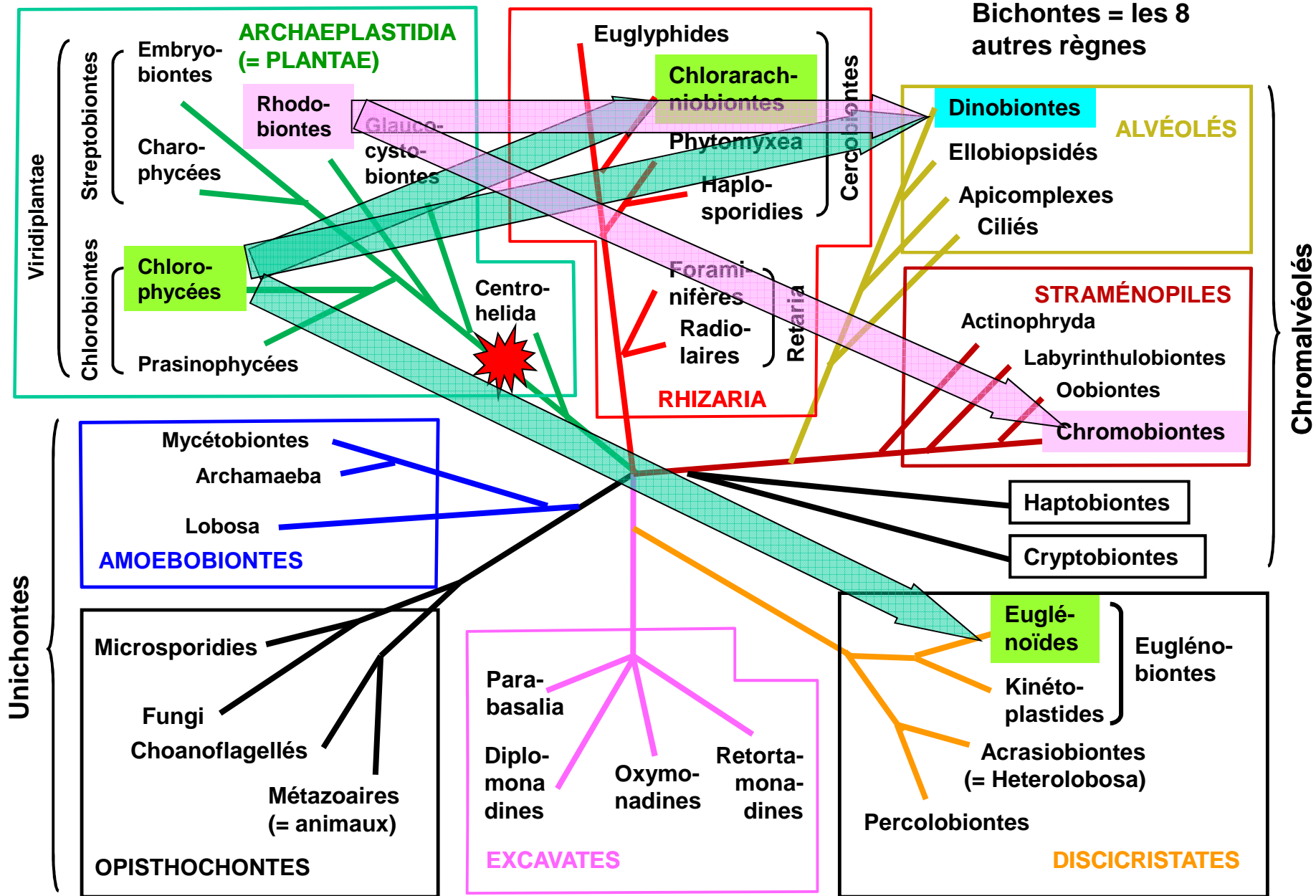
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies



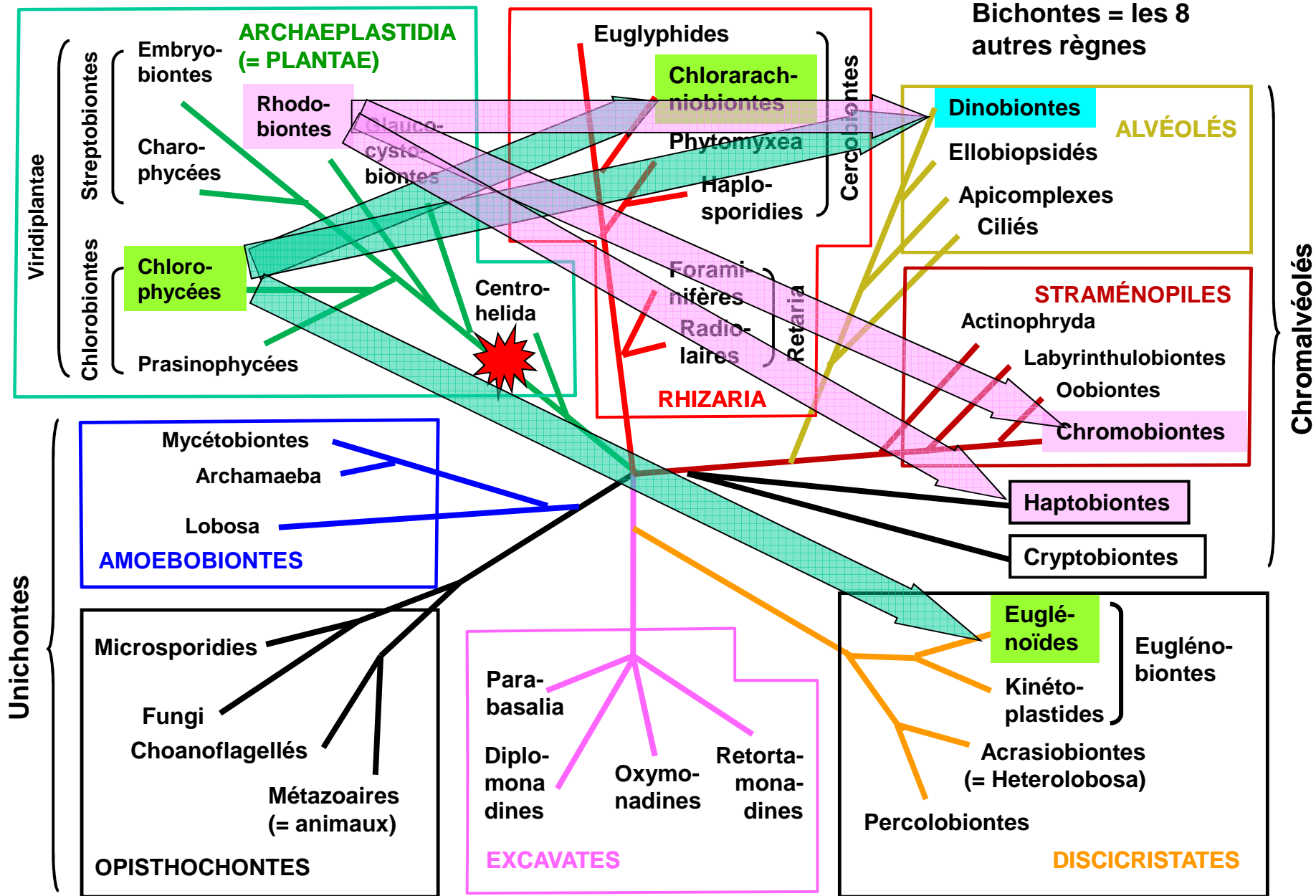
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies



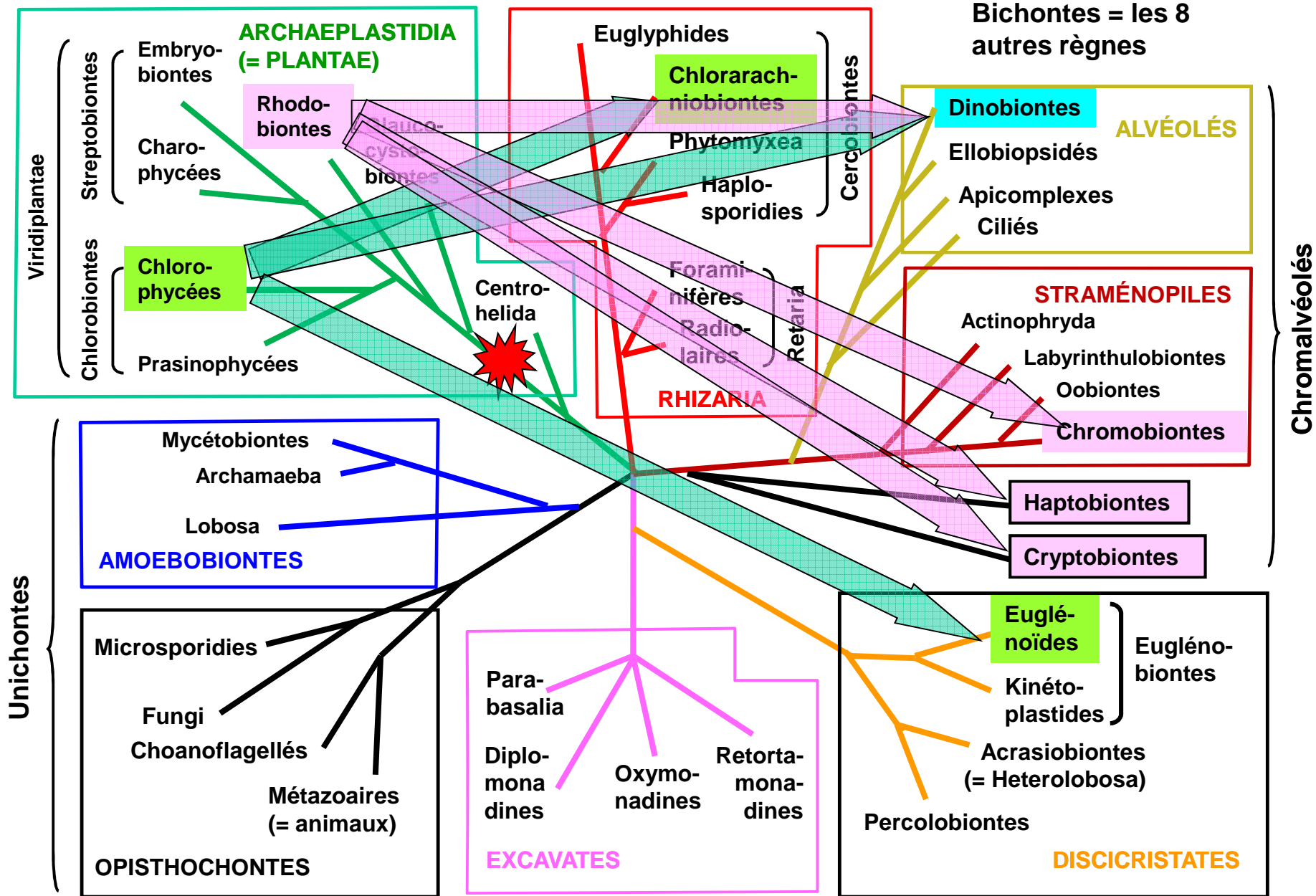
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies



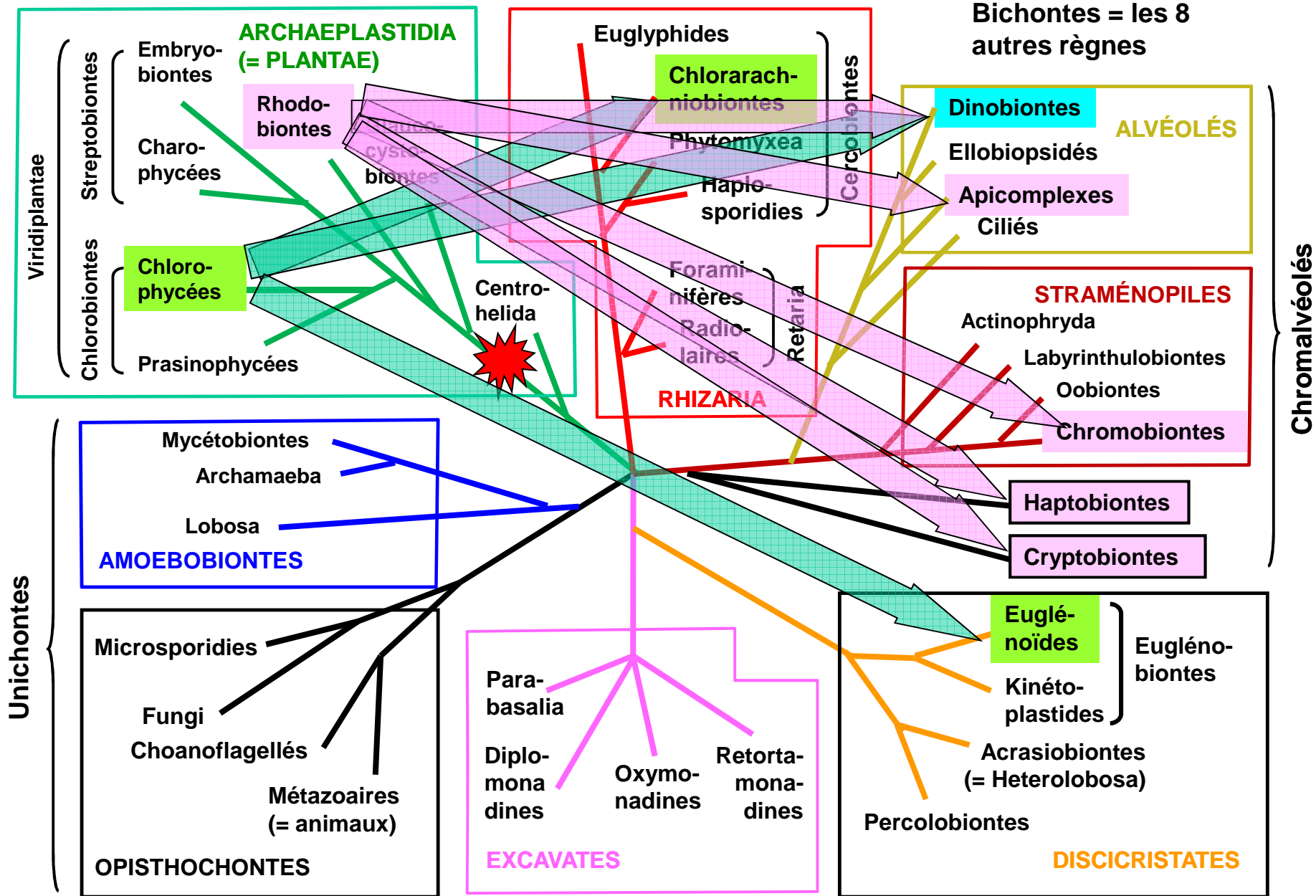
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies

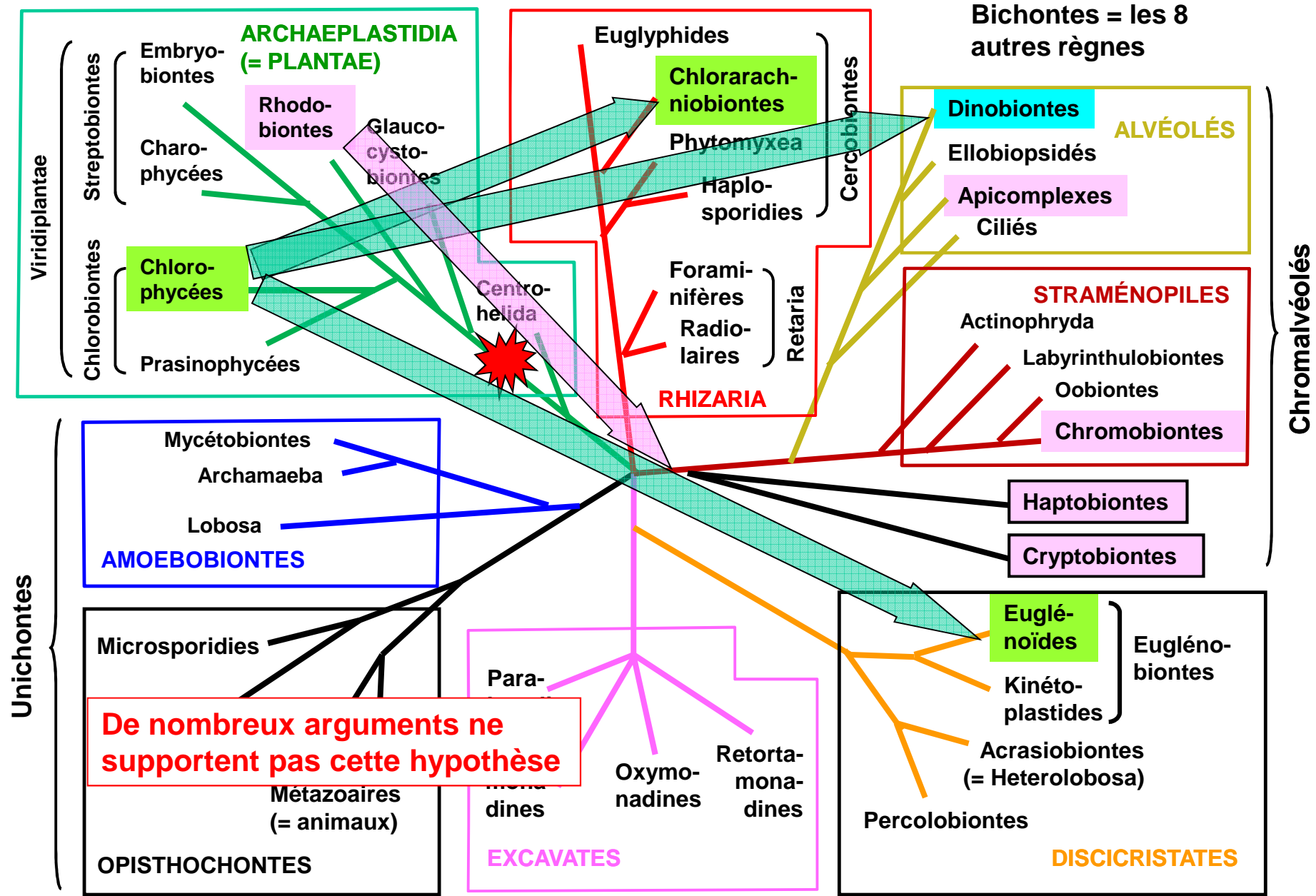


Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies

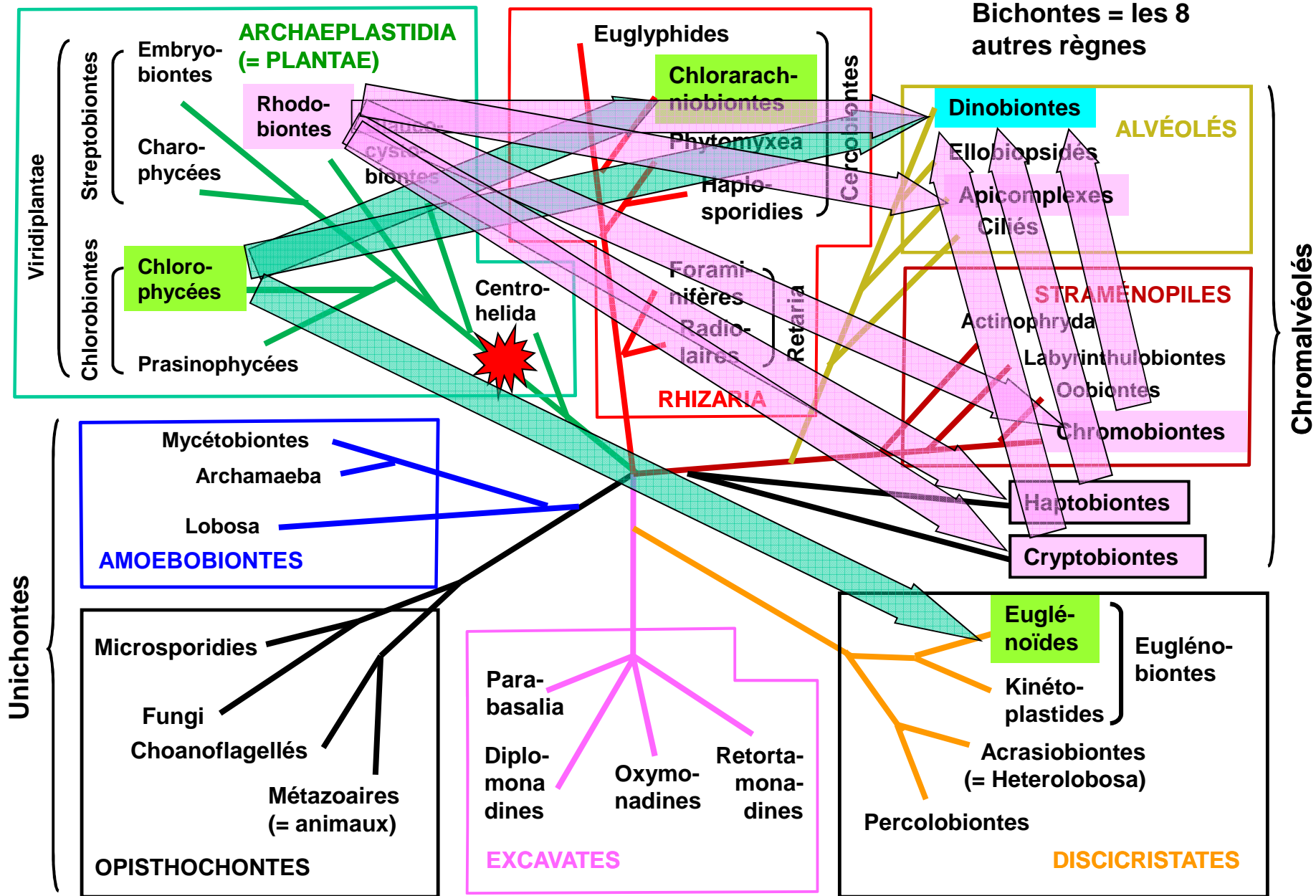


Autre hypothèse pour la voie rouge : un évènement unique chez les Chromalvéolés. Il faut alors supposer que la photosynthèse a été perdue secondairement chez les Ciliés, Oobiontes, etc.



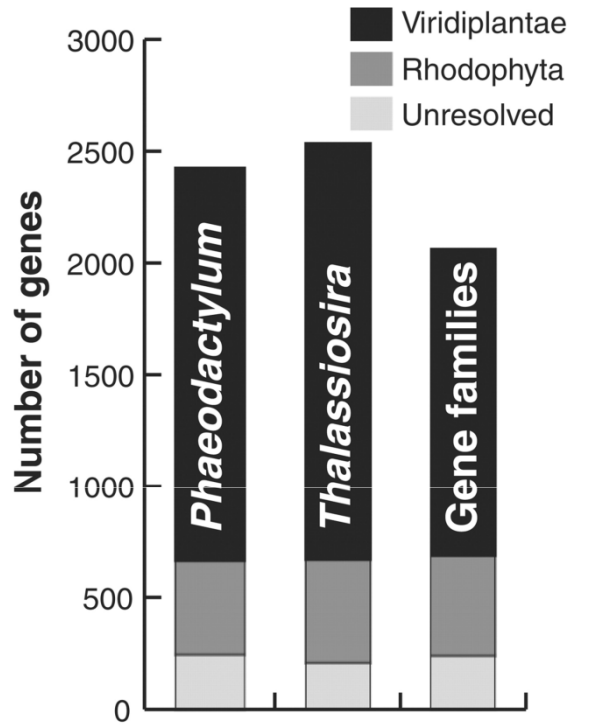
Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies

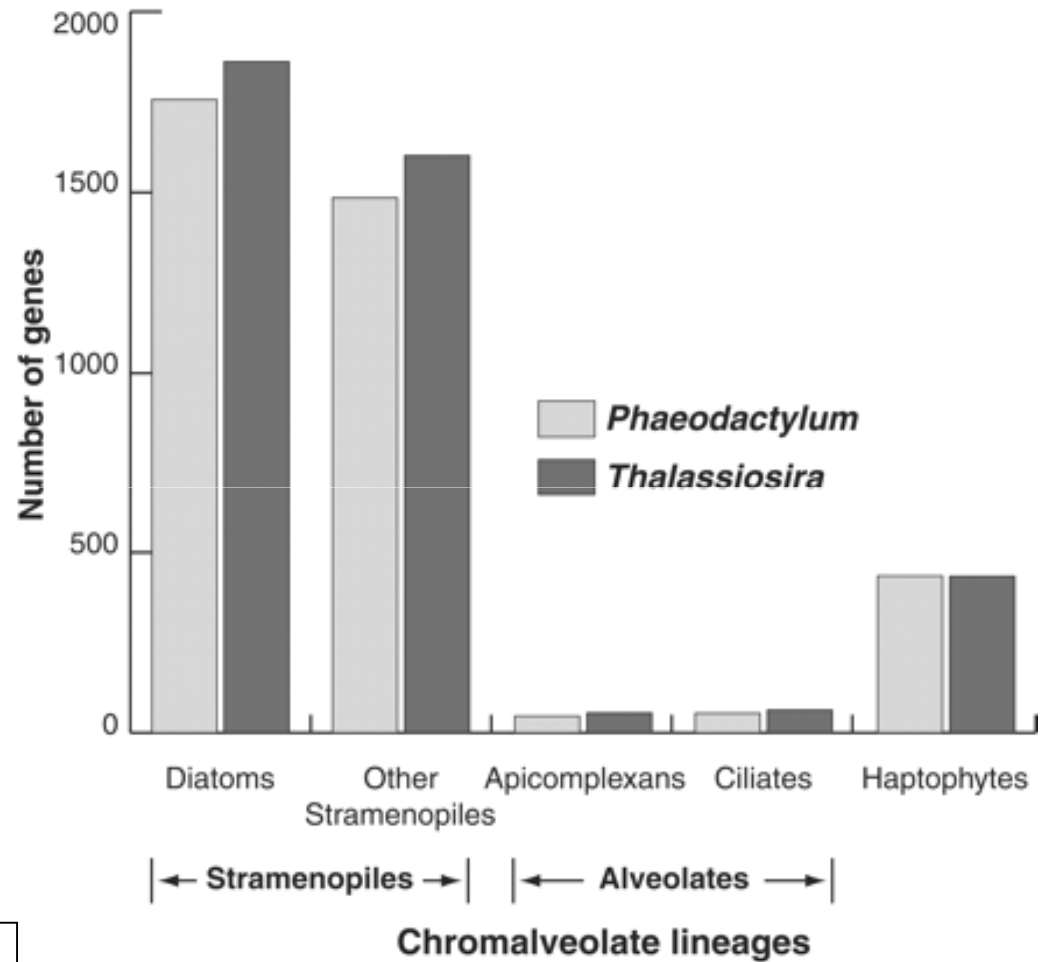


Genomic footprint of a cryptic green chloroplast endosymbiosis in Diatoms

From Moustafa *et al.*, 2009.
Science, 324 : 1724-1726

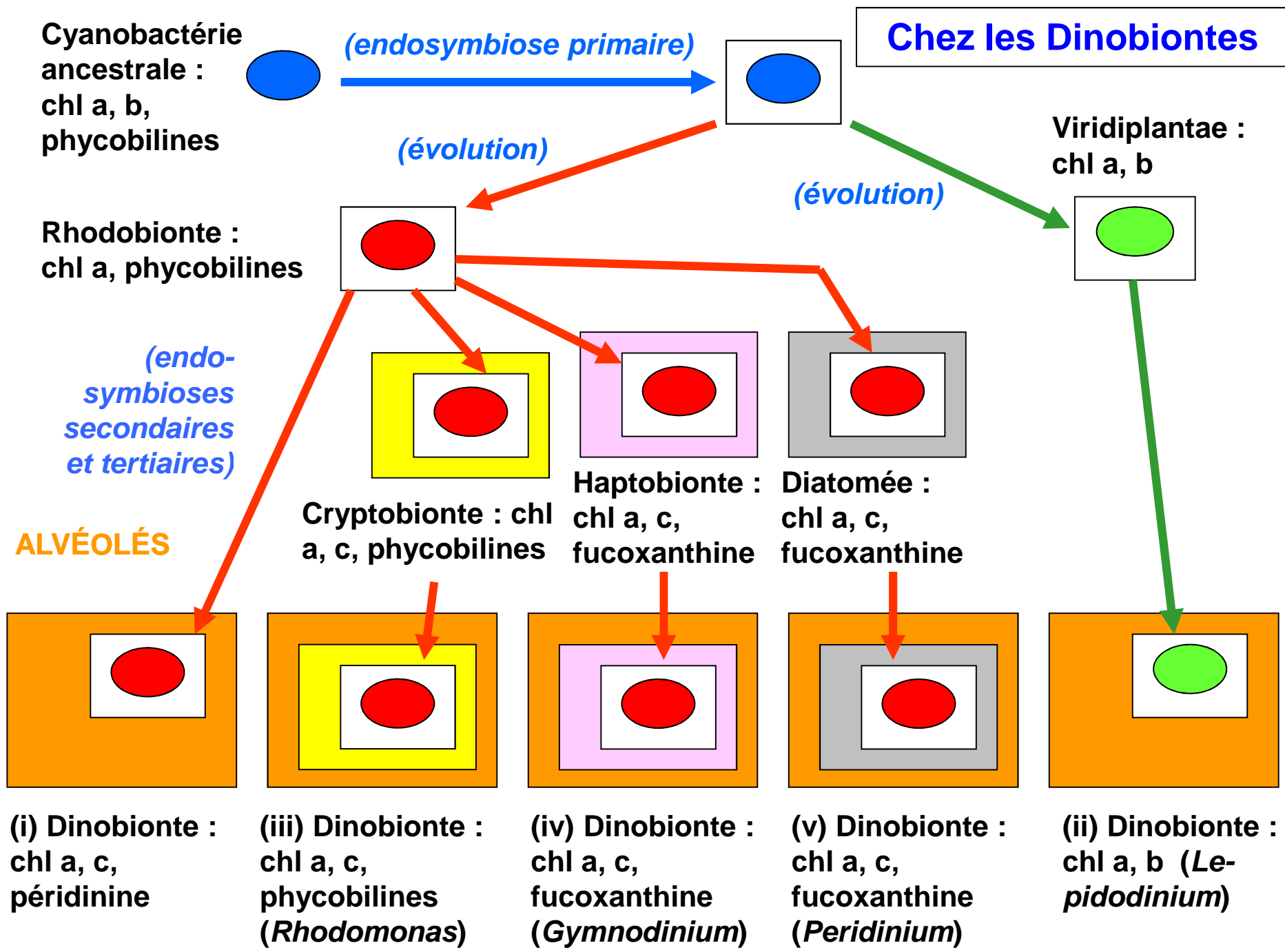


Diatom genes of red or green chloroplast origin (from complete genome data)



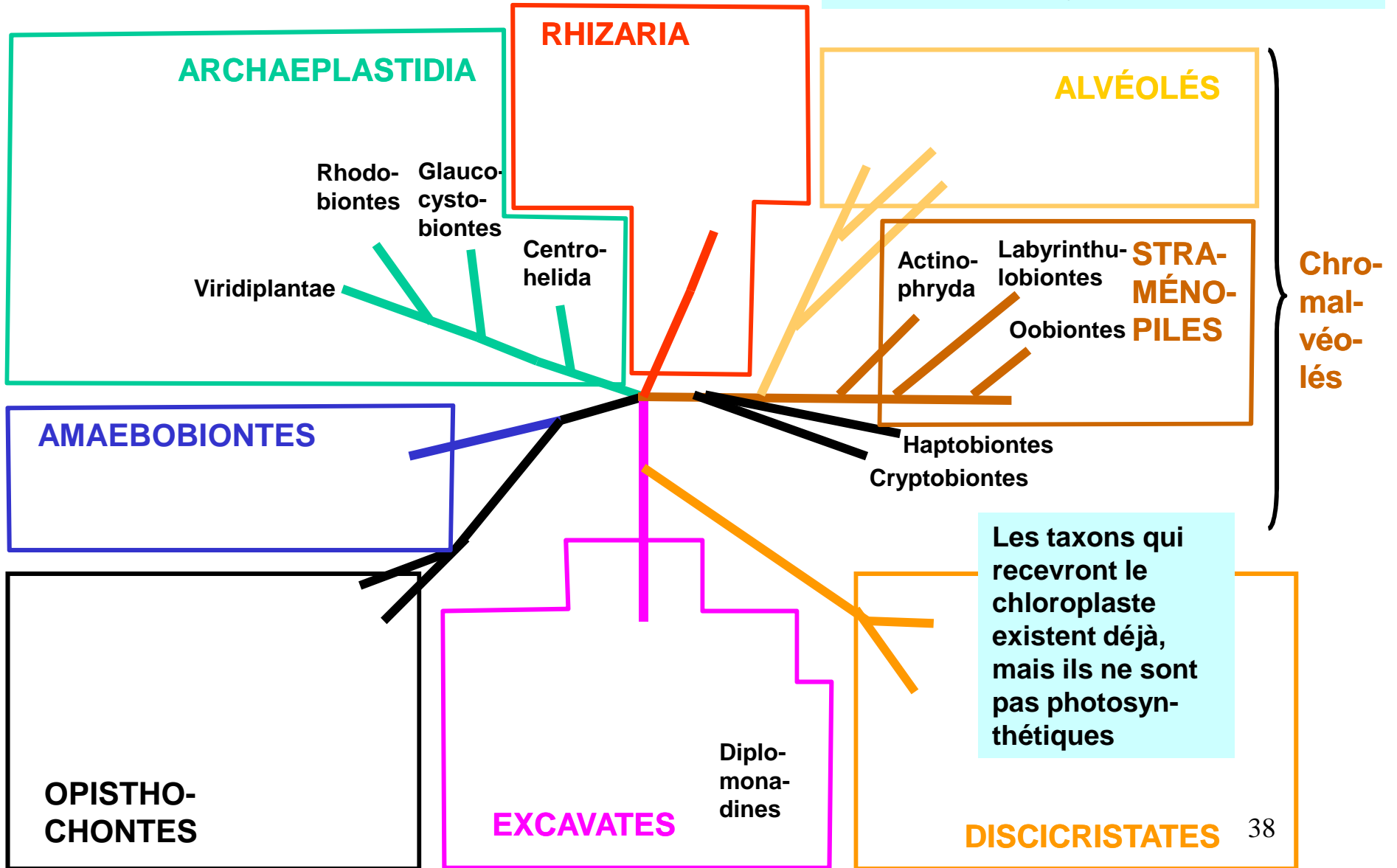
Distribution of diatom green chloroplast genes among different Chromalveolates. 'Other Stramenopiles = Phytophthora (Oobionta) and Aureococcus (Pelagophyceae)

→ An early endosymbiosis with a green Prasinophyceae chloroplast. It was later replaced by an endosymbiotic event that gave rise to the contemporary red chloroplasts

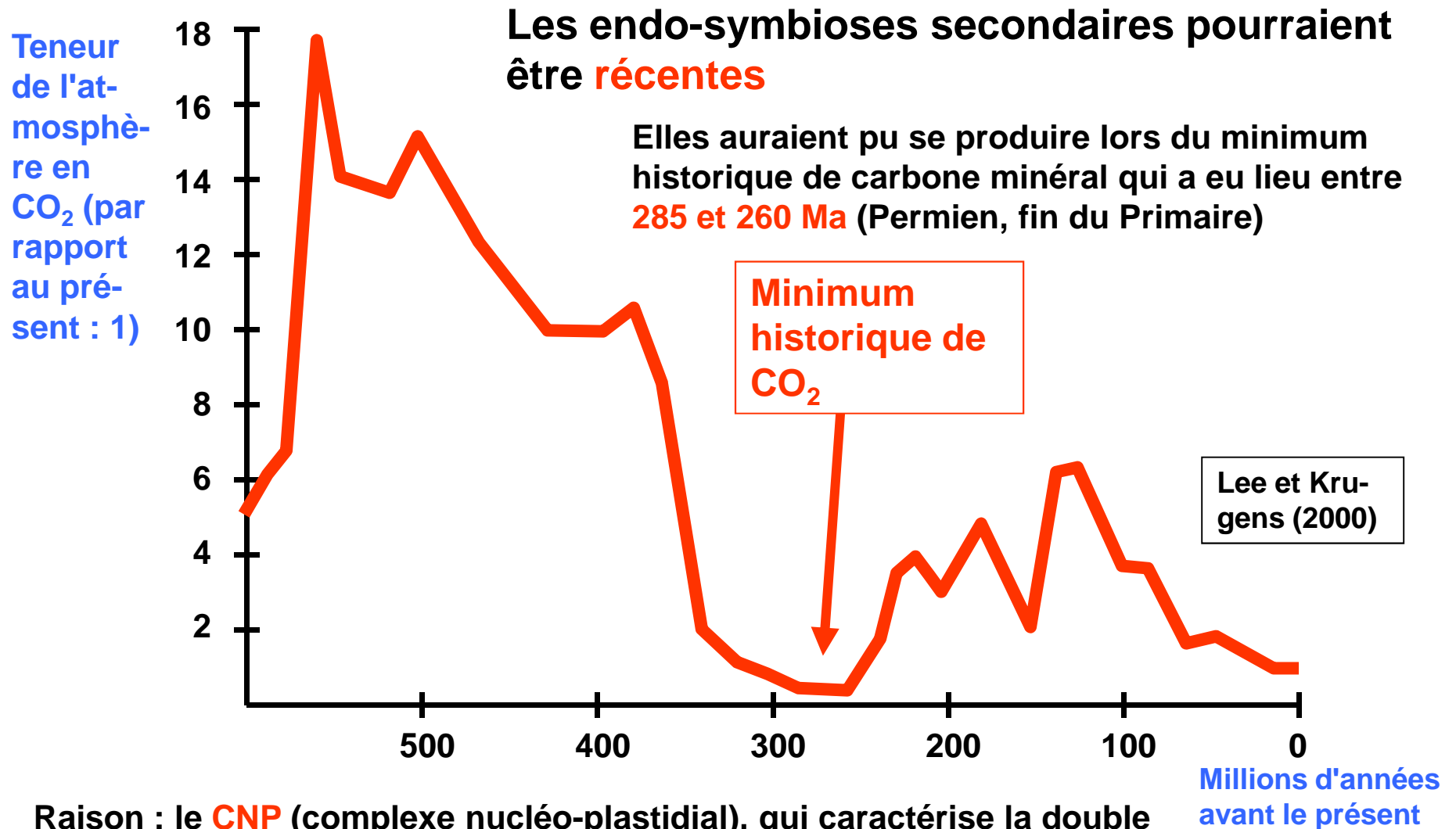


Il y a 0.3-2.5 Ga

Quand se produisent ces endosymbioses secondaires, l'arbre du vivant est moins diversifié qu'aujourd'hui



Les taxons qui recevront le chloroplaste existent déjà, mais ils ne sont pas photosynthétiques



Raison : le **CNP** (complexe nucléo-plastidial), qui caractérise la double endosymbiose, concentre le CO₂, la seule forme de C minéral utilisable par la **rubisco**, → avantage compétitif aux espèces possédant un CNP

Cohérent avec les données **paléontologiques** : fossiles Dinobiontes photosynthétiques 240 Ma (mais kystes 420 Ma), diatomées 185 Ma

Cohérent avec l'**horloge moléculaire** : Chromobiontes 285-260 Ma

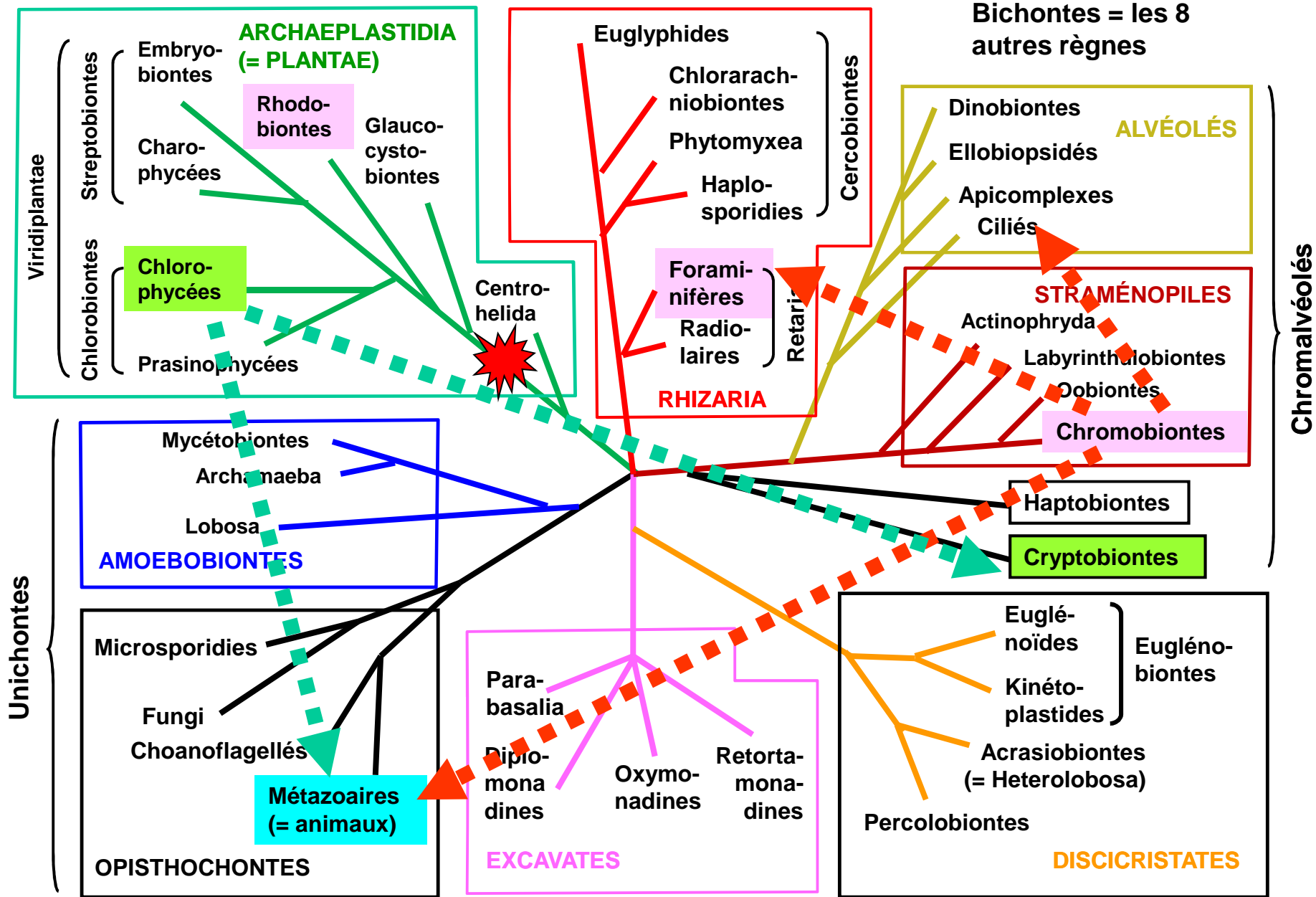
LES GRANDS VOYAGES DU CHLOROPLASTE CONTINUENT

Le phénomène se poursuit de nos jours : la **kleptoplastie** des Mollusques Gastropodes, des Foraminifères, des Ciliés, etc.

Il manque encore (mais voir plus loin !) à leur noyau les **gènes** qui contrôlent la **division** des chloroplastes : un transfert latéral de ces gènes, depuis le noyau de leurs proies, se produira peut-être un jour

Etoile **rouge** : endosymbiose primaire à l'origine du chloroplaste chez les Eucaryotes

Endosymbioses secondaires et tertiaires. En **vert**, la 'voie verte', en **rose** la 'voie rouge'. En bleu : acquisition par les deux voies





***Elysia clarki* broutant *Penicillus*
(Chlorobionte, Archaeplastida)**

Floride

**Un gène nucléaire de
chlorobionte (fucoxanthin
chlorophyll-binding protein :
fcp), codant une protéine du
chloroplaste, présent dans
le génome nucléaire de
*Elysia***

D'après Curtis
et al. (2006)

Endosymbiosis in progress

***Vaucheria
litorea***
(Chromo-
biontes,
Stramé-
nopiles)



Elysia chlorotica
(Mollusques, Métazoaires)

- Chloroplastes : obligatoires pour *Elysia*
- 2 gènes nucléaires de *Vaucheria* (impliqués dans la photosynthèse) sont présents dans le génome de *Elysia* (HGT). Sans doute y en a-t-il d'autres
- Mais il manque encore à *Elysia* de très nombreux gènes

Jared Worful *in*
Pennisi (2006)

Elysia chlorotica : un animal (Métazoaire) photosynthétique obligatoire



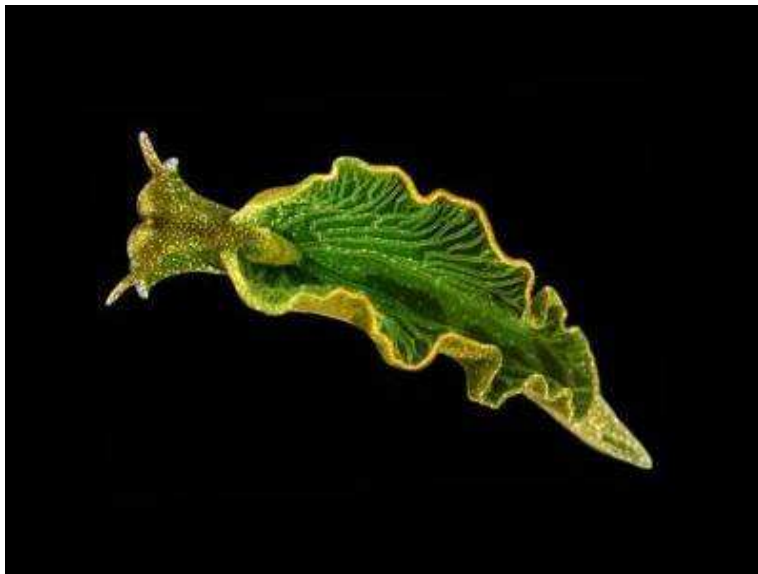
1. Larve



2. Le juvénile doit obligatoirement brouter *Vaucheria littorea* pour y récupérer des chloroplastes (sinon, il meurt)



3. Juvénile ayant récupéré des chloroplastes. Il n'a plus besoin de s'alimenter jusqu'à sa mort



4. Adulte nageant, parapodes repliés



5. Adulte faisant la photosynthèse, parapodes déployés. Sans lumière, il meurt. La photosynthèse est obligatoire

D'après Mary Rumpho in Brillaud, 2009 et Jared Worful in Pennisi, 2006

Elysia chlorotica



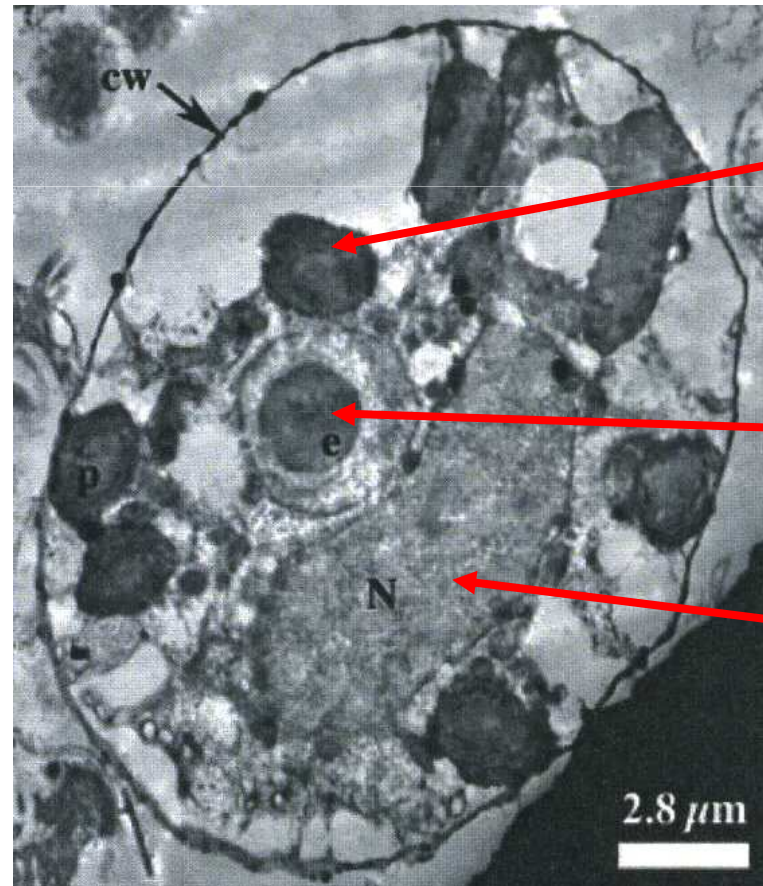
Photo Mary Rumpho

Une autre façon de contrôler le chloroplaste chez une espèce de Dinobionte **kleptoplaste** (d'Haptobionte), voisine de *Karenia*



→ Elle a récupéré aussi le noyau (et ses gènes) de l'Haptobionte (**karyokleptie**)

D'après Gast *et al.*, 2007.
Environm. Microbiol., 9 (1) : 39-45



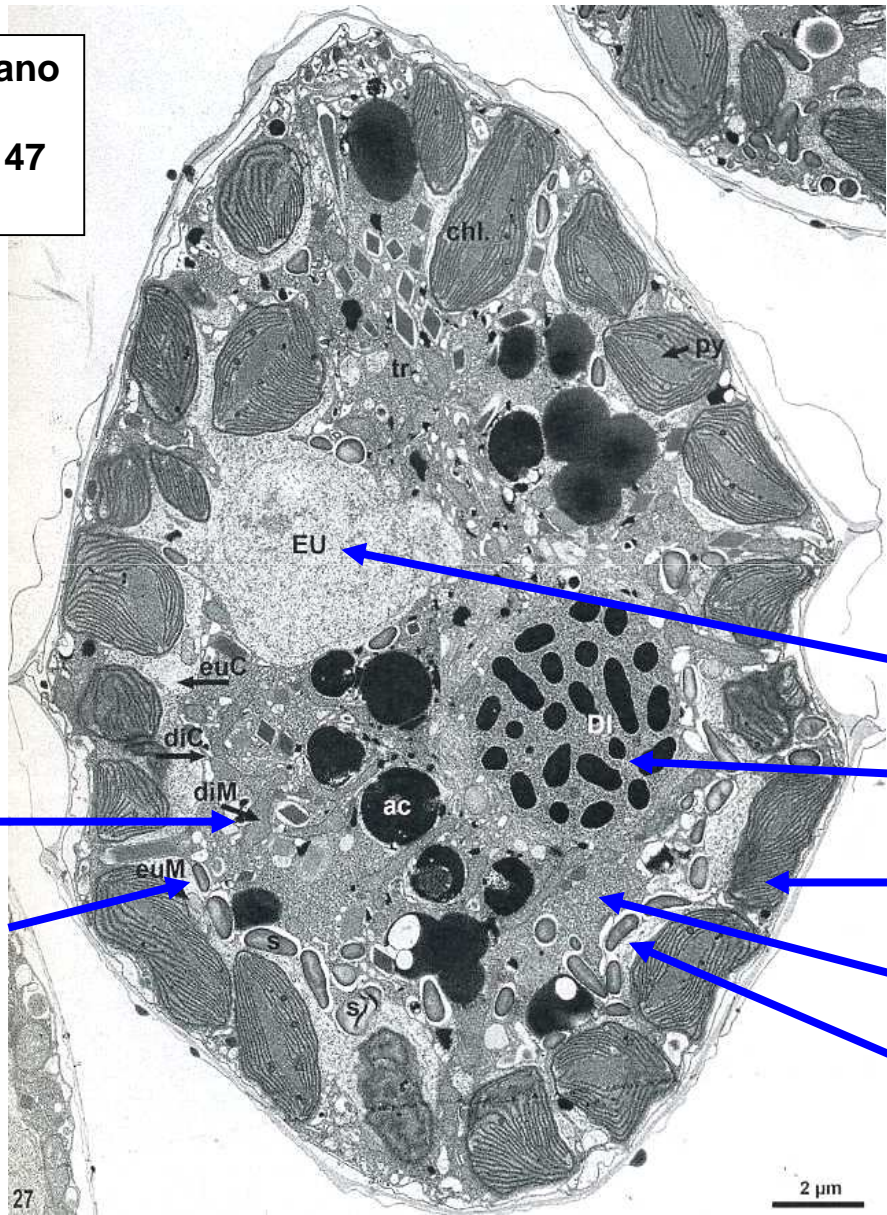
Chloroplastes (6) de l'Haptobionte (*Phaeocystis antarctica*)

Noyau Haptobionte ?

Noyau Dinobionte

Une endosymbiose tertiaire récente ?

D'après Takano
et al., 2008.
Phycologia, 47
(1) : 41-53



Chez *Peridiniopsis*,
présence d'un
endosymbionte
diatomée-like, séparé du
cytoplasme du
Dinobionte par une
simple membrane

Récent ? Co-évolution
entre un clade de
diatomées-like et un
clade de Dinobiontes

Mitochondrie
Dinobionte

Mitochondrie
Diatomée

Noyau Diatomée

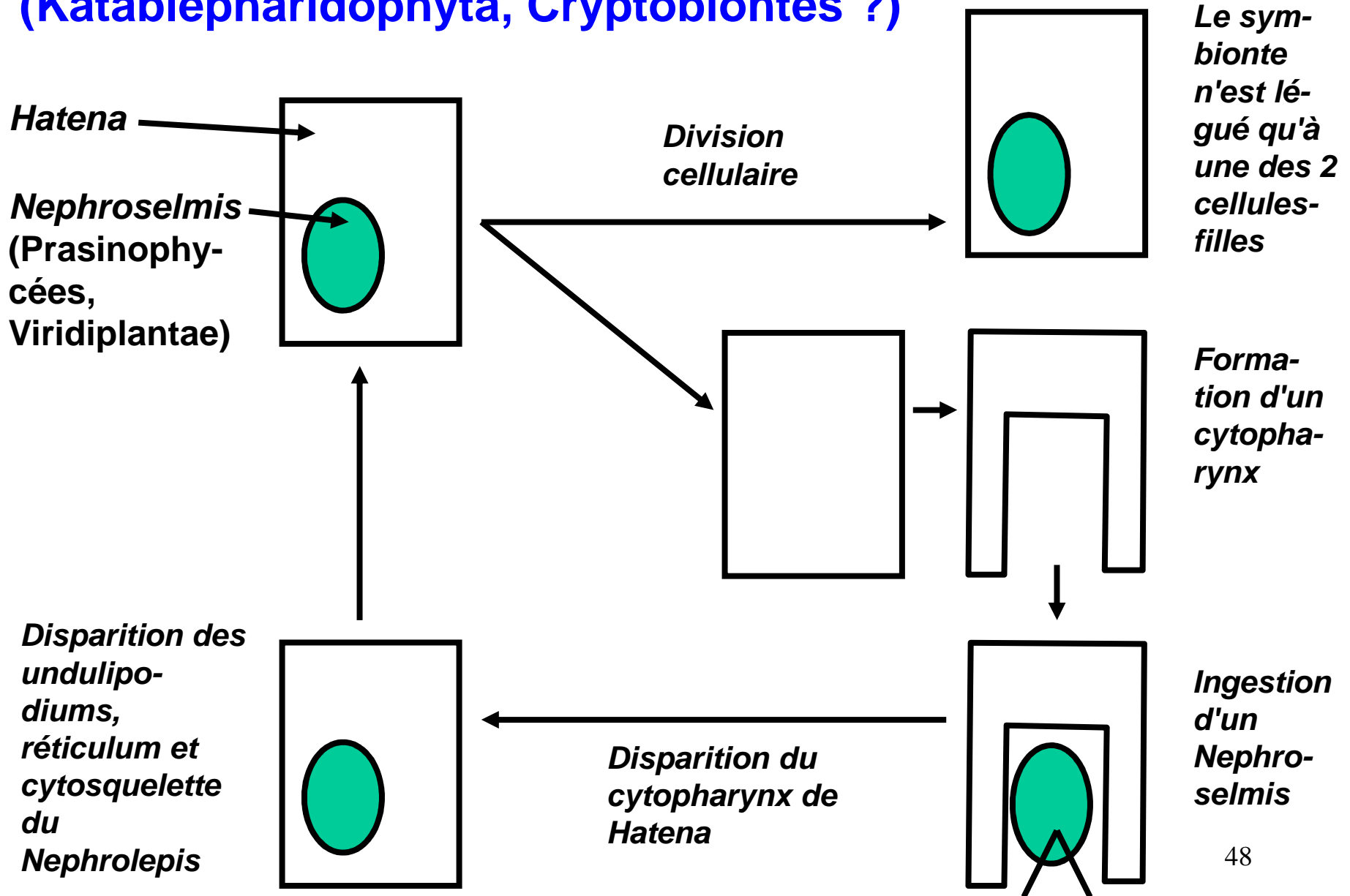
Noyau Dinobionte

Chloroplaste

Cytoplasme Dinobionte

Cytoplasme Diatomée

Une endosymbiose secondaire en cours chez *Hatena* (Katablepharidophyta, Cryptobiontes ?)



Chez les Viridiplantae

Seul le gène de la LSU de la Rubisco (*rbcL*) est resté dans le chloroplaste. Le gène de la SSU (*rbcS*) a été capté par le noyau

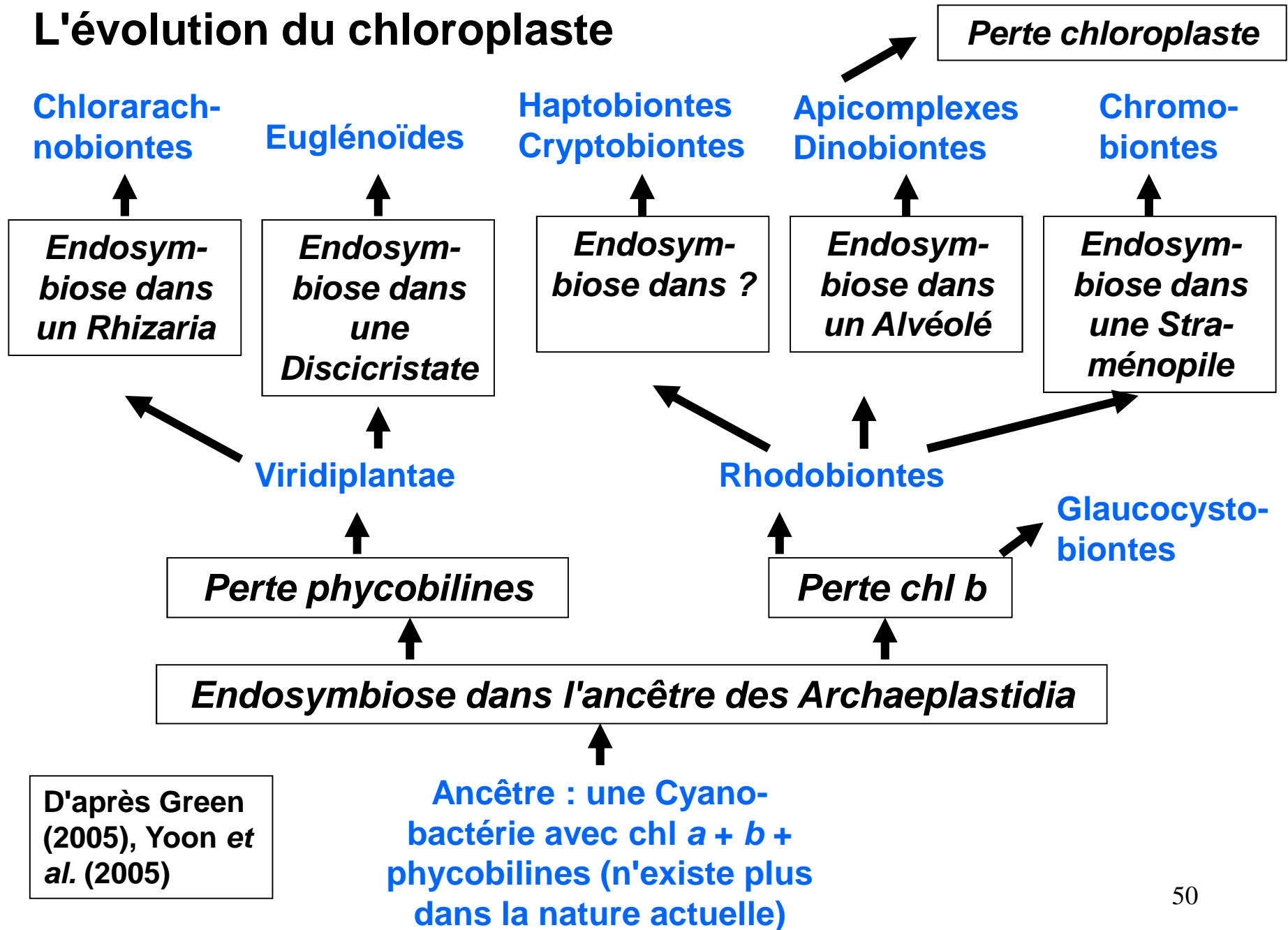
Chez les Rhodobiontes

Les deux gènes de la Rubisco (*rbcL* → LSU, *rbcS* → SSU) sont restés dans le chloroplaste

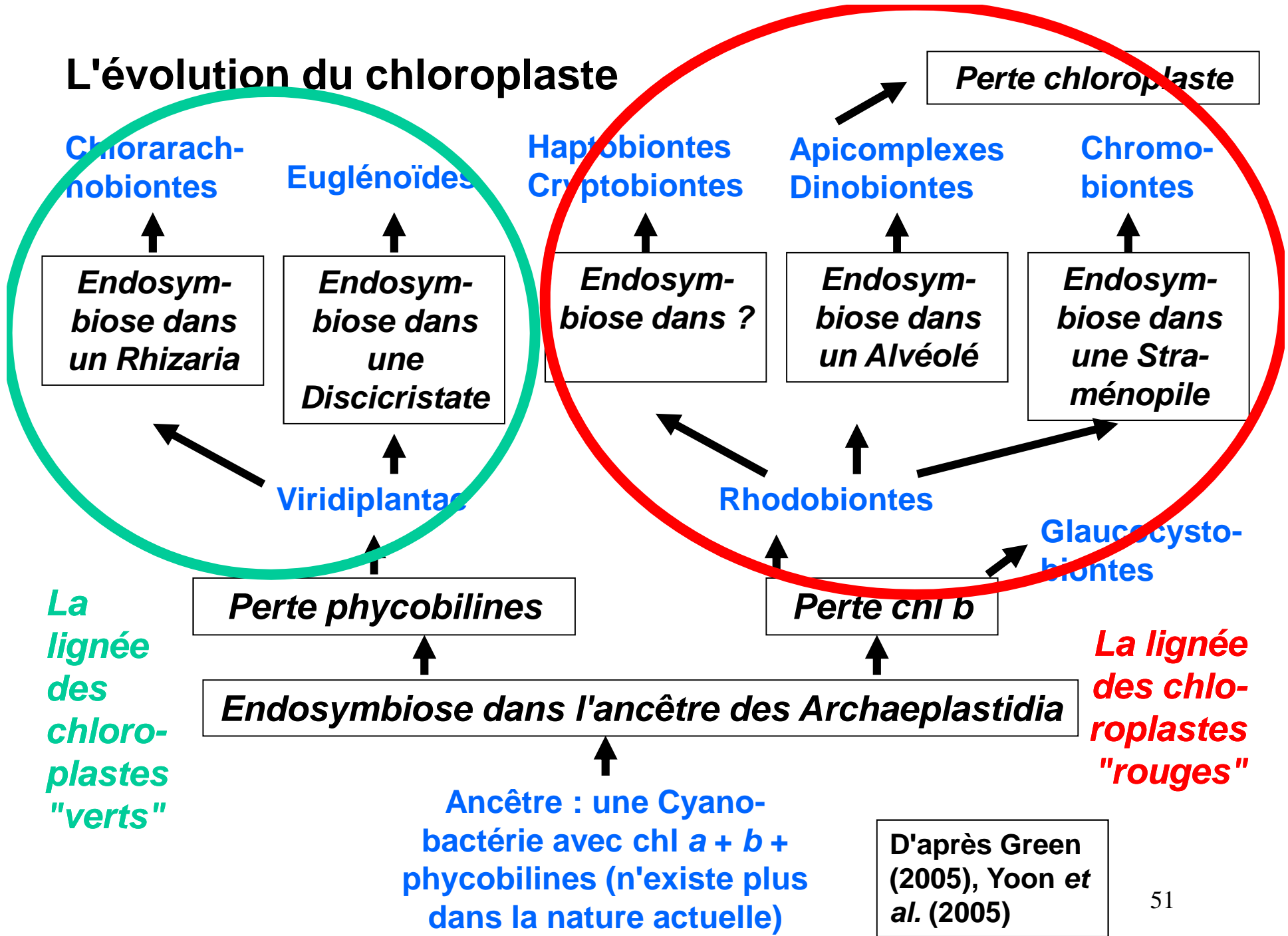
Ceci se retrouve dans la "voie rouge" des endosymbioses secondaires : Chromobiontes

Explication possible du fait que toutes les endosymbioses tertiaires concernent la "voie rouge"

L'évolution du chloroplaste

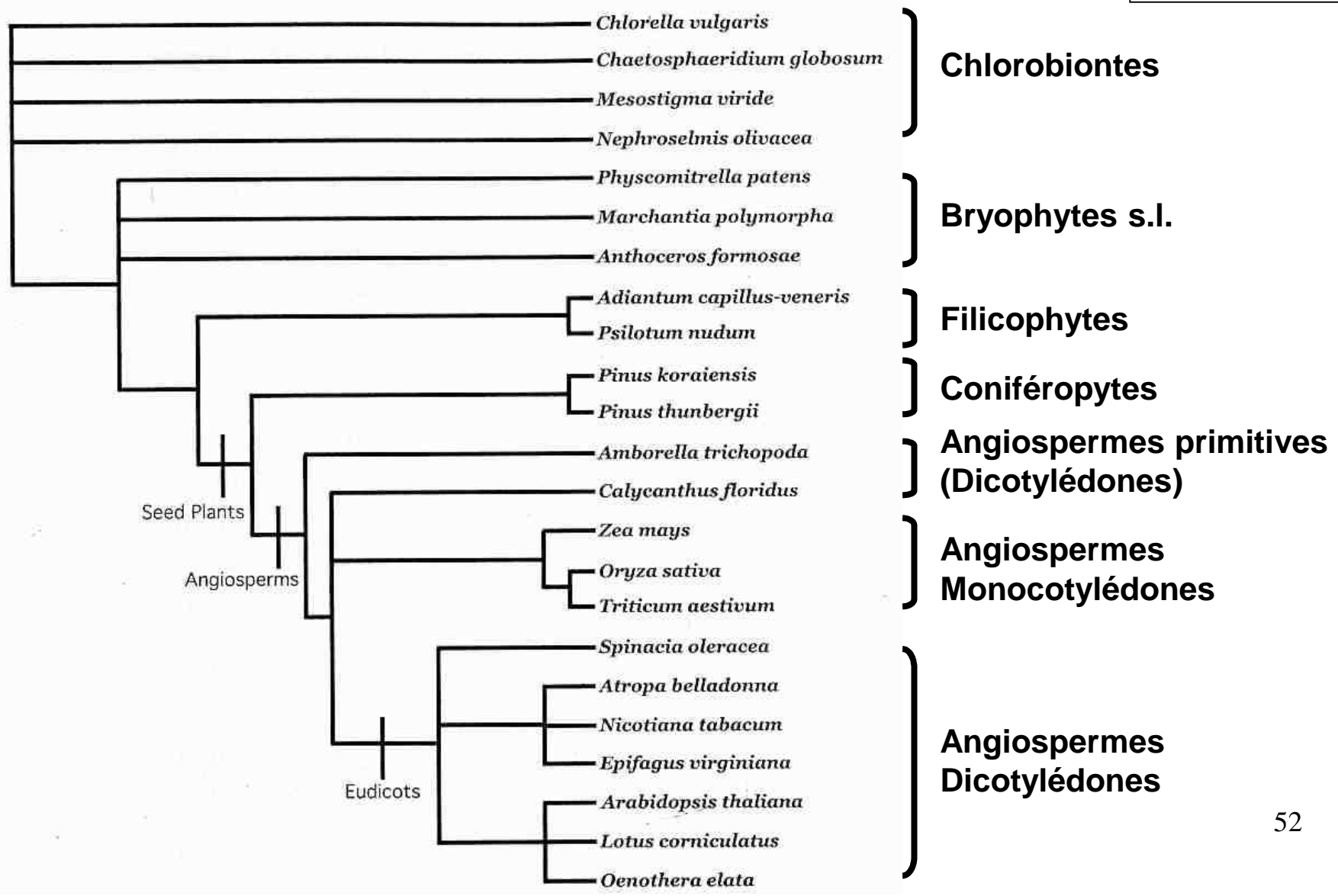


L'évolution du chloroplaste



Au sein d'un taxon particulier (ici les Viridiplantae), ou le chloroplaste s'est transmis verticalement, la phylogénie du génome chloroplastien (ici) se superpose à celle du génome nucléaire

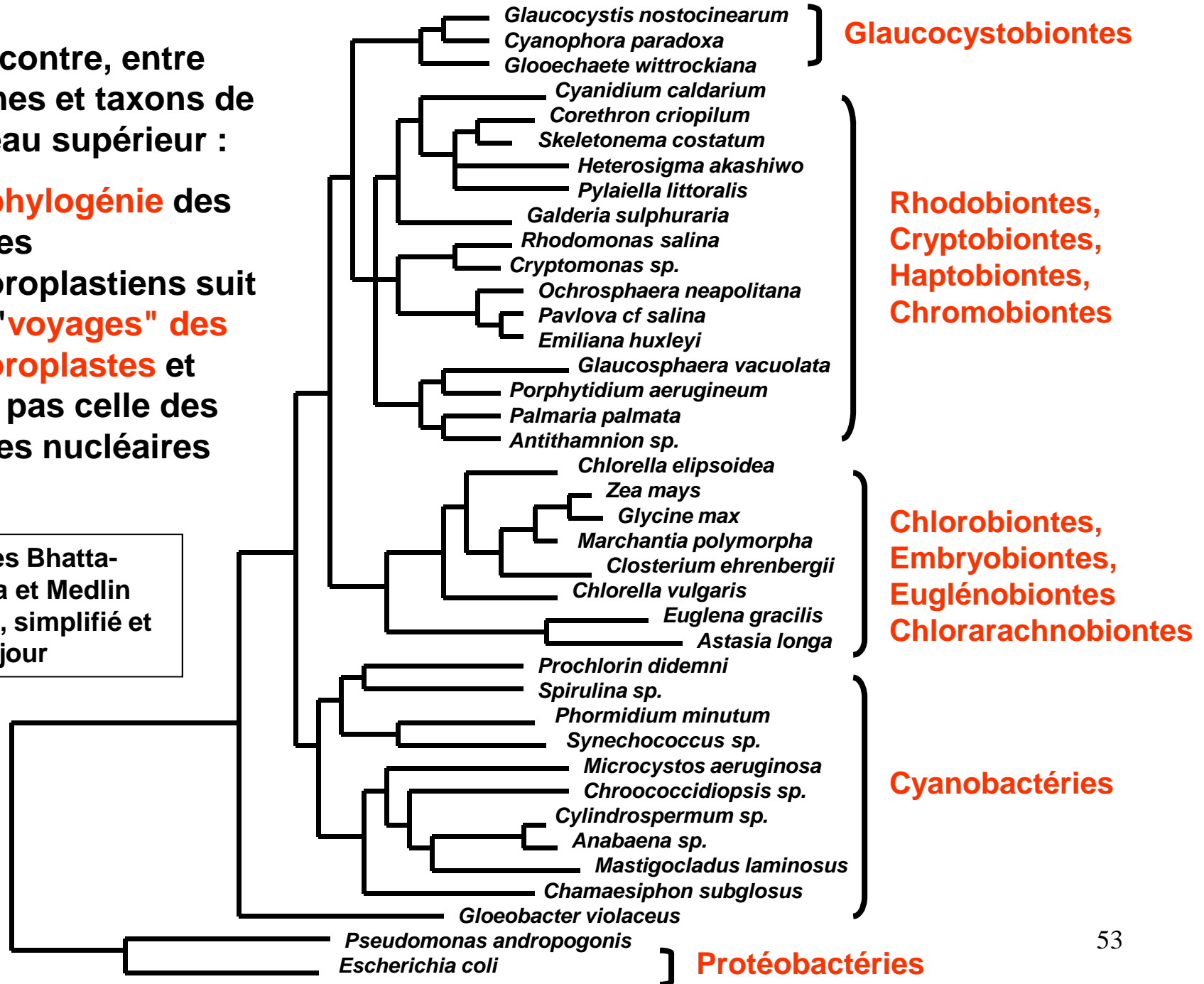
D'après Ané et al., 2005. *Mol. Biol. Evol.*, 22 (4) :914-924.



Par contre, entre règnes et taxons de niveau supérieur :

La **phylogénie** des gènes chloroplastiens suit les "**voyages**" des **chloroplastes** et non pas celle des gènes nucléaires

D'après Bhattacharya et Medlin (1995), simplifié et mis à jour



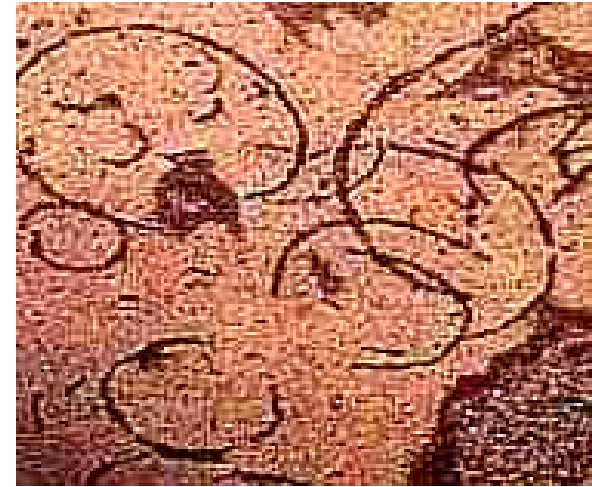
1. Introduction
2. L'arbre du vivant
3. Les grandes étapes de l'histoire de la vie
 - 3.1. L'origine de la vie
 - 3.2. Procaryotes et Eucaryotes
 - 3.3. L'origine des Eucaryotes
 - 3.4. L'évolution des Eucaryotes

Premiers Eucaryotes ?

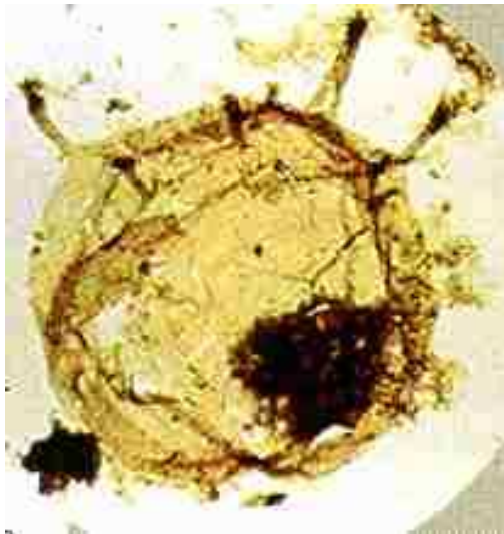
→ (2 700) 2 600 (2 500) Ma ?

Proxy : stéranes C 26-C 30

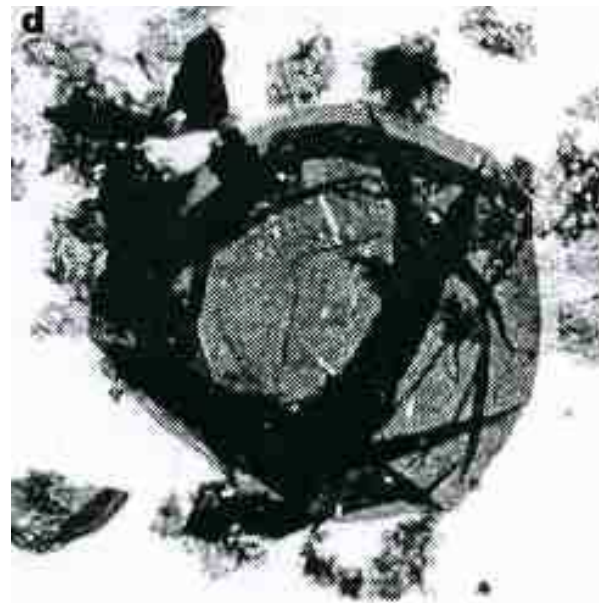
→ Premiers fossiles ?



Grypania spiralis (2 400 Ma) :
fossile d'Eucaryote ?



1 500 Ma : *Tappania plana*. Eucaryote unicellulaire ?



1 500 Ma : *Valeiria lophostriata*
(Formation de Roper, Australie du Nord). Eucaryote unicellulaire

D'après Javaux et al. (2001, 2003)

Des expansions qui supposent l'existence du cytosquelette

***Grypania spiralis* : Eucaryote pluricellulaire ? (Han et Runnegar, 1992)**

Cyanobactérie pluricellulaire ? (Cavalier-Smith, 2002)

2.1 Ga



Photo James St John

Grypania spiralis

Montana (USA), Inde, Chine

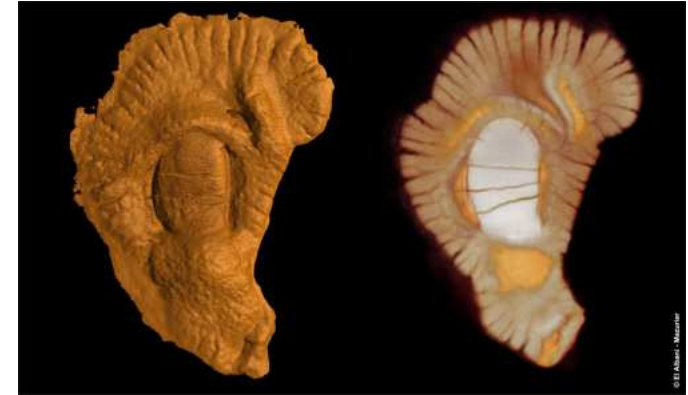
Coenocytique ? Pluricellulaire ?

Forme de spaghetti, jusqu'à 50 cm de longueur



**Photo Bruce Runnegar
(Los Angeles)**

Bactéries coloniales ? Ou Eucaryotes pluricellulaires ?



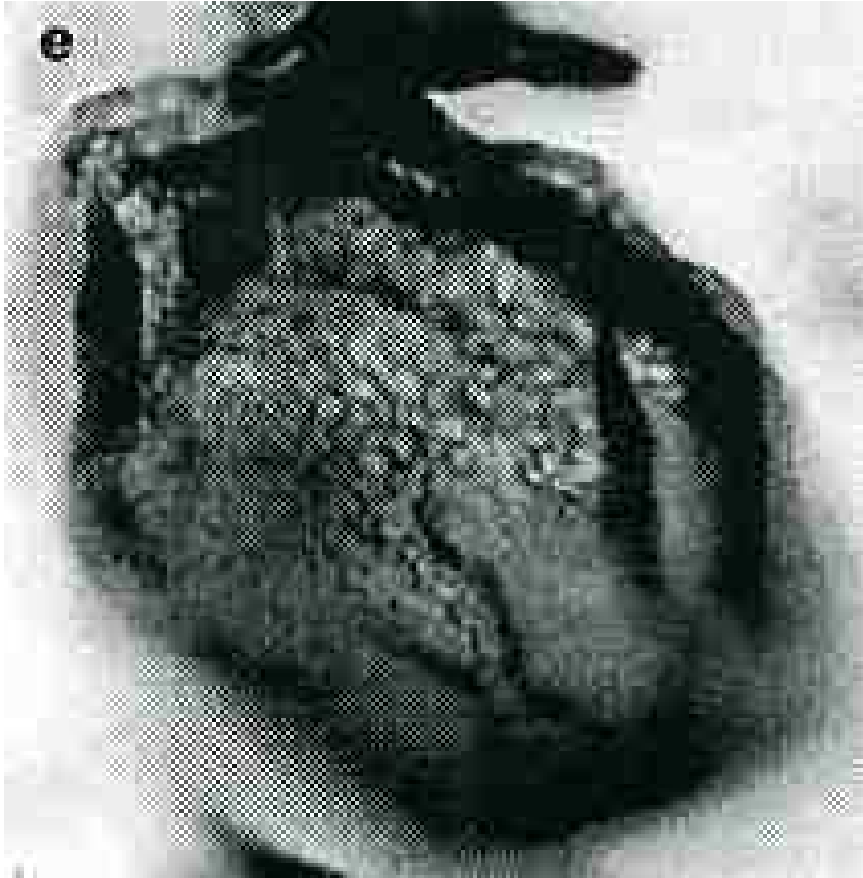
Franceville (Gabon)

2 100 Ma

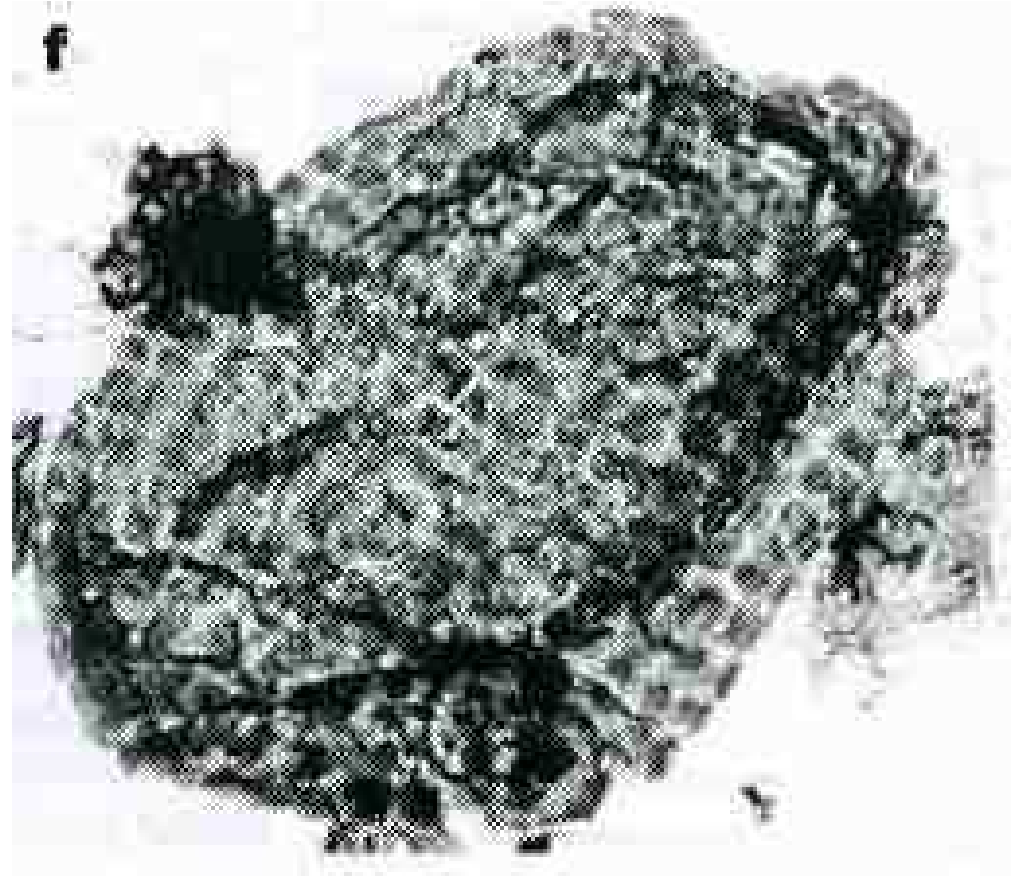
Jusqu'à 12 cm de diamètre

20-30 m de profondeur

El Albani *et al.*, 2010.
Nature, 466 : 100-104



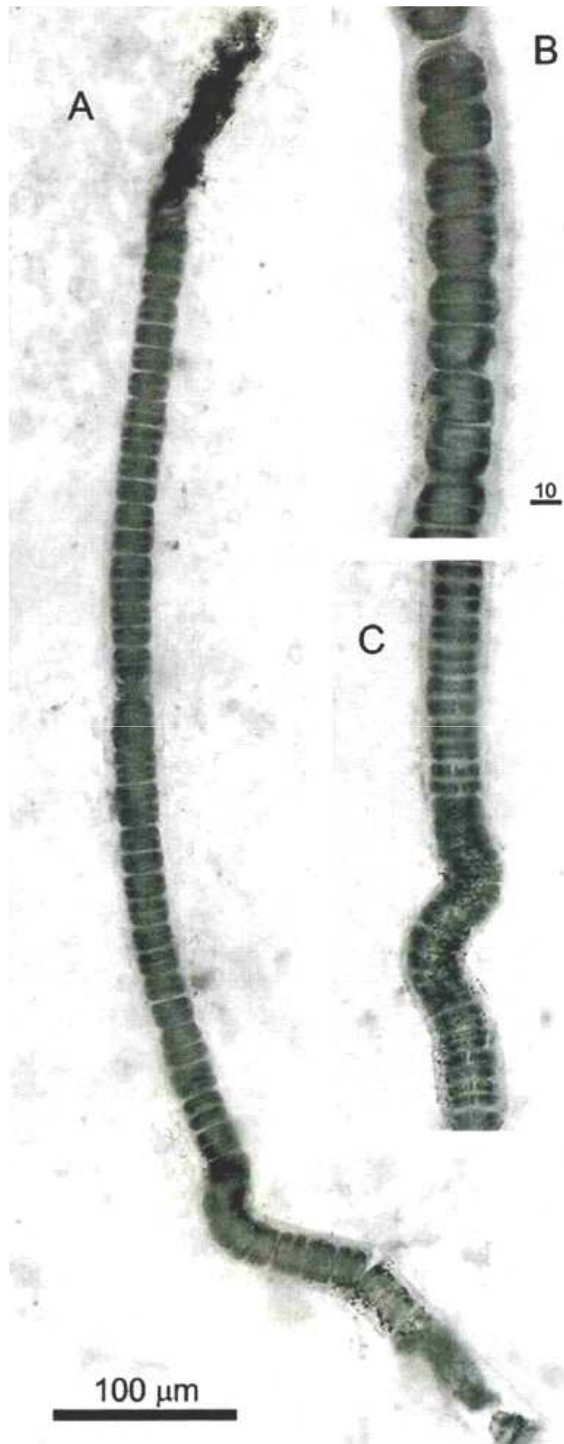
Dictyosphaera sp. (1 500 Ma).
Formation de Roper,
Australie du Nord



Satka favosa (1 500 Ga). L'aspect
fragmenté est dû à la paroi cellulaire.
Formation de Roper, Australie du Nord

Premiers Eucaryotes

D'après
Javaux et al.
(2001, 2003)



Bangia pubescens
**(Bangiophycées,
Rhodobiontes)**

Arctique canadien, 1.2 Ga

Eucaryote indiscutable

Indices crédibles de sexualité

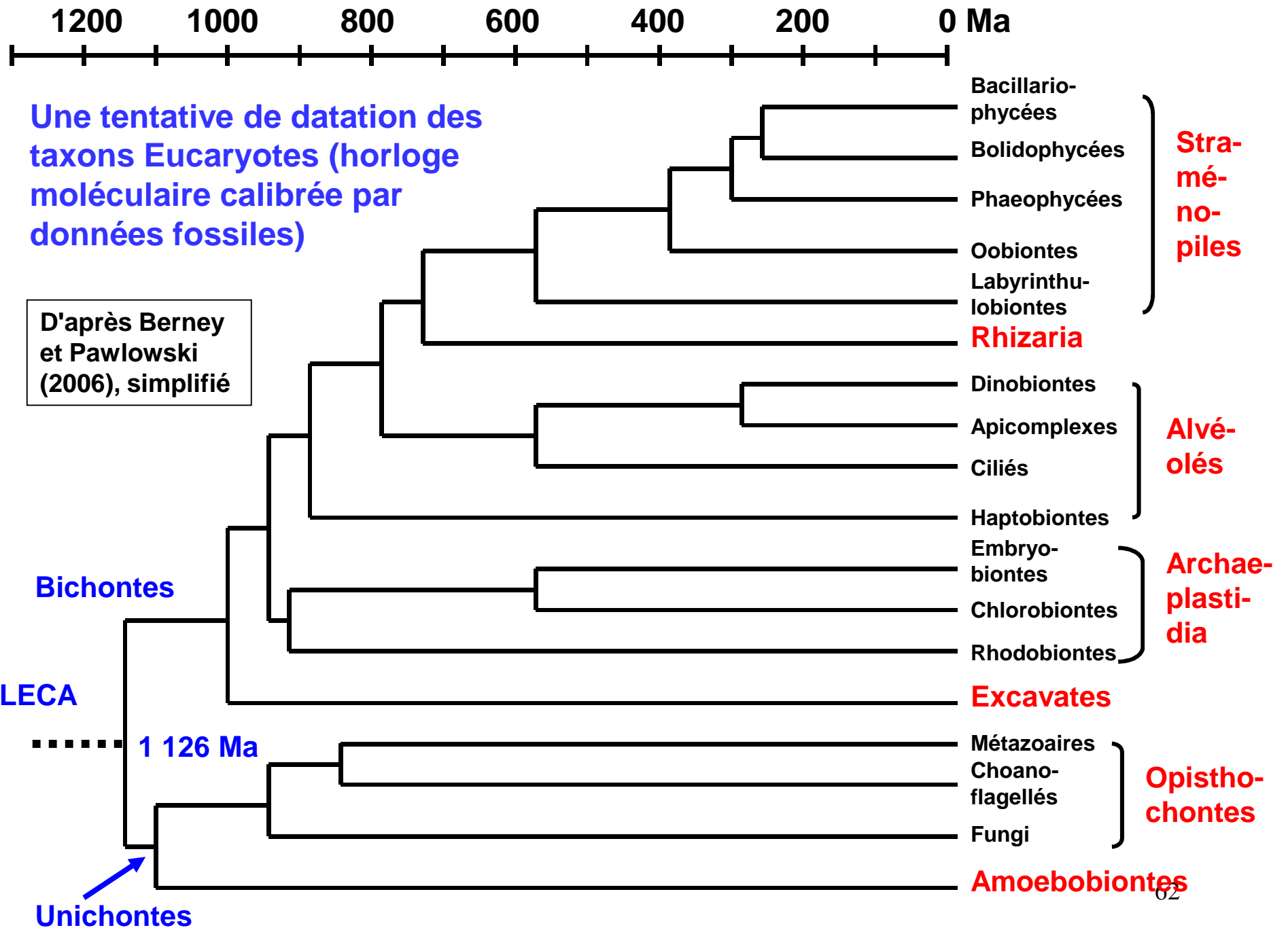
D'après Butterfield (2000)



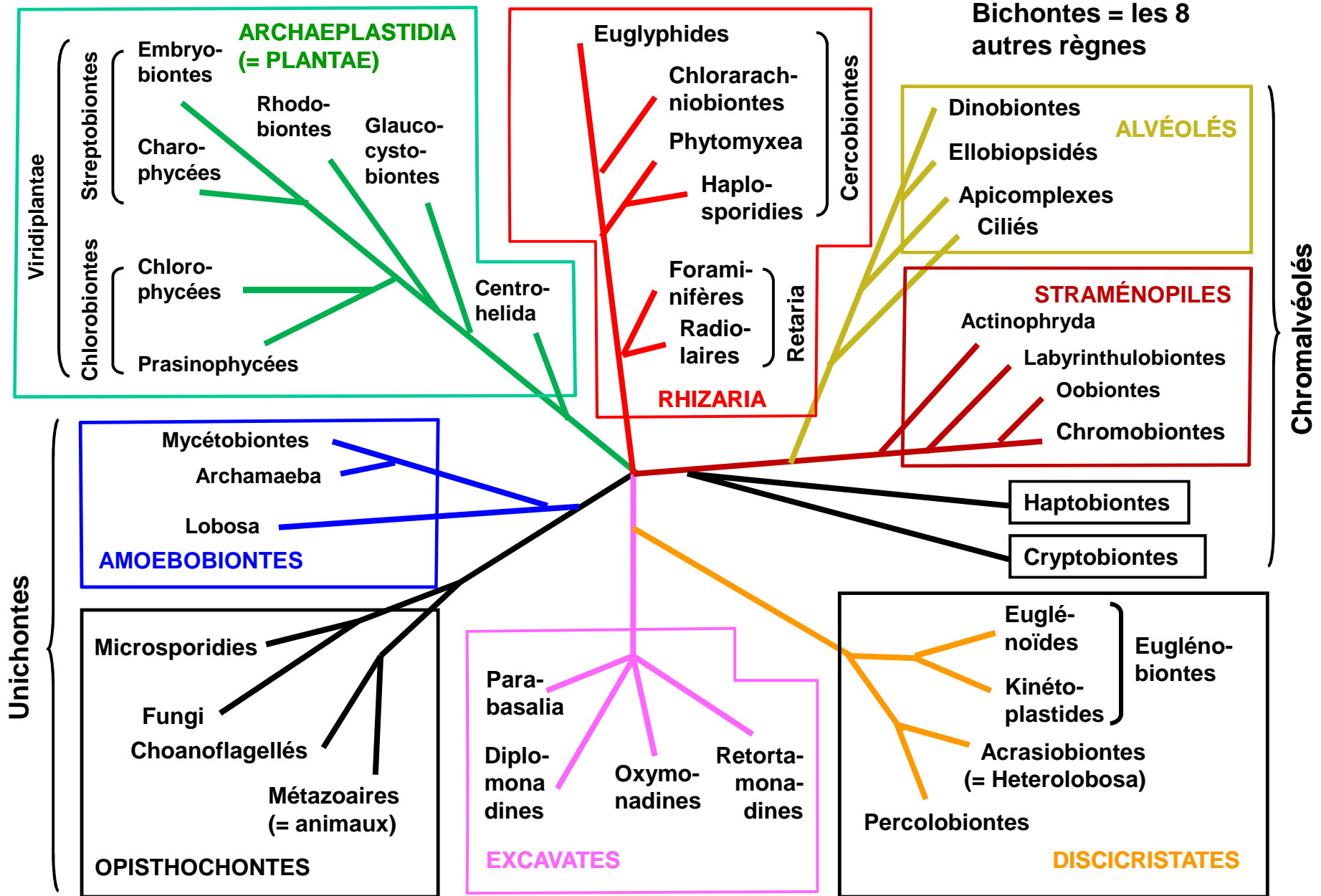
**Un fossile d'Eucaryote
photosynthétique daté de 1 000
Ma (Indes) : *Tawuia dalensis***

**Chlorobionte ? Straménopile
photosynthétique ?
(Chromobionte Xanthophycée)**

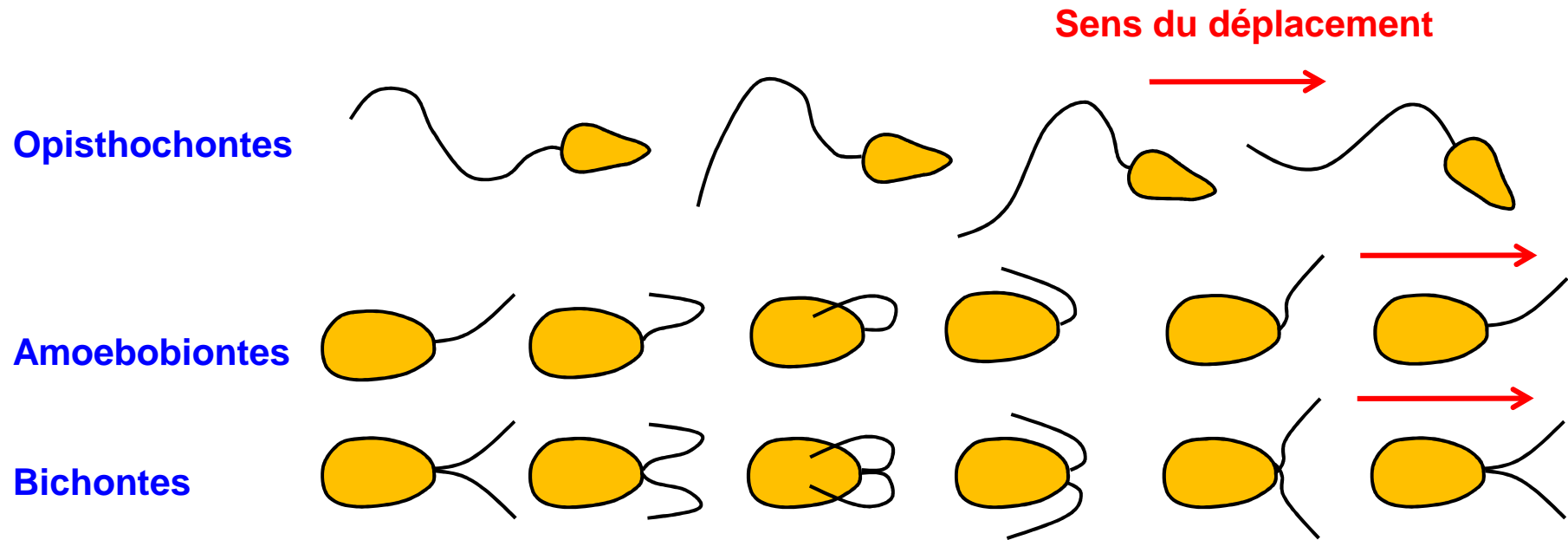
D'après Kumar (2001)



Unichontes et Bichontes



L'appareil cinétique

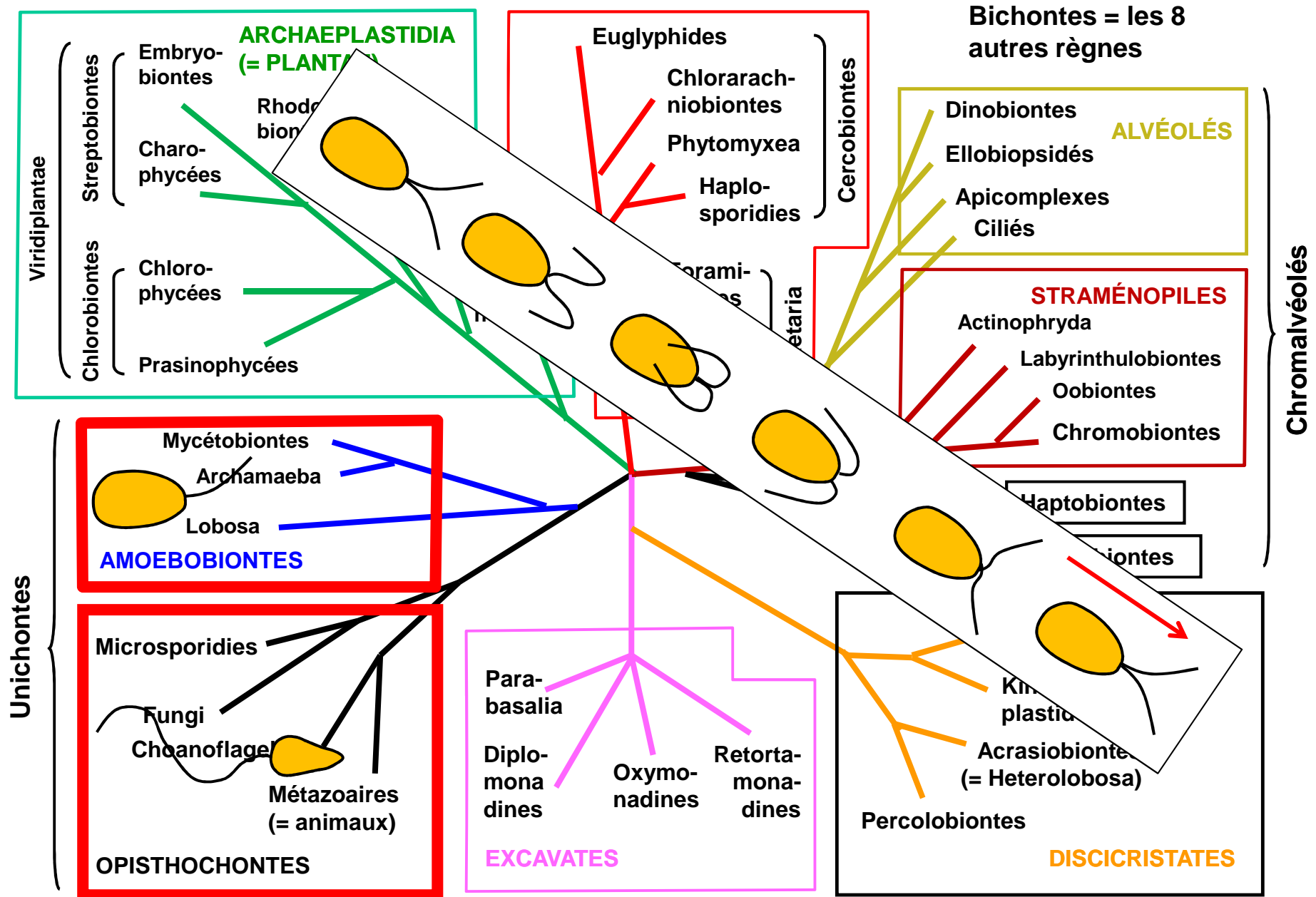


Opisthochontes + Amoebobiontes = Unichontes

**A noter : appareil cinétique perdu
secondairement chez les Rhodobiontes, les
Microsporidies et une grande partie des Fungi**

D'après Lecointre et
Le Guyader (2006).
Modifié et complété

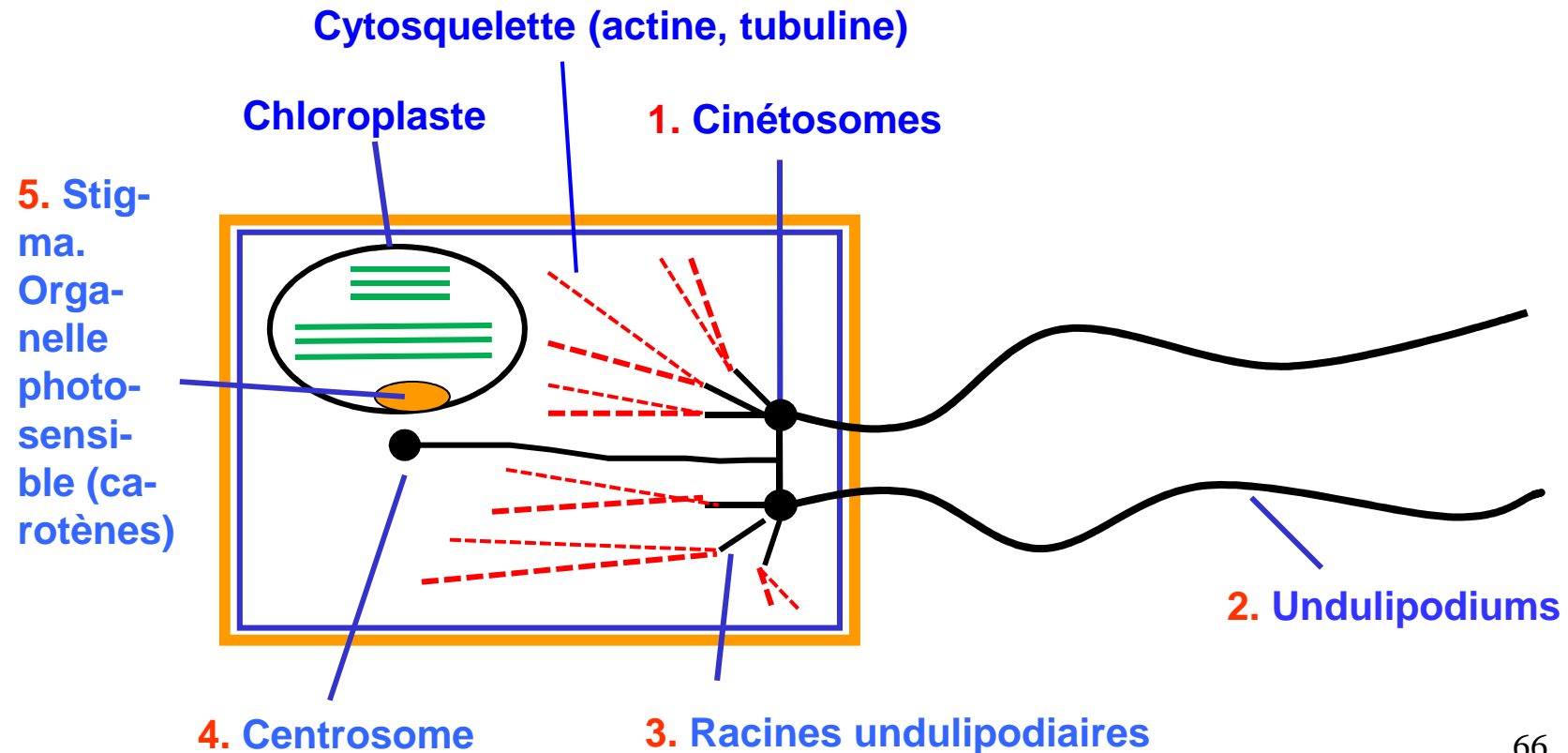
L'appareil cinétique : 3 cas



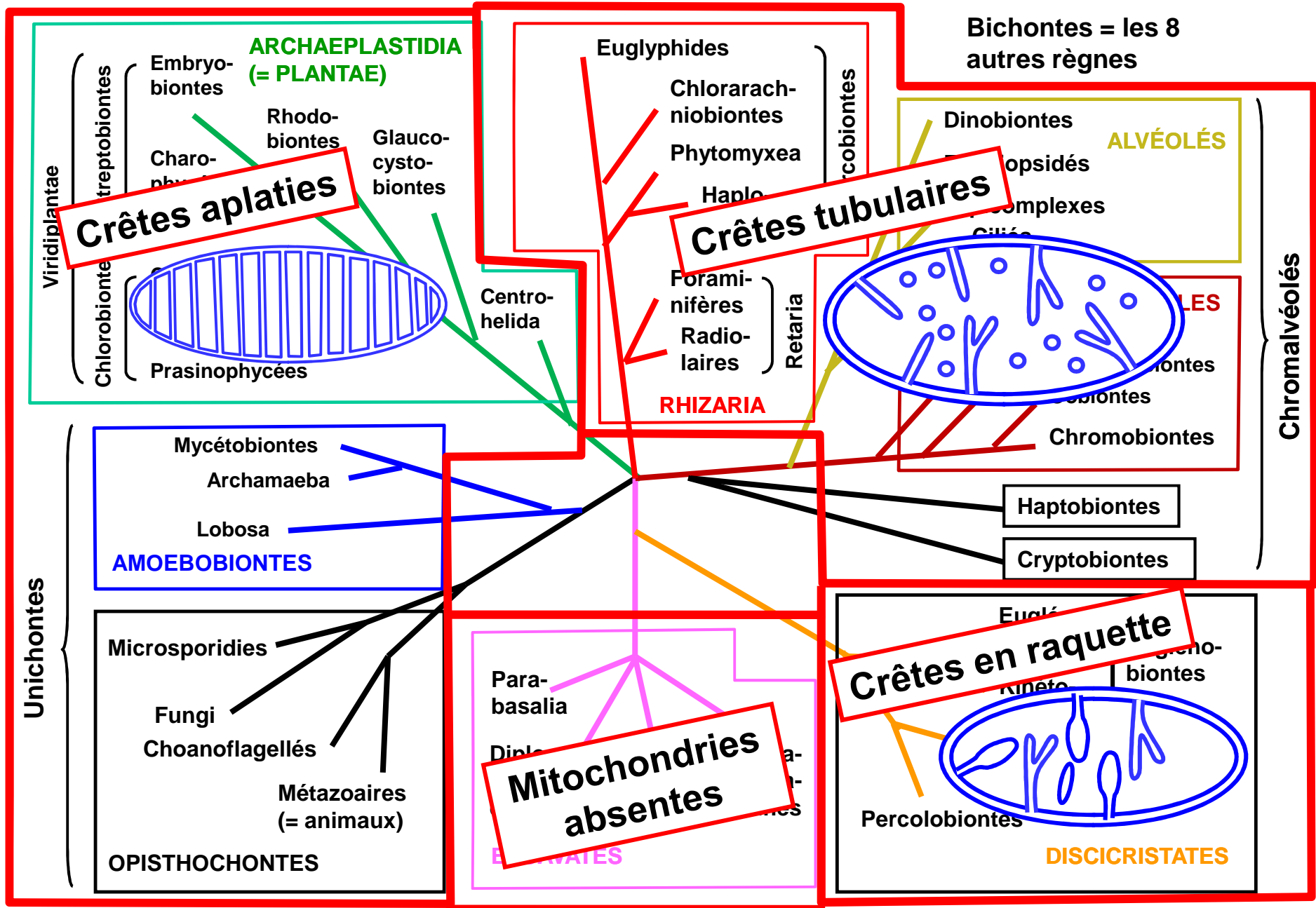
L'appareil cinétique tient une grande place dans la taxonomie des Eucaryotes

Caractères ancestraux (= caractères partagés)

Comporte **5 parties** (dont certaines peuvent être absentes) :



Unichontes et Bichontes



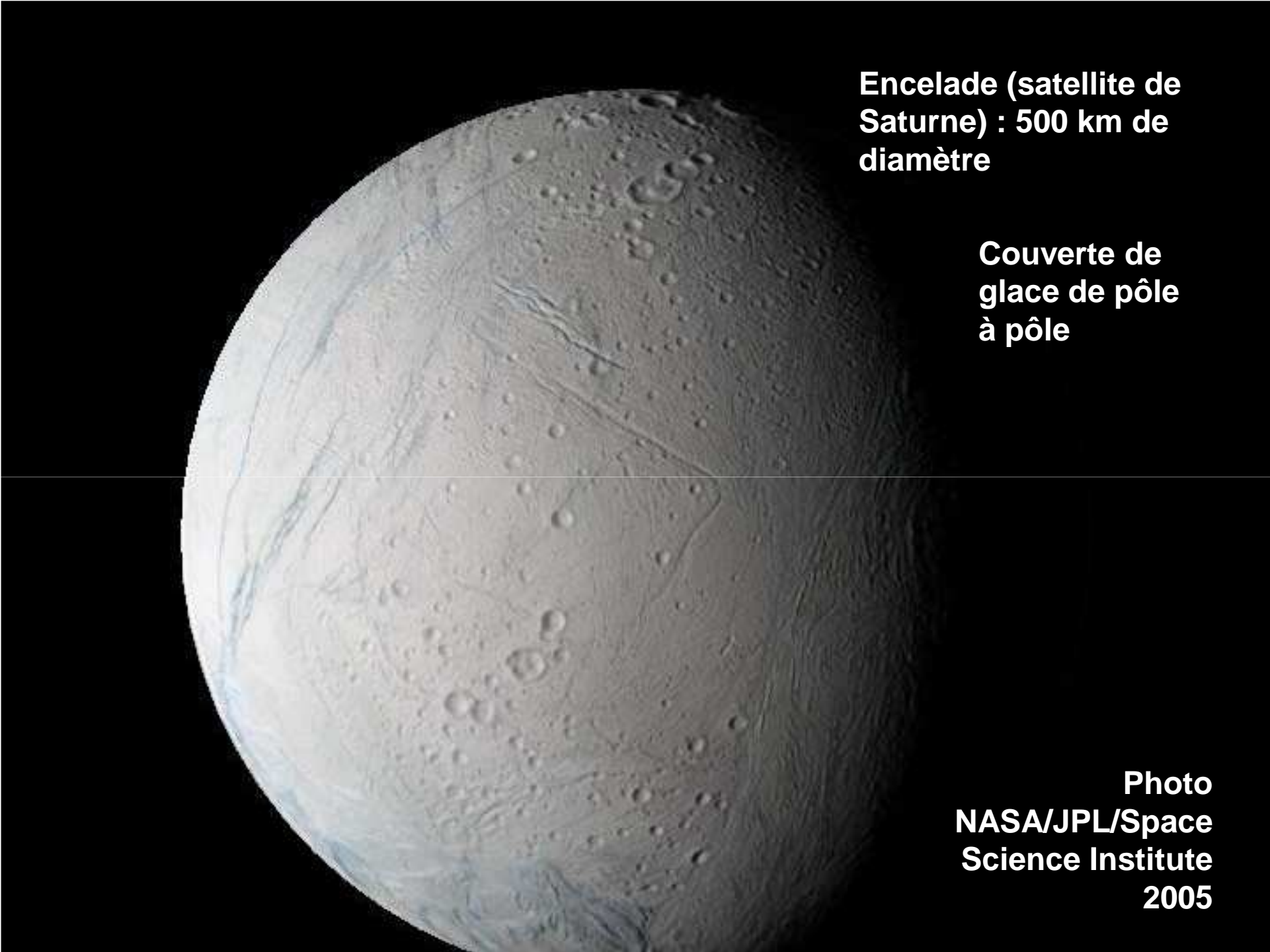
Des crises



800-600 Ma : les glaciations les plus spectaculaires que la Terre ait connu, les glaciations cryogéniques : la **Snowball Earth Crisis**). La Terre est plus ou moins glacée de pôle à pôle

Il en résulte sans doute des extinctions massives d'espèces

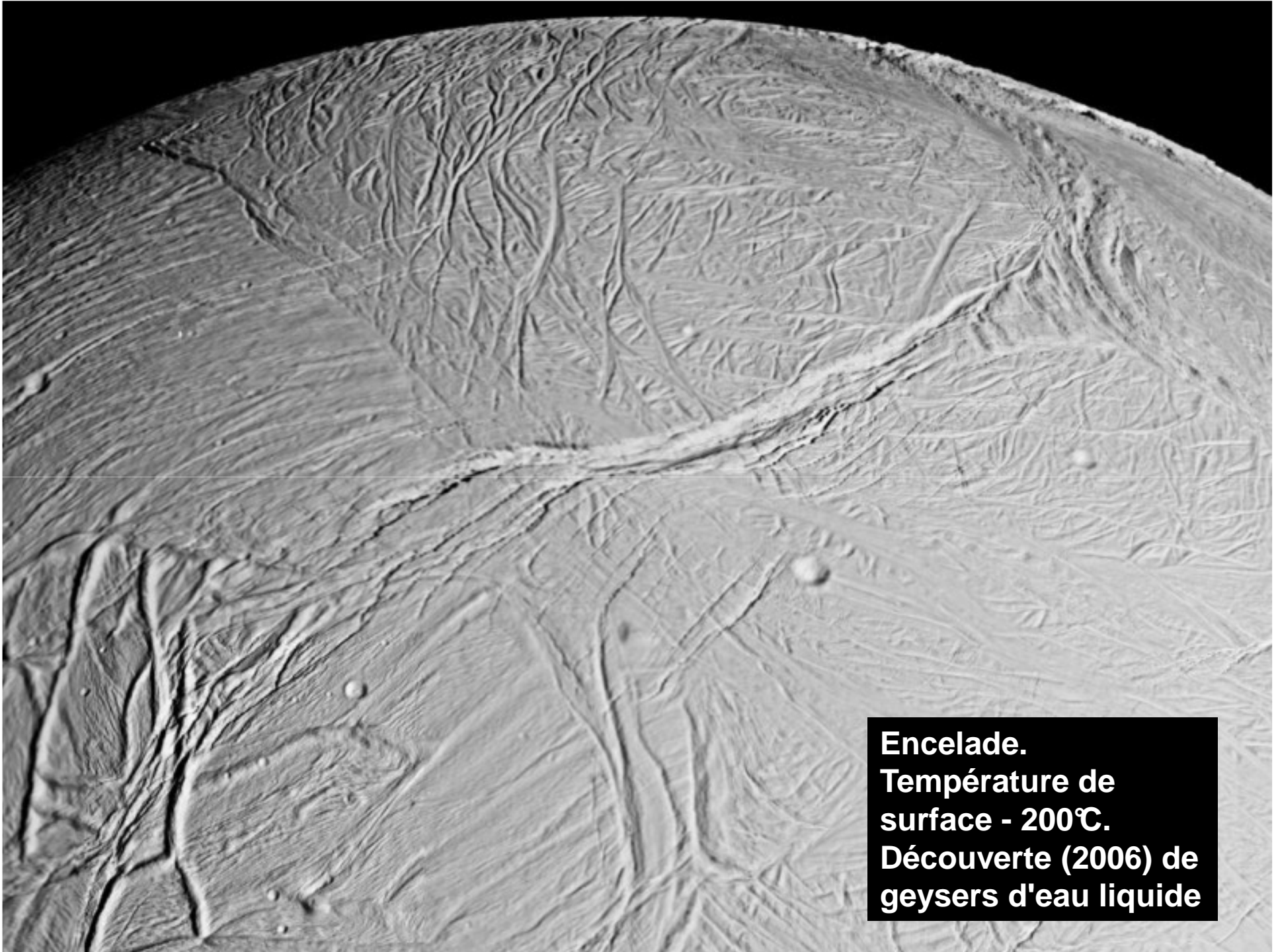
Zimmer (2001
et Cavalier-
Smith (2002)



**Encelade (satellite de
Saturne) : 500 km de
diamètre**

**Couverte de
glace de pôle
à pôle**

**Photo
NASA/JPL/Space
Science Institute
2005**

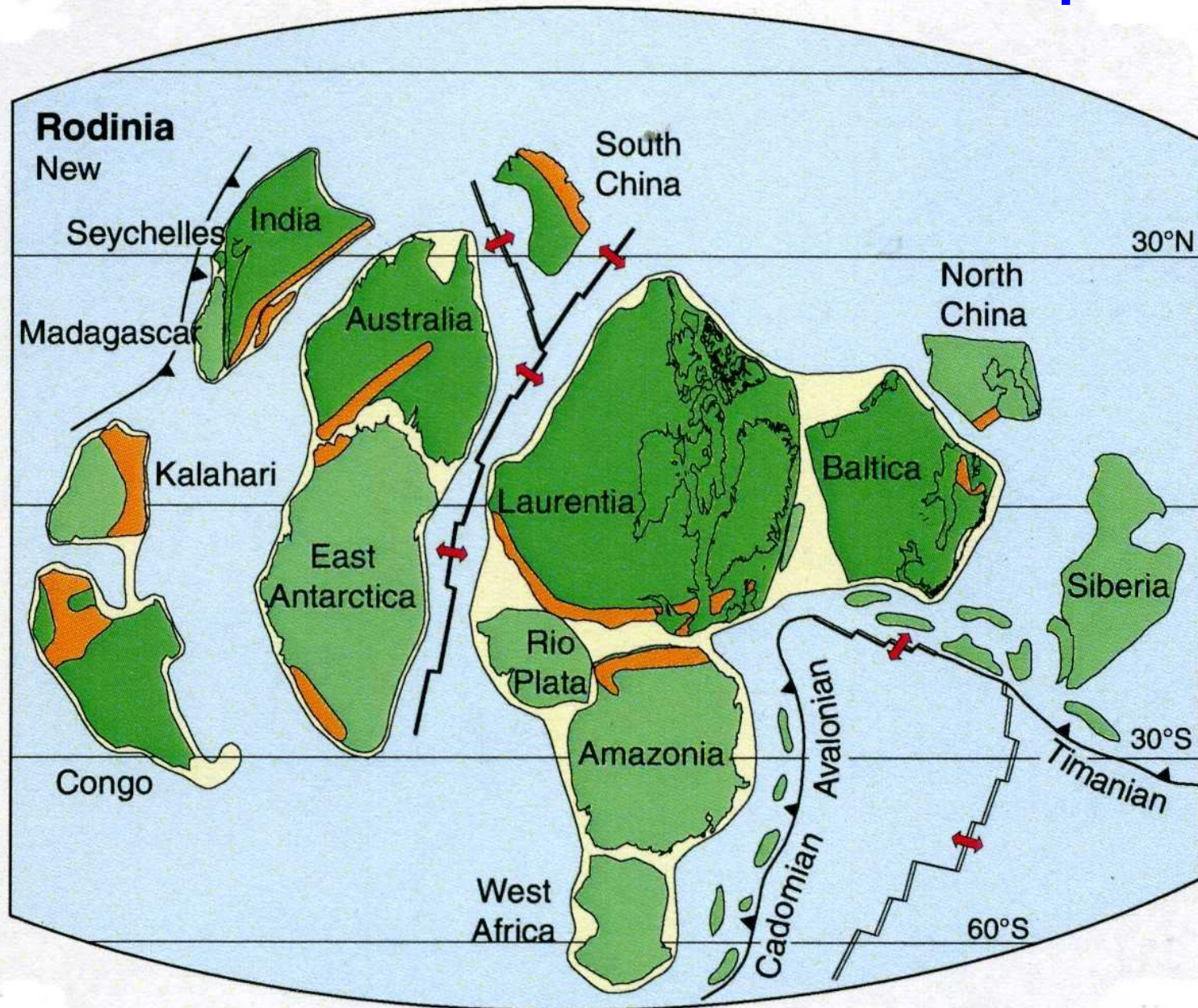


**Encelade.
Température de
surface - 200°C.
Découverte (2006) de
geysers d'eau liquide**

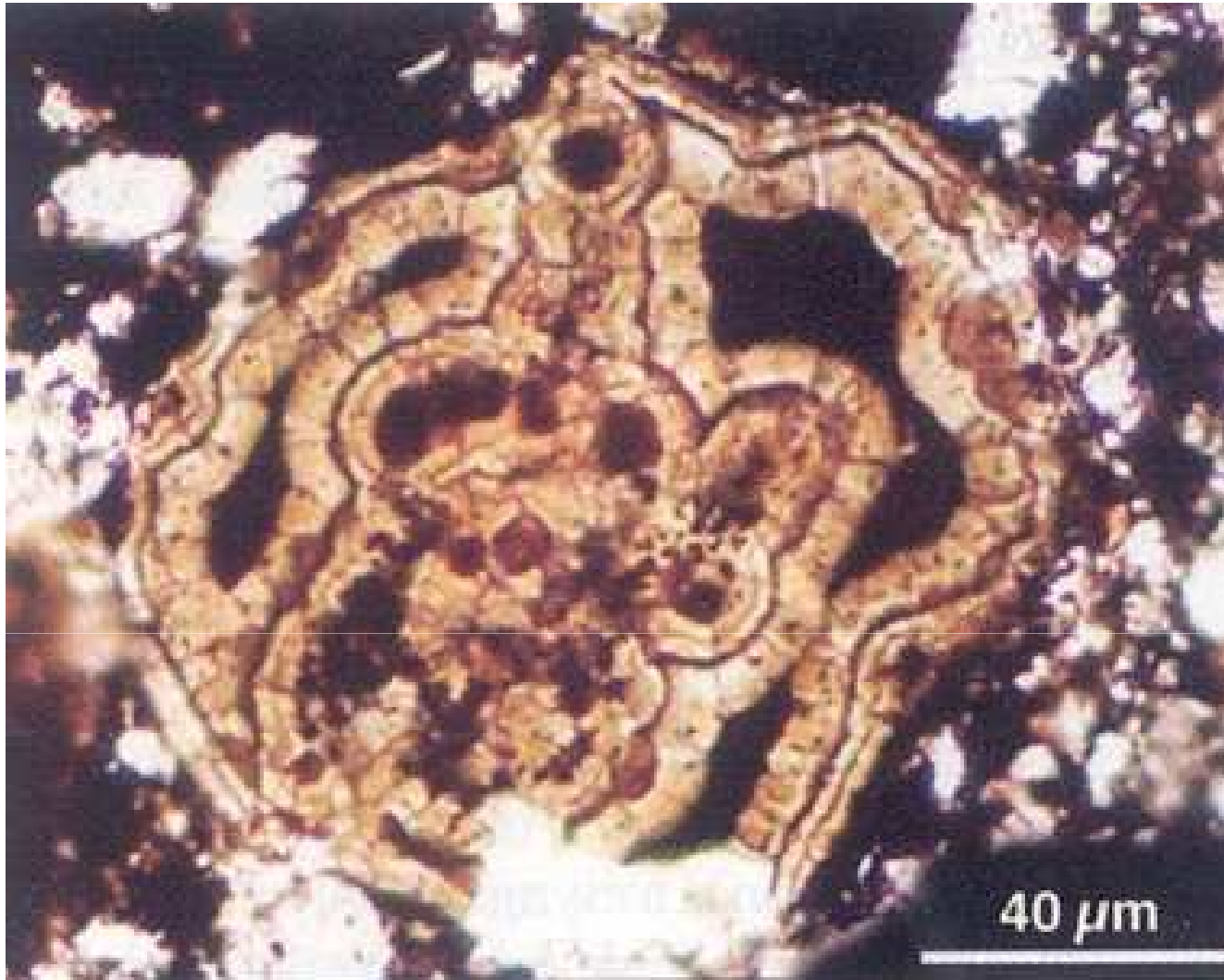


**Il y a 850 Ma :
début de
l'éclatement de
la Rodinia**

Le super-continent Rodinia éclate



D'après Burke,
2007. *Science*.
318 : 1385.



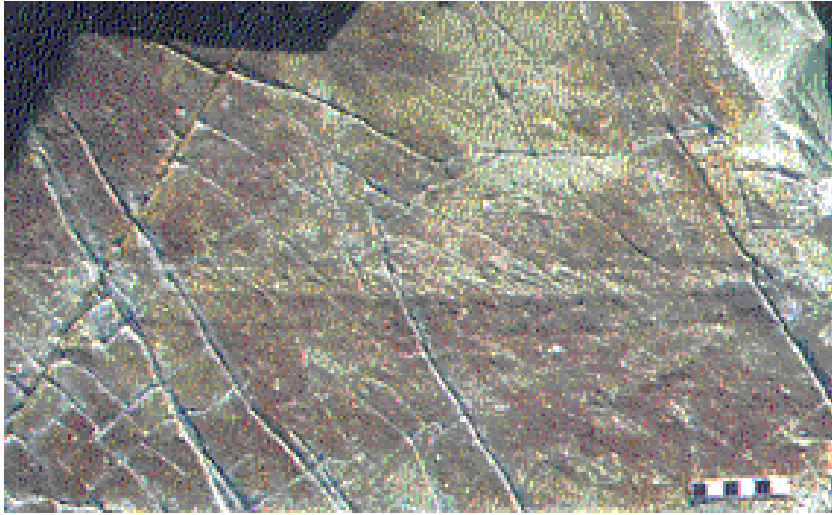
Le plus ancien Bilateria ?

Posséderait un coelome (cavité corporelle), une bouche, un tube digestif, etc.

Ou bien :
structure minérale ?
Il y a débat

***Vernanimalcula guizhouena*, dans la formation de Doushantuo (Sud-Ouest de la Chine). 580-600 Ma**

D'après Chen
et al. 2004, in
Stokstad, 2004

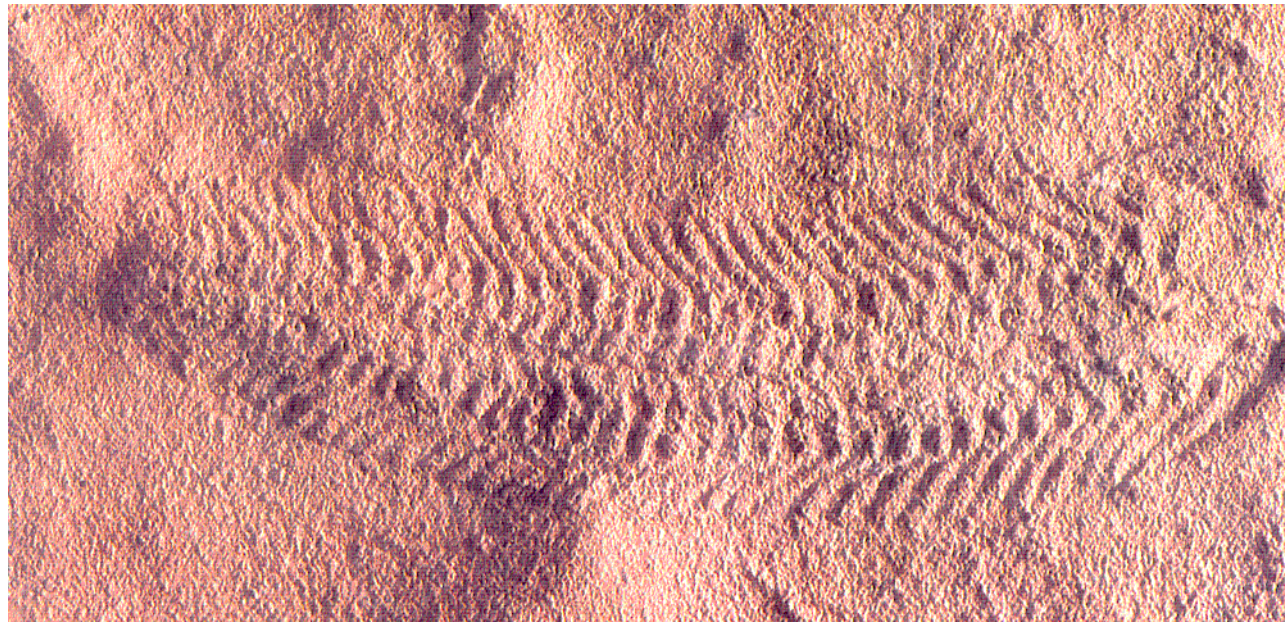
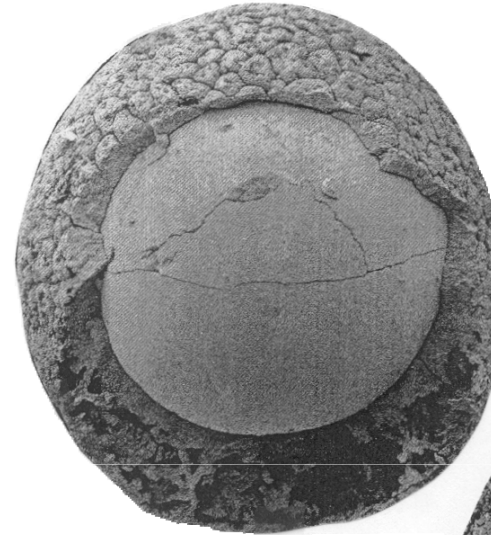


Charnia wardi

Faune d'Ediacara (590-555 Ma), Sud de l'Australie

Spriggina floundersi : un des ancêtres des Arthropodes ?

Presque immédiatement après la fin de cette glaciation, se produit l'"explosion" des **Métazoaires**



Les premiers embryons de Métazoaires.
Doushantuo (Chine)



Un **rangéomorphe** de la faune d'Ediacara de Terre Neuve (Canada). 575-560 Ma

Ne correspond à aucun plan d'organisation actuel chez les Métazoaires

Narbonne (2004)

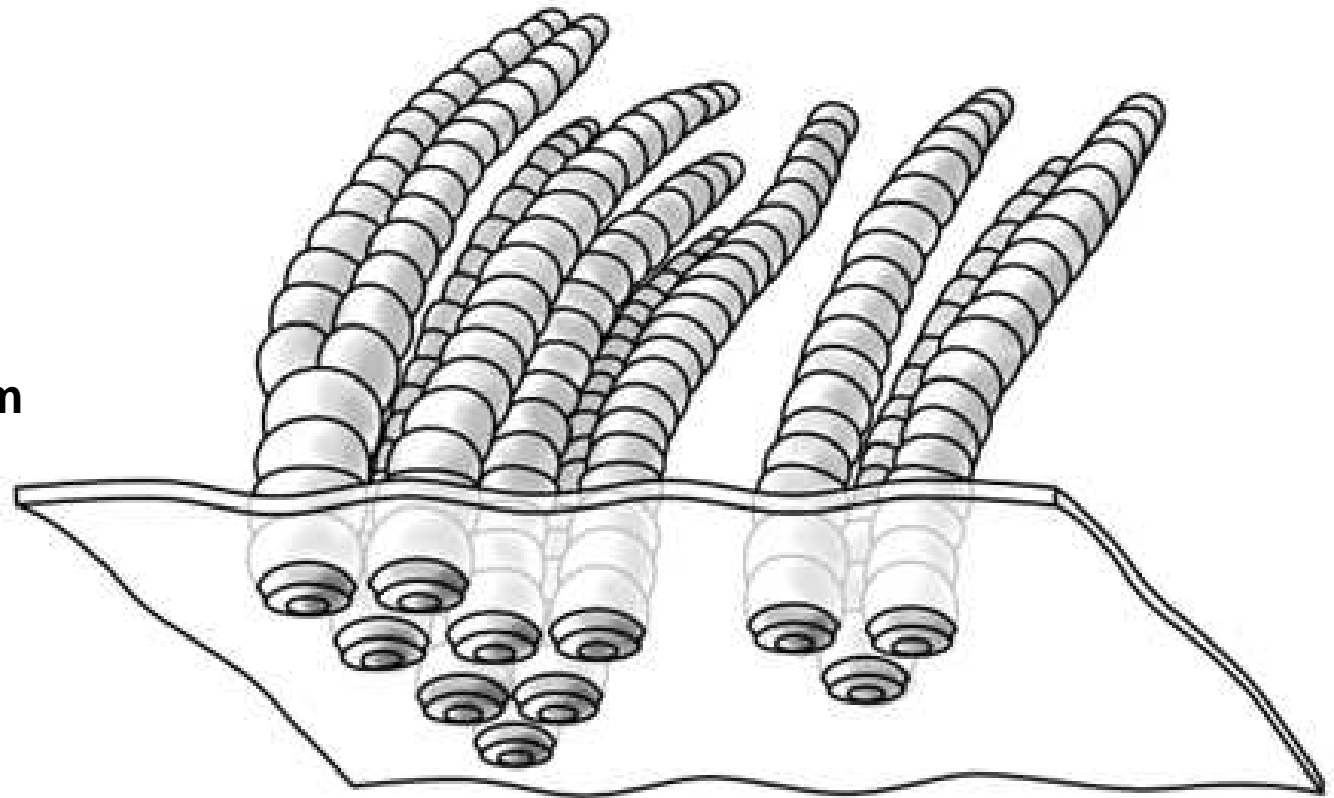
Faune d'Ediacara

Flinders Ranges (Sud Australie) :

Funisia dorothea

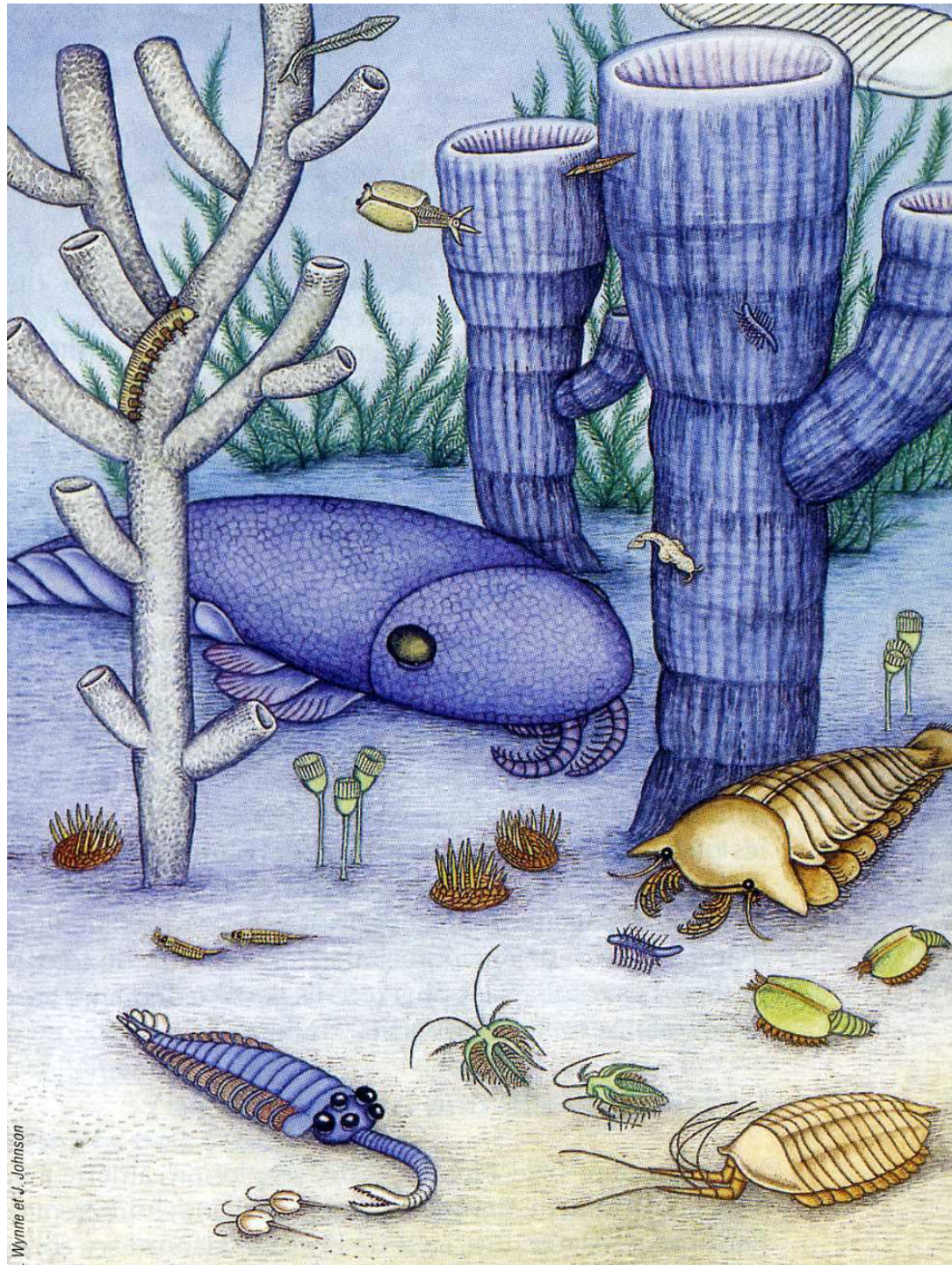


2 cm



Ancêtre des
Cnidaire ?

D'après Droser et Gehling, 2008.
Science, 319 : 1660-1662

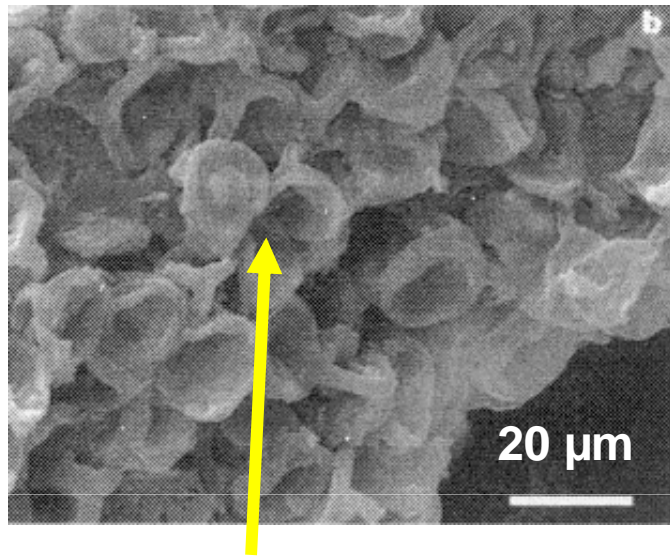


La 'faune de Burgess'

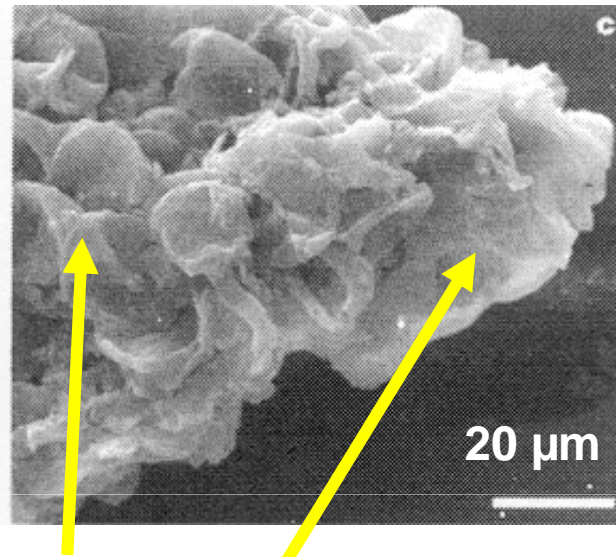
(Cambrien, ère primaire, environ 520 Ma)

D'après Wynne et Johnson *in* Janvier (2002)

Les premières traces de la conquête des continents : Marchantiophytes (Embryobiontes) (Ordovicien, 475 Ma)

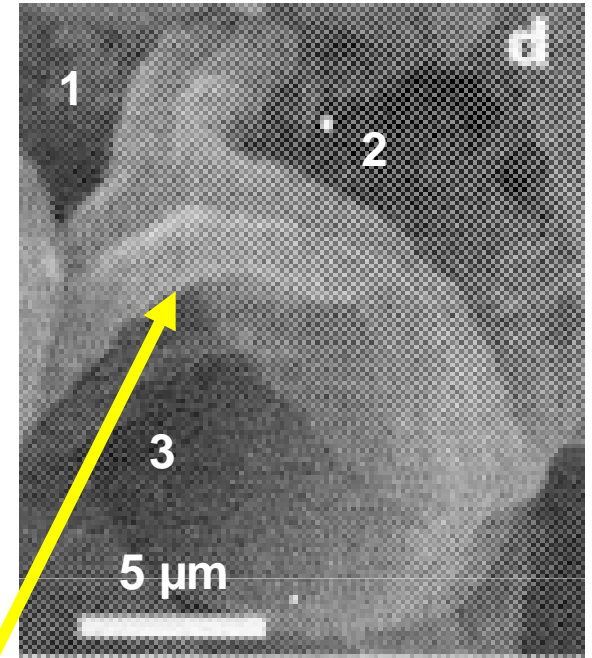


Tétrades de spores

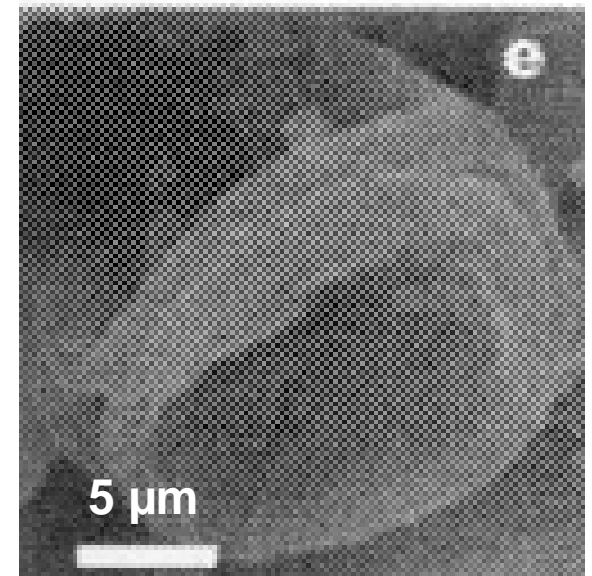


Tétrades de spores

Enveloppe du sporange



Trois spores (1, 2, 3)



D'après Wellman *et al.* (2003). Fragments of the earliest land plants. *Nature*, 425 : 282-285

Les Big-Bangs biologiques

Premier Big-Bang : l'apparition de la vie, vers **3 850-3 500 Ma**. Elle est rapide. Noter qu'il y a plus de différences entre de la matière organique et LUCA qu'entre LUCA et l'Homme

Deuxième Big-Bang : L'apparition des Cyanobactéries (et sans doute des Eucaryotes), vers **2 700-2 400 Ma**. De l'oxygène libre est produit. La Vie commence à influencer sur la composition de l'atmosphère et la nature des roches

Troisième Big-Bang : L'explosion des Métazoaires, vers **850-500 Ma**

Entre ces Big-Bangs, d'interminables périodes de **stase** : la vie "ronronne", évolue peu (?)

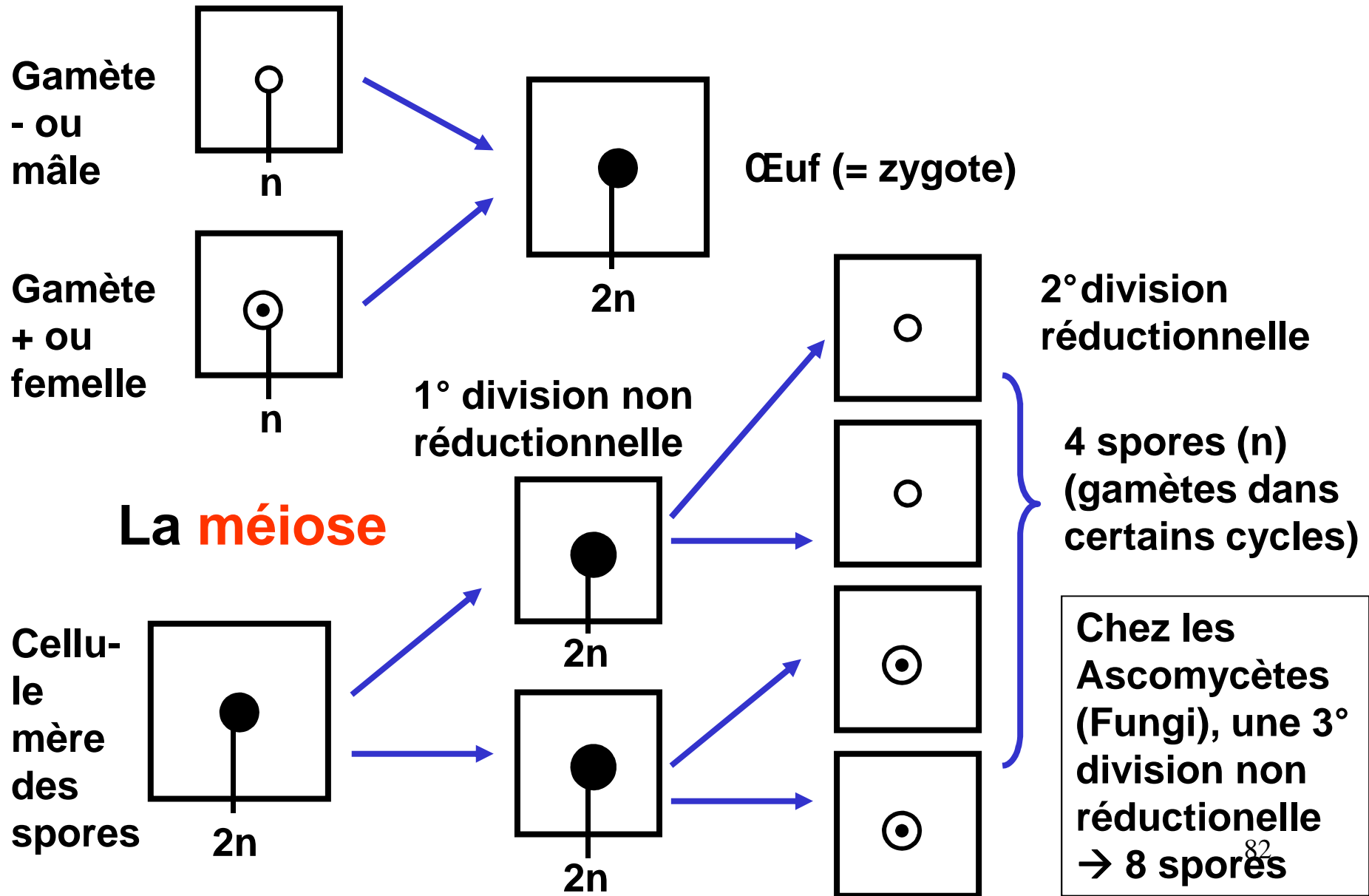
1. Introduction
2. L'arbre du vivant
3. Les grandes étapes de l'histoire de la vie
 - 3.1. L'origine de la vie
 - 3.2. Procaryotes et Eucaryotes
 - 3.3. L'origine des Eucaryotes
 - 3.4. L'évolution des Eucaryotes
4. **Le biocycle des Eucaryotes**

Le biocycle (cycle biologique d'une espèce) = la succession dans le temps des **phases et des **génération**s**

Le biocycle est ponctué par :

- la **gamie** (fusion des gamètes : $n + n \rightarrow 2n$)
- et la **méiose** (réduction chromatique : $2n \rightarrow n$)

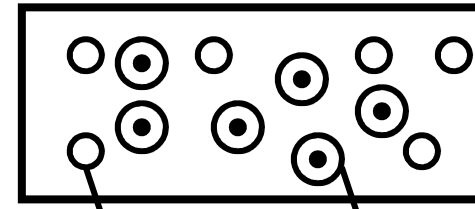
La **gamie** (= fusion des gamètes)



Phases

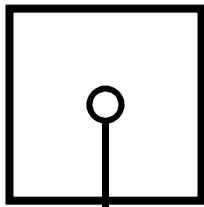
Caractérisées par le nombre (et l'organisation) des stocks de **chromosomes** (dans le noyau)

Quatre types de phases : **n** (haploïde), **2n** (diploïde) ou **n+n** (micthaploïde ou dicaryotique)



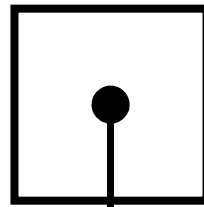
n (- ou mâle) n (+ ou femelle)

Phase micthaploïde (micthaplophase)



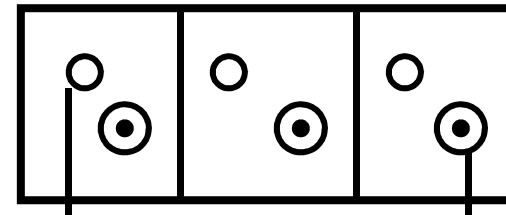
n

Phase
haploïde
(haplophase)



2n

Phase
diploïde
(diplophase)



n (- ou mâle) n (+ ou femelle)

Phase dicaryotique (dicaryophase)

Génération

Une génération commence par :

- un œuf
- une carpoconidie
- une spore
- ou une cellule-souche

Une génération se termine par :

- une carpoconidie
- une spore
- un gamète
- ou une cellule-souche

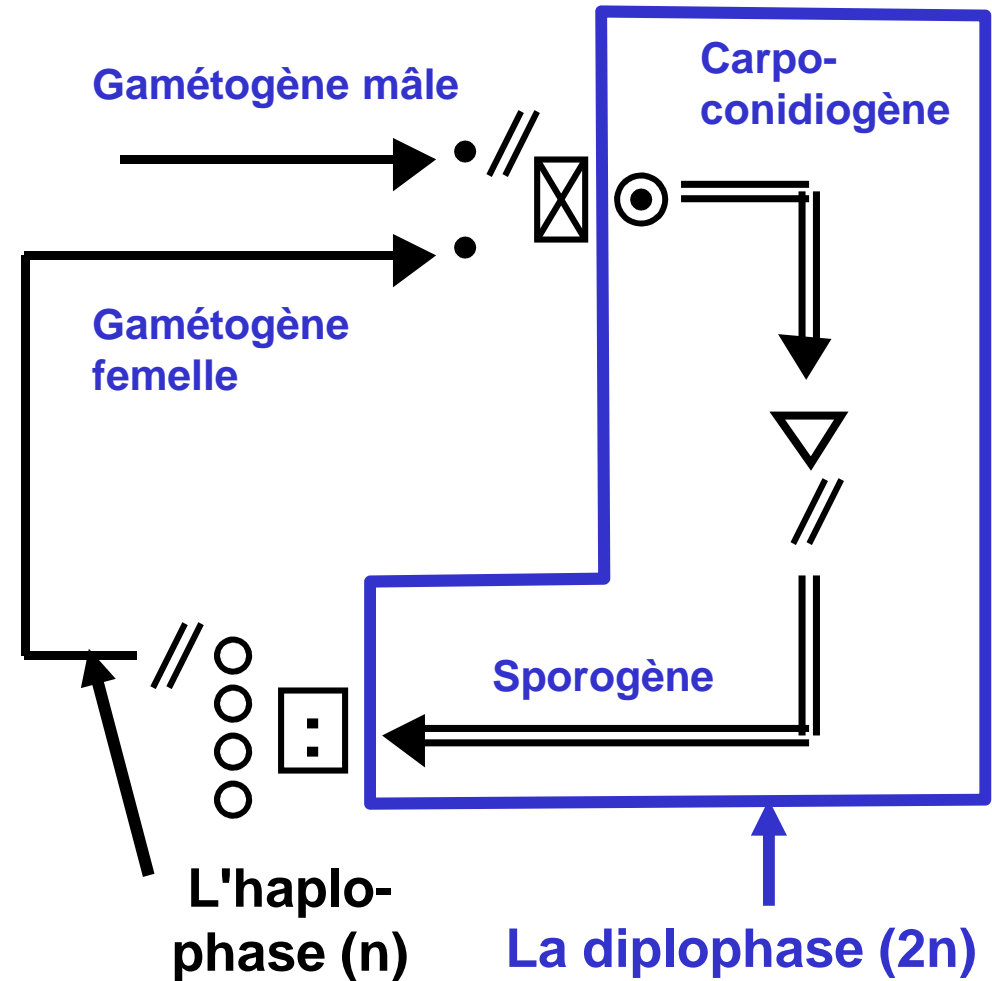
Généralement **1 à 3 générations** (mais jusqu'à 11)

Le cycle est « bouclé » quand on est revenu à la génération et phase de départ

Symboles utilisés pour schématiser les biocycles

- gamète
- ⊠ gamie (plasma- + caryogamie)
- plasmogamie
- × caryogamie
- ⊙ œuf (= zygote)
- ▽ carpoconidie △ conidie
- CS cellule-souche P propagule
- ⊠ (avec deux points) méiose (réduction chromatique)
- spore
- // dissémination
- haplophase (n)
- ==> diplophase (2n)
-> micthaplophase (n + n)
- ===> dicaryophase (n + n)

Exemple de biocycle (chez les Rhodobiontes)

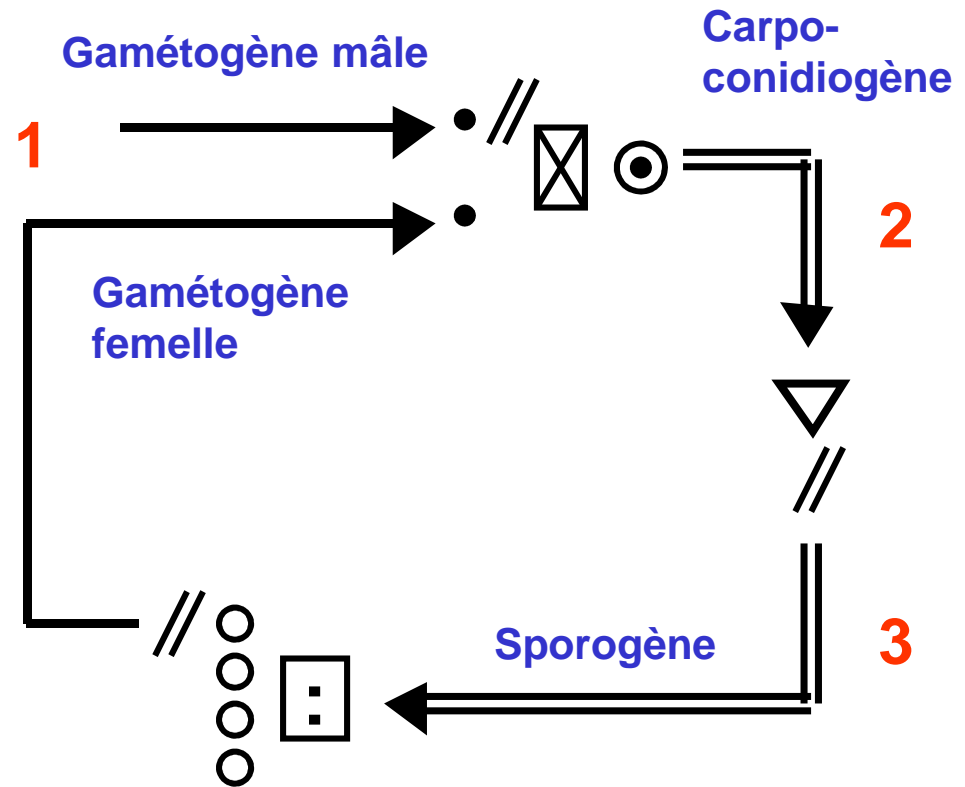


Deux phases : cycle haplo-diplo-phasique

Symboles utilisés pour schématiser les biocycles

- gamète
- ⊠ gamie (plasma- + caryogamie)
- plasmogamie
- ⋈ caryogamie
- ⊙ œuf (= zygote)
- ▽ carpoconidie △ conidie
- CS cellule-souche P propagule
- ⊠ : méiose (réduction chromatique)
- spore
- // dissémination
- haplophase (n)
- ⇒ diplophase (2n)
- ⋯→ micthaplophase (n + n)
- === dicaryophase (n + n)

Exemple de biocycle (chez les Rhodobiontes)

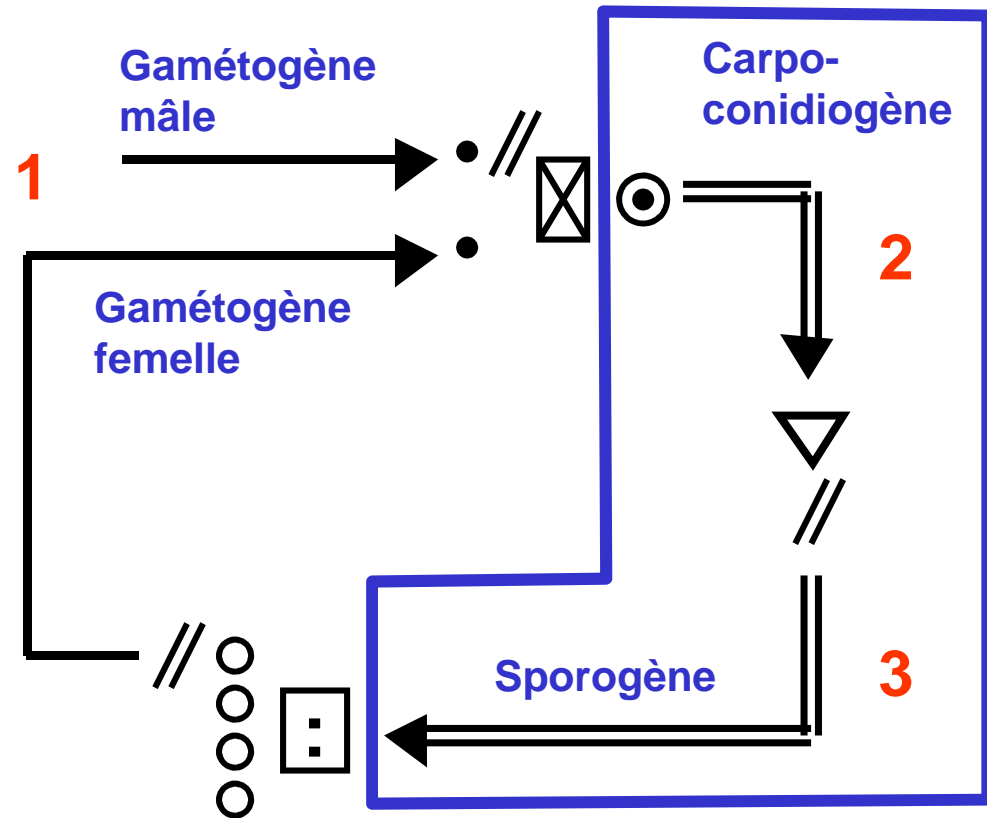


Trois générations : le gamétogène (n), le carpoconidiogène (2n) et le sporogène (2n) → **cycle trigénéétique** (à trois générations : 1, 2 et 3)

Symboles utilisés pour schématiser les biocycles

- gamète
- ⊠ gamie (plasmo- + caryogamie)
- plasmogamie
- × caryogamie
- ⊙ œuf (= zygote)
- ▽ carpoconidie △ conidie
- CS cellule-souche P propagule
- ⊠ : méiose (réduction chromatique)
- spore
- // dissémination
- haplophase (n)
- ⇒ diplophase (2n)
- ⋯→ micthaplophase (n + n)
- ===▶ dicaryophase (n + n)

Exemple de biocycle (chez les Rhodobiontes)

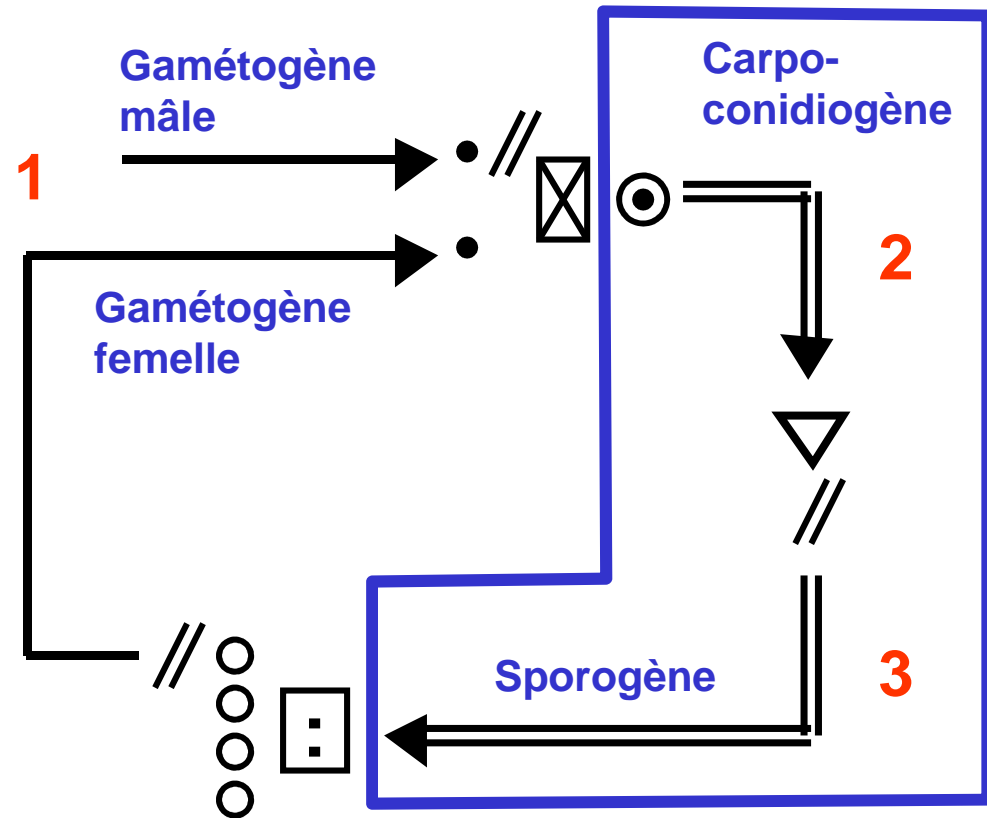


Il peut y avoir 1 à plusieurs générations dans une phase : ici 1 génération dans l'haplophase et 2 générations dans la diplophase

Symboles utilisés pour schématiser les biocycles

- gamète
- ⊠ gamie (plasma- + caryogamie)
- plasmogamie
- ⋈ caryogamie
- ⊙ œuf (= zygote)
- ▽ carpoconidie △ conidie
- CS cellule-souche P propagule
- ⊠ : méiose (réduction chromatique)
- spore
- // dissémination
- haplophase (n)
- ⇒ diplophase (2n)
- ⋯→ micthaplophase (n + n)
- === → dicaryophase (n + n)

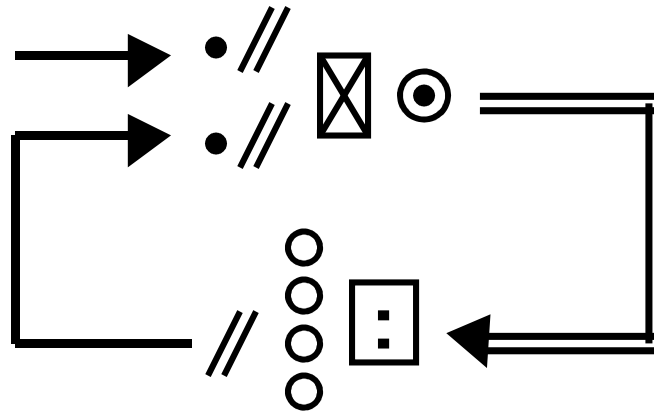
Exemple de biocycle (chez les Rhodobiontes)



Conclusion : cycle trigénétique haplo-diplo-phasique

Un exemple de biocycle à 2 générations et 2 phases

Le biocycle d'*Ulva*

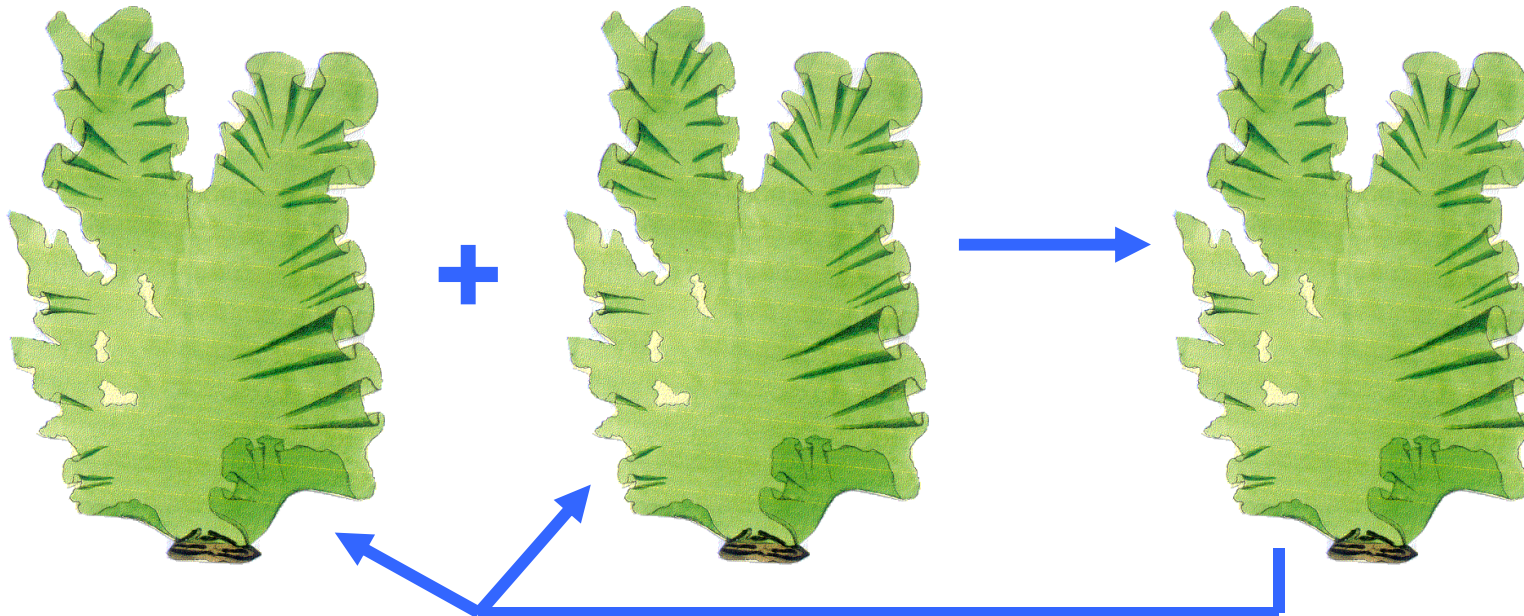


Digénétique : 2 générations (gamétogène n et sporogène 2n).
Haplo-diplo-phasique : 2 phases (haploïde et diploïde)

Gamétogène + (n)

Gamétogène - (n)

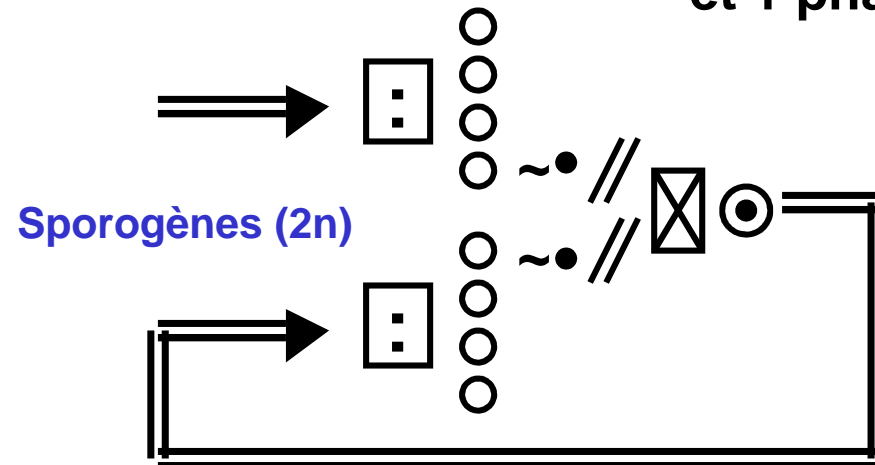
Sporogène (2n)



Symboles utilisés pour schématiser les biocycles

- gamète
- ⊠ gamie (plasma- + caryogamie)
- plasmogamie
- × caryogamie
- ⊙ œuf (= zygote)
- ▽ carpoconidie △ conidie
- CS cellule-souche P propagule
- ⊠ : méiose (réduction chromatique)
- spore ~ La spore fonctionne comme gamète
- // dissémination
- haplophase (n)
- ⇒ diplophase (2n)
- ⋯→ micthaplophase (n + n)
- ===▶ dicaryophase (n + n)

Un exemple de cycle à 1 génération et 1 phase

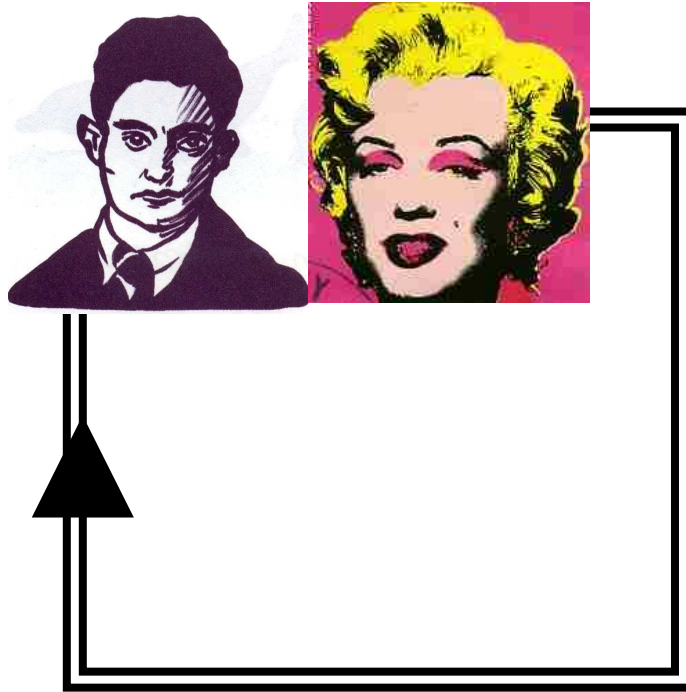


Biocycle de *Fucus* (Chromobiontes, Straménopiles)

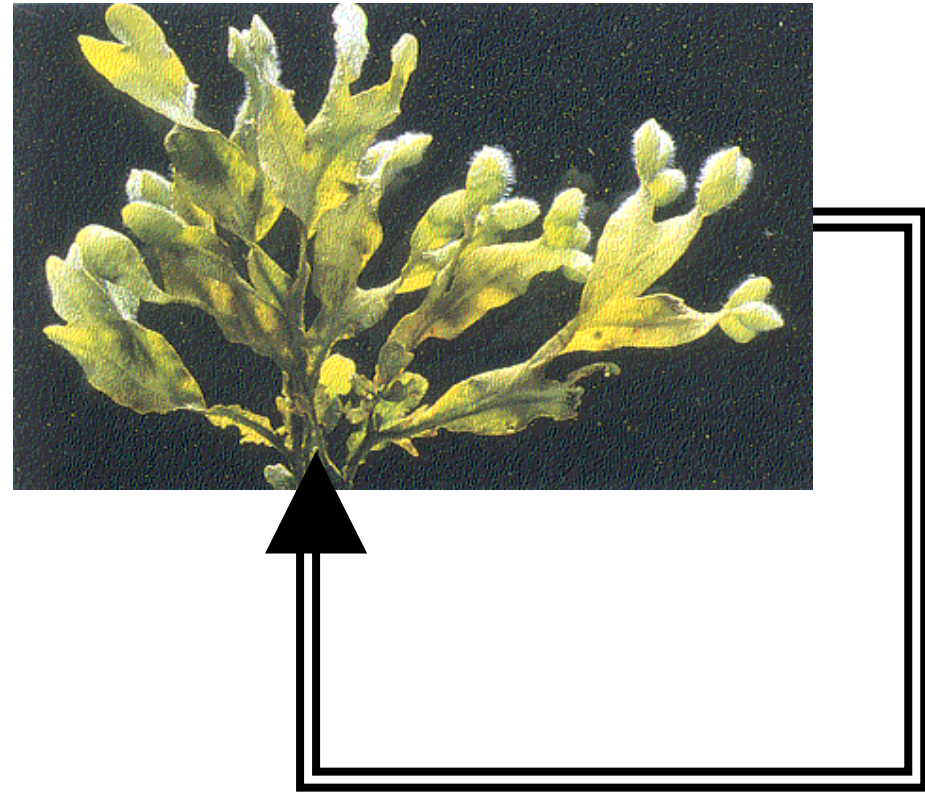
Monogénétique (une seule génération, le sporogène)

Diplophasique (une seule phase, la diplophase 2n)

C'est aussi le biocycle de la plupart des Métazoaires, dont les Vertébrés



**Biocycle des Vertébrés et de
la plupart des autres
Métazoaires**



**Biocycle du *Fucus* et de
quelques Chromobiontes
supérieurs (Straménopiles)**

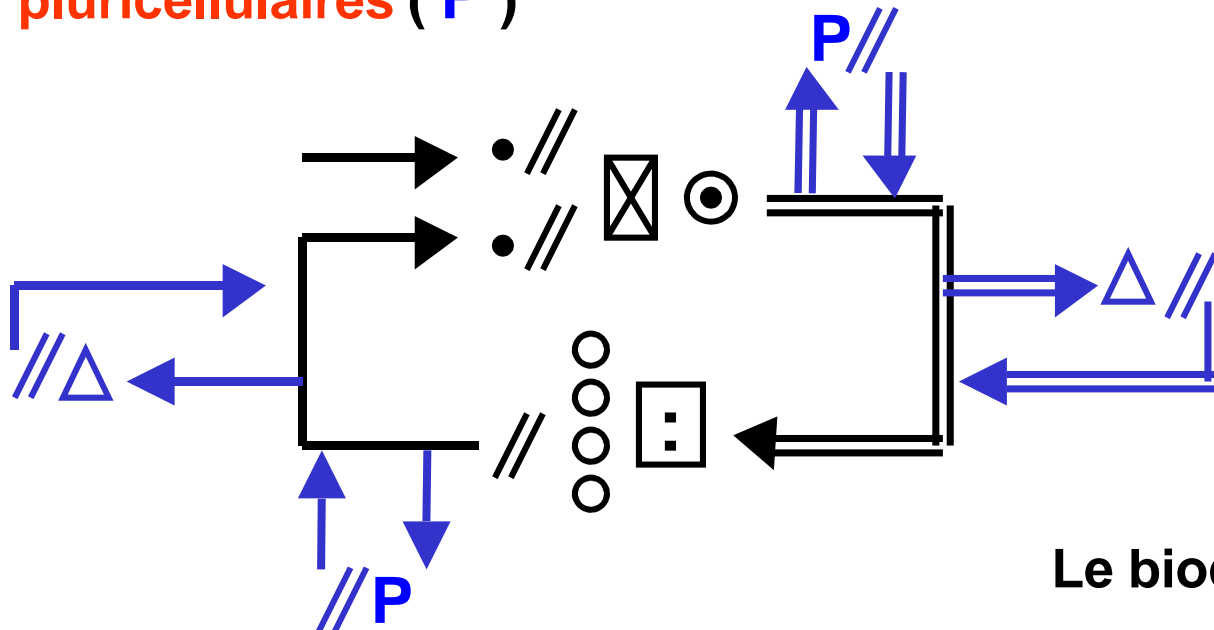
**Ces biocycles (monogénétiques, diplophasiques),
sont relativement **rare**s chez les organismes autres
que les Métazoaires**

Les conidies et les propagules

Ce sont des éléments reproducteurs qui permettent la multiplication, par **clonage**, donc de façon **asexuée**, d'une génération

→ Les **conidies** sont **unicellulaires** (Δ)

→ Les **propagules** (= boutures) sont **pluricellulaires** (**P**)



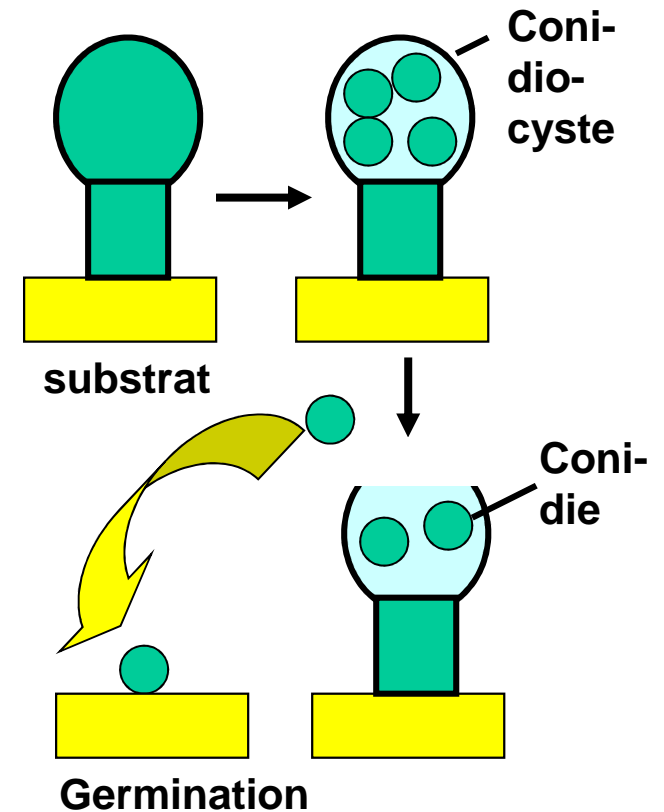
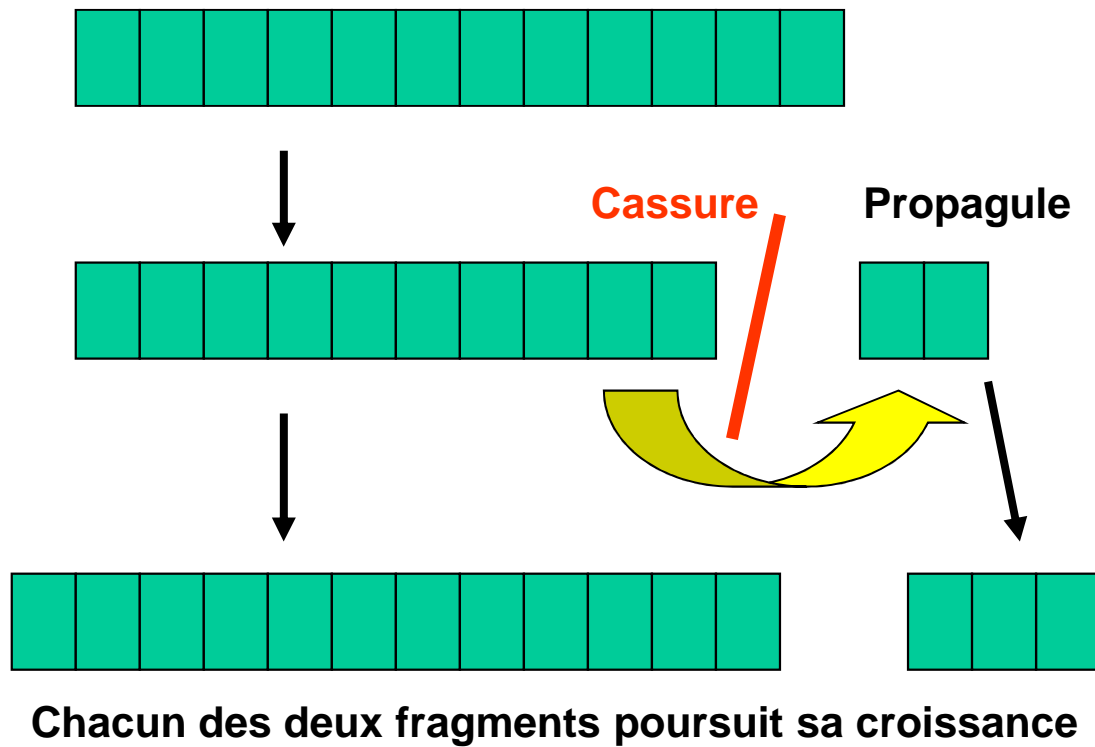
Conidies et propagules déterminent donc des **boucles facultatives**, latérales, sur les cycles

Le biocycle d'*Ulva*

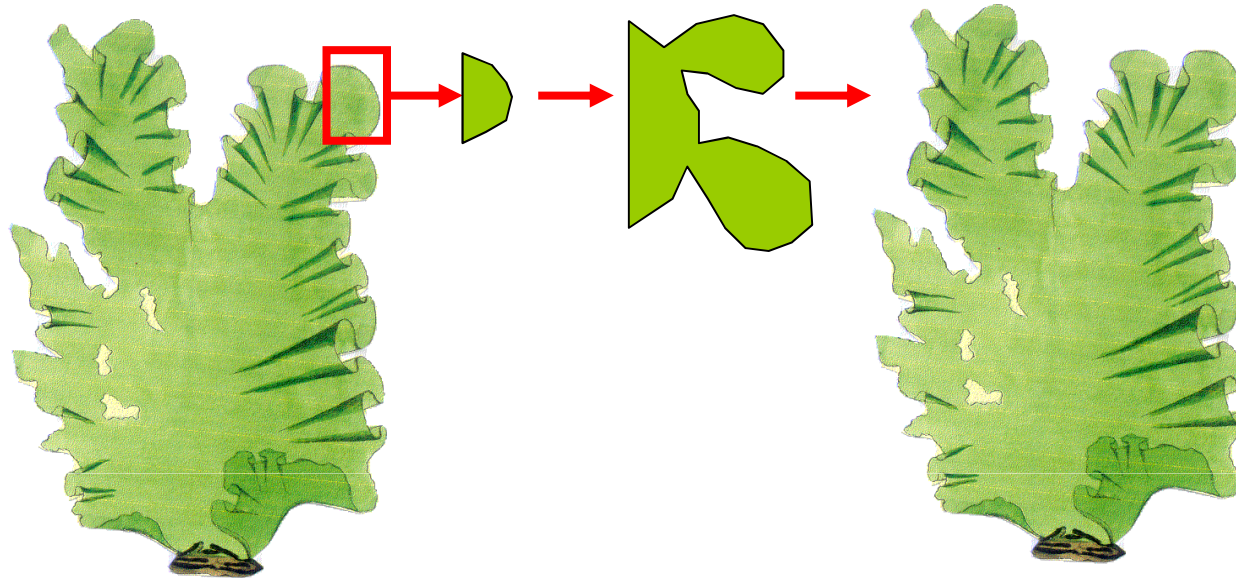
Exemple : chez les Cyanobactéries

→ Par **propagules**
(= boutures pluricellulaires)

→ Par **conidies** (= cellules qui redonnent un individu identique à celui qui lui a donné naissance)

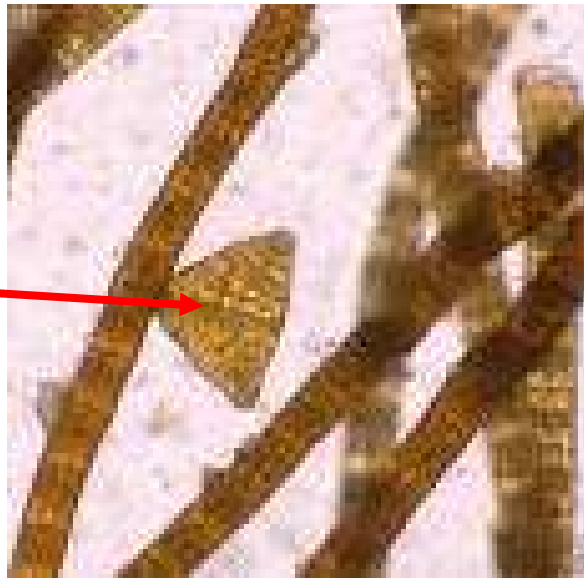


Les propagules peuvent être **non spécialisées** : un simple fragment (= bouture)



Elles peuvent être **spécialisées**

Propagule spécialisée
chez *Sphacelaria*
tribuloides
(Chromobiontes,
Straménopiles)



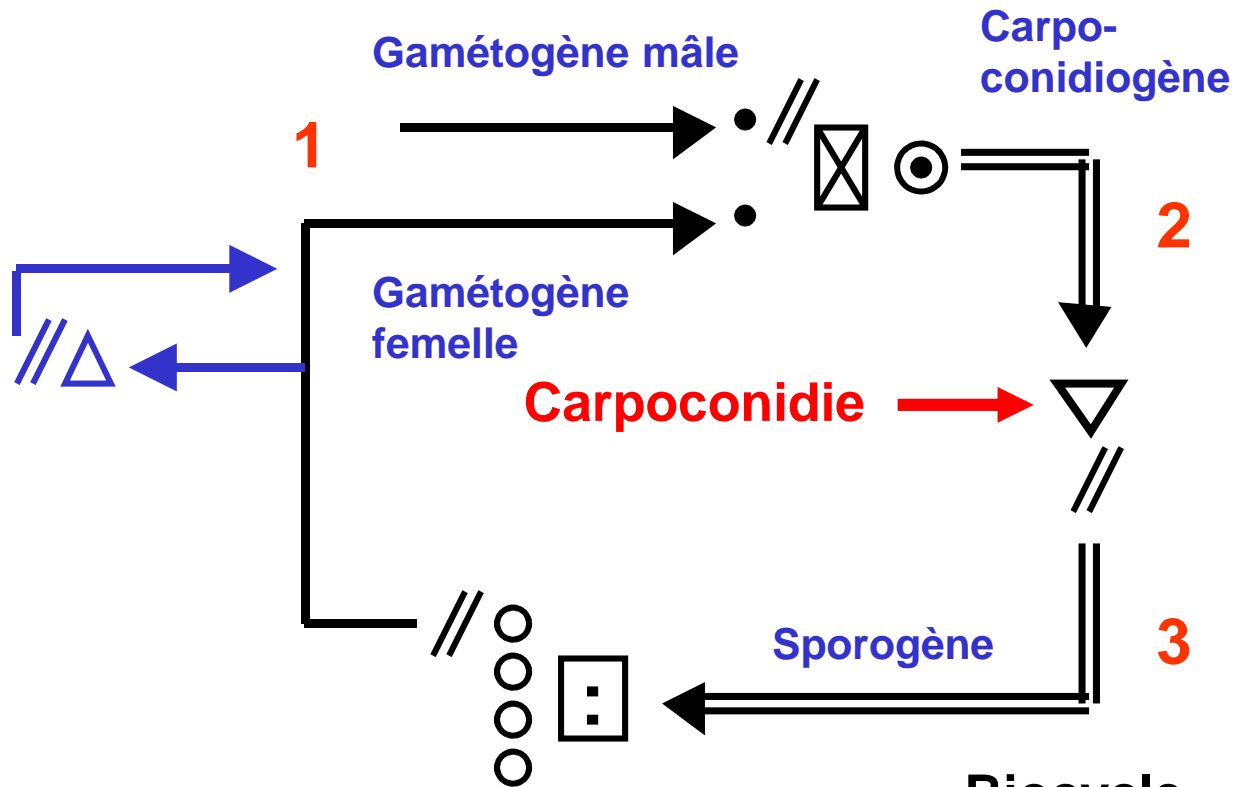
Noter que propagule a un autre sens, celui d'un **élément de dissémination** quelconque : œuf, larve, bouture, spore, etc.

On préférera, dans ce dernier sens, le terme de "**diaspore**"

Différence entre conidie et carpoconidie ?

La carpoconidie est un passage **obligatoire** dans le cycle

La conidie est un passage **facultatif**



Biocycle des Rhodobiontes

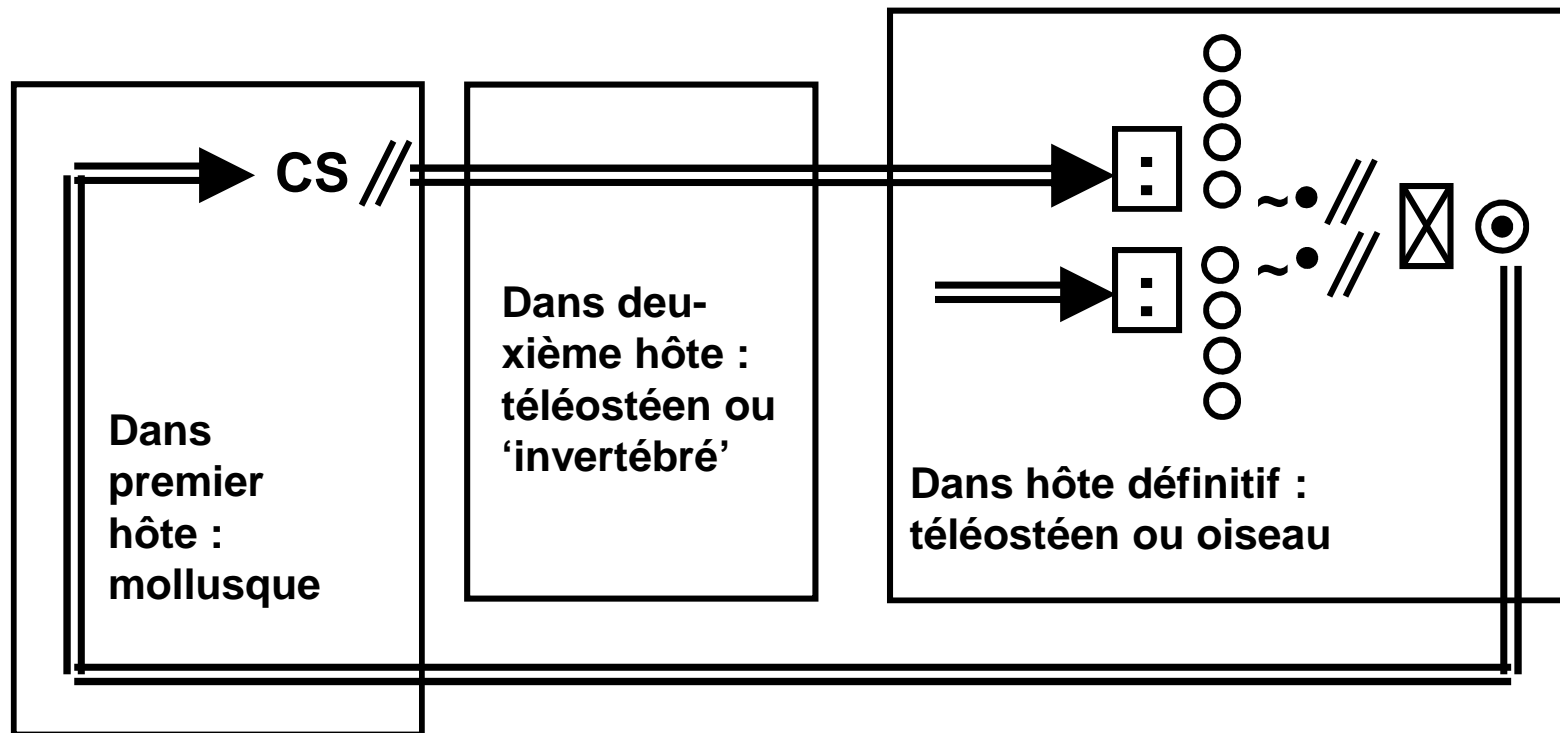


Formule 1 : passage par la ligne de départ-arrivée obligatoire (= carpoconidie). Passage par les stands facultatif (= conidie)

Les cellules-souche

Ce sont des cellules indifférenciées, non disséminées, point de passage obligatoire dans un biocycle

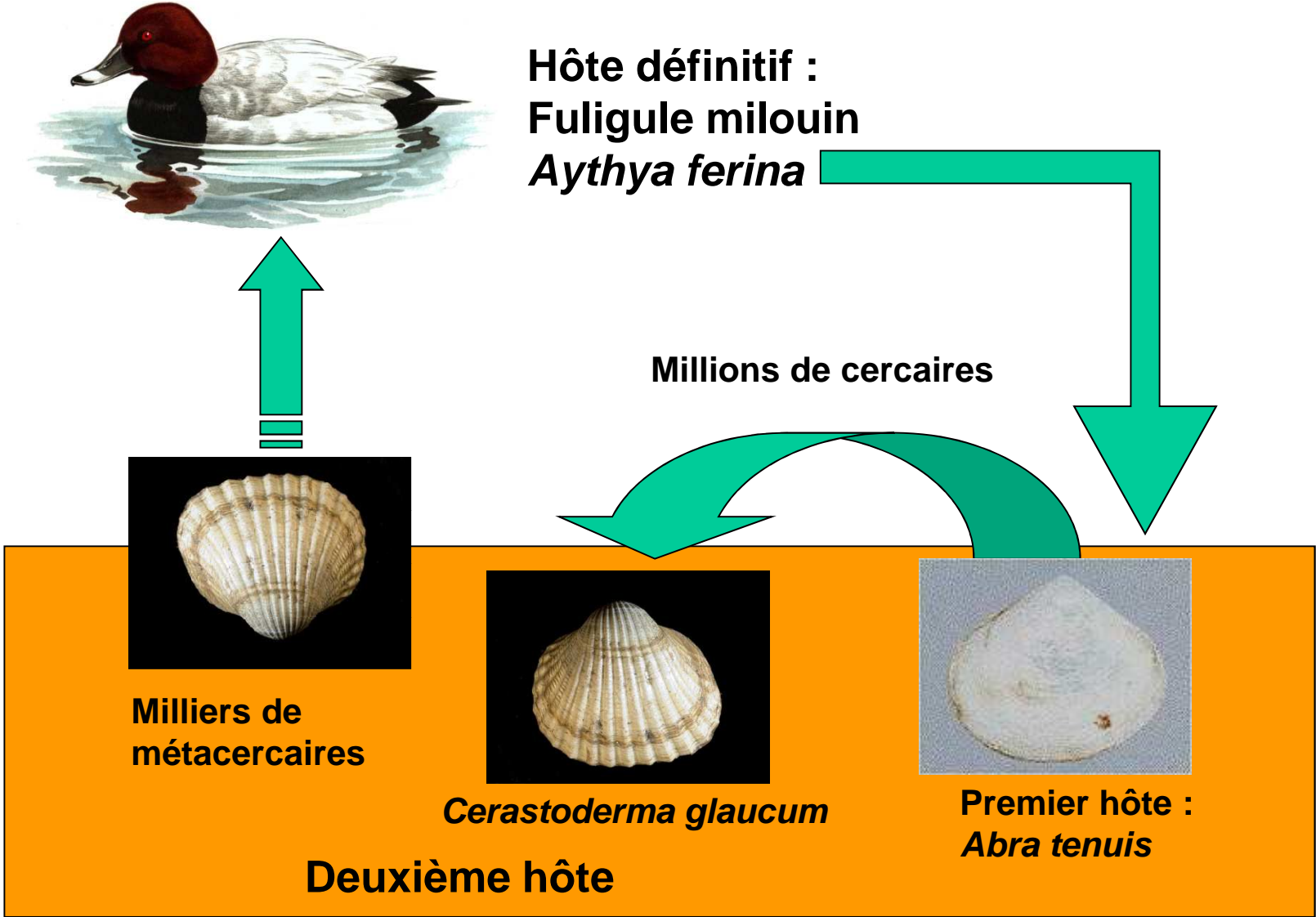
(donc une structure similaire aux carpoconidies)



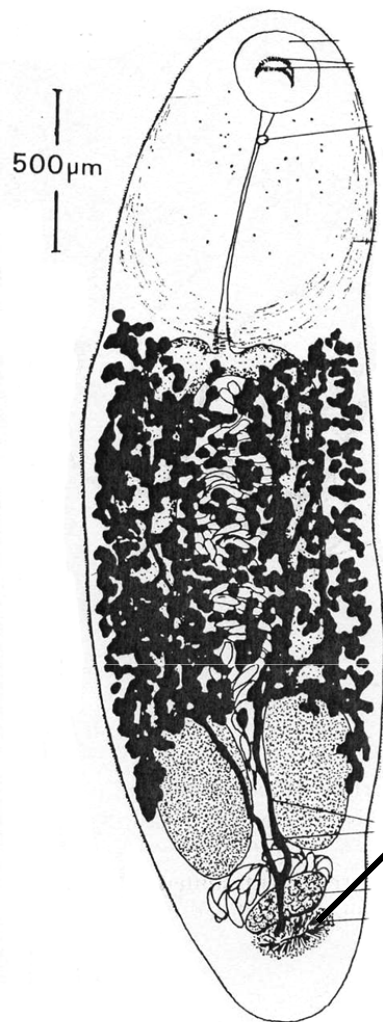
Exemple : Digènes (Métazoaires)

Biocycle digénétique
diplophasique

Exemple de cycle digénétique diplophasique avec cellules-souches : le digène *Gymnophallus rebecqui*



**Le cycle du digène (Métazoaire, opisthochonte)
*Elsia stossichianum***



Sarpa salpa



Œufs pondus
→ disséminés
avec fèces de
Sarpa

Œufs ingérés
par le vermet



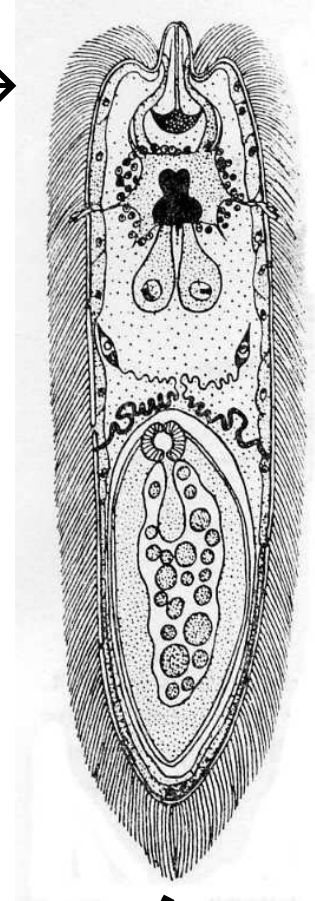
***Elsia* adulte dans
tube digestif *Sarpa* :
mâles et femelles,
méiose → gamètes
→ gamie**

D'après Bartoli (1987)

***Vermetus triqueter* (Gastropode,
Métazoaire)**



Dans la gonade du vermet : miracidium →



Emission embryons par birth pore

Redonnent des rédies

Donnent des cercaires

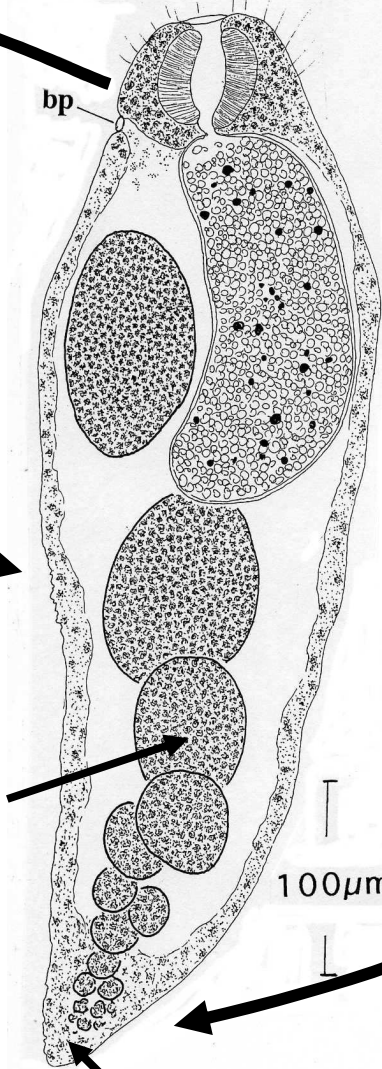
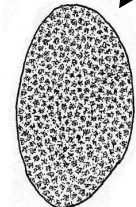
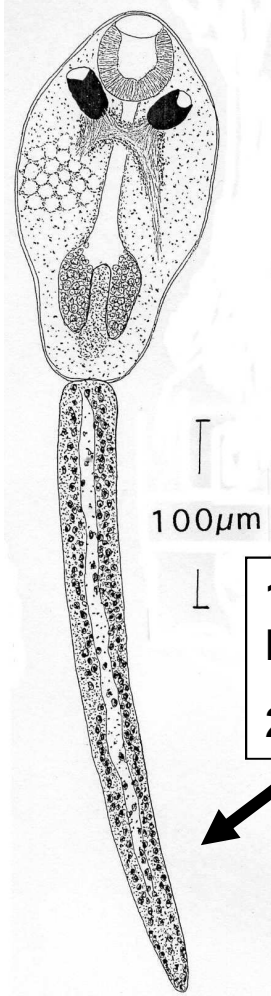
- 1. Cercaires émises dans le milieu
- 2. Vermet castré et/ou tué

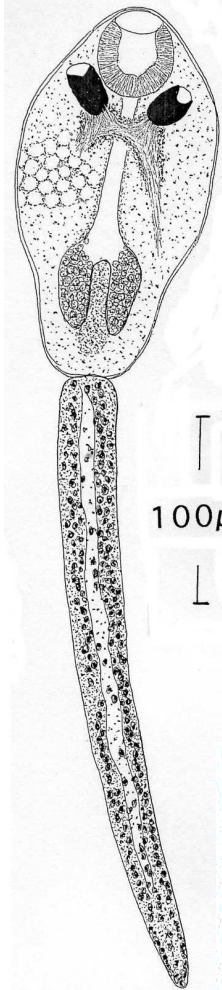
Embryons de rédies ou cercaires

Miracidium → rédie (métamorphose)

D'après Bartoli (1987), Jousson et Bartoli (1999)

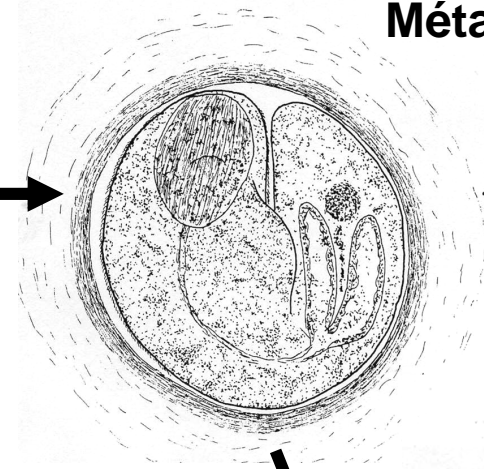
Cellules-souche





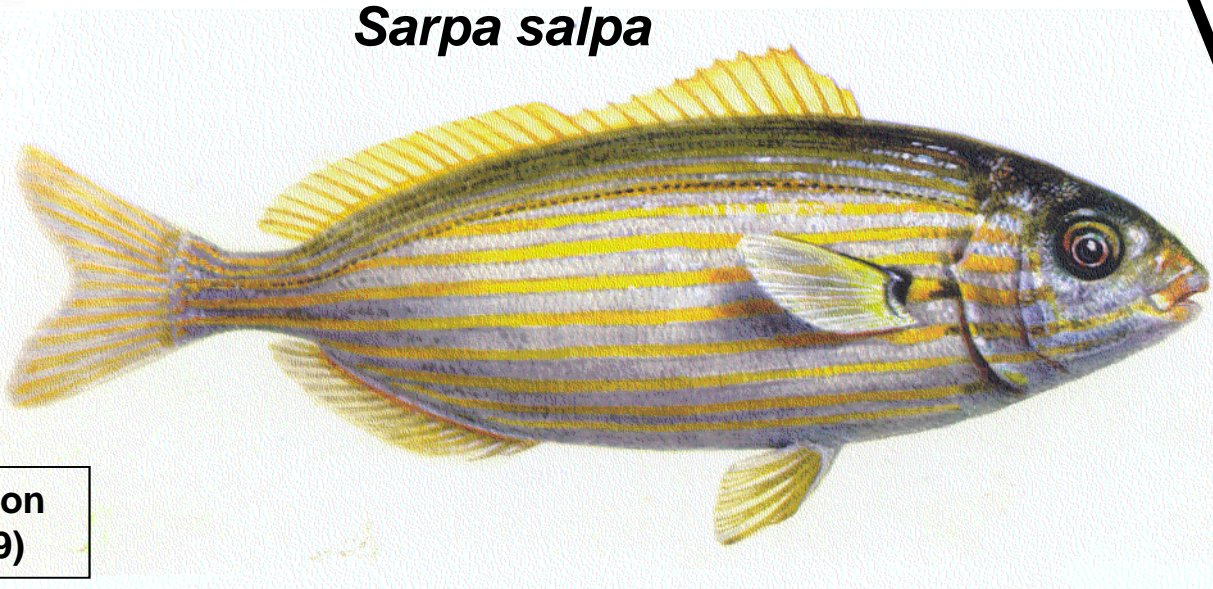
Cercaire

Cercaire nage vers support MPO (*Posidonia, Cystoseira*) et s'enkyste → métacercaire (= métamorphose)

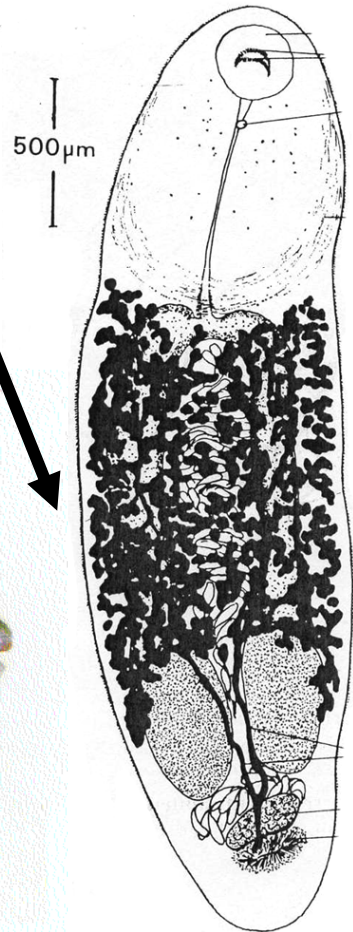


Métacercaire

Sarpa consomme les MPOs avec les métacercaires → parasite adulte dans tube digestif



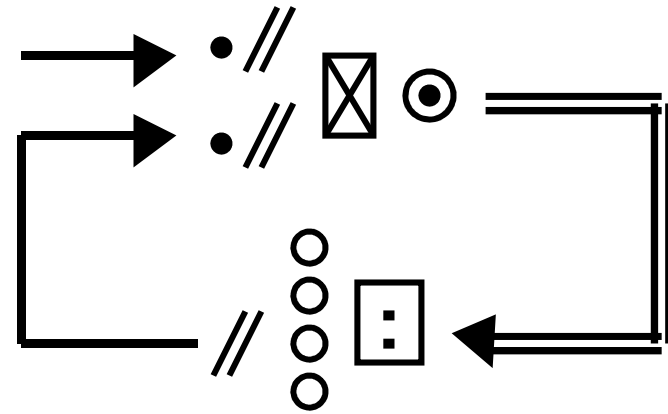
Sarpa salpa



D'après Jousson et Bartoli (1999)

Dans un biocycle, les générations peuvent être morphologiquement identiques (**isomorphes**)

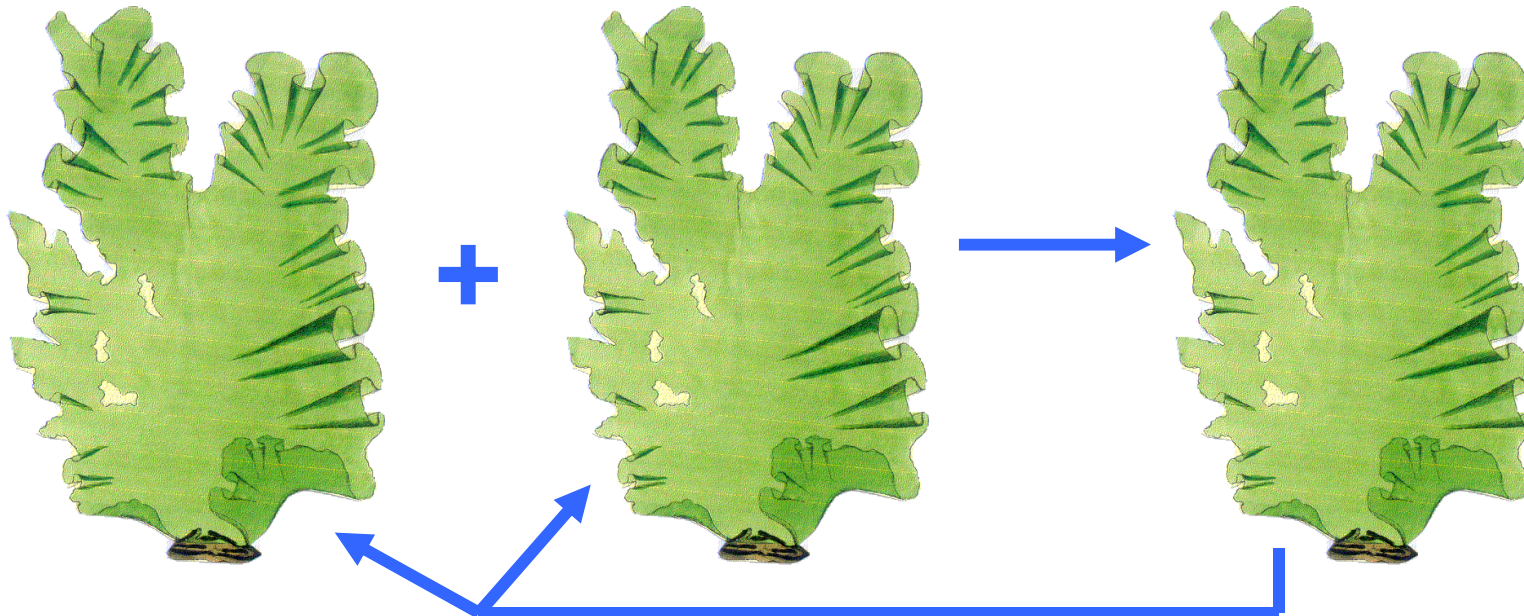
Exemple : le biocycle d'*Ulva*



Gamétogène + (n)

Gamétogène - (n)

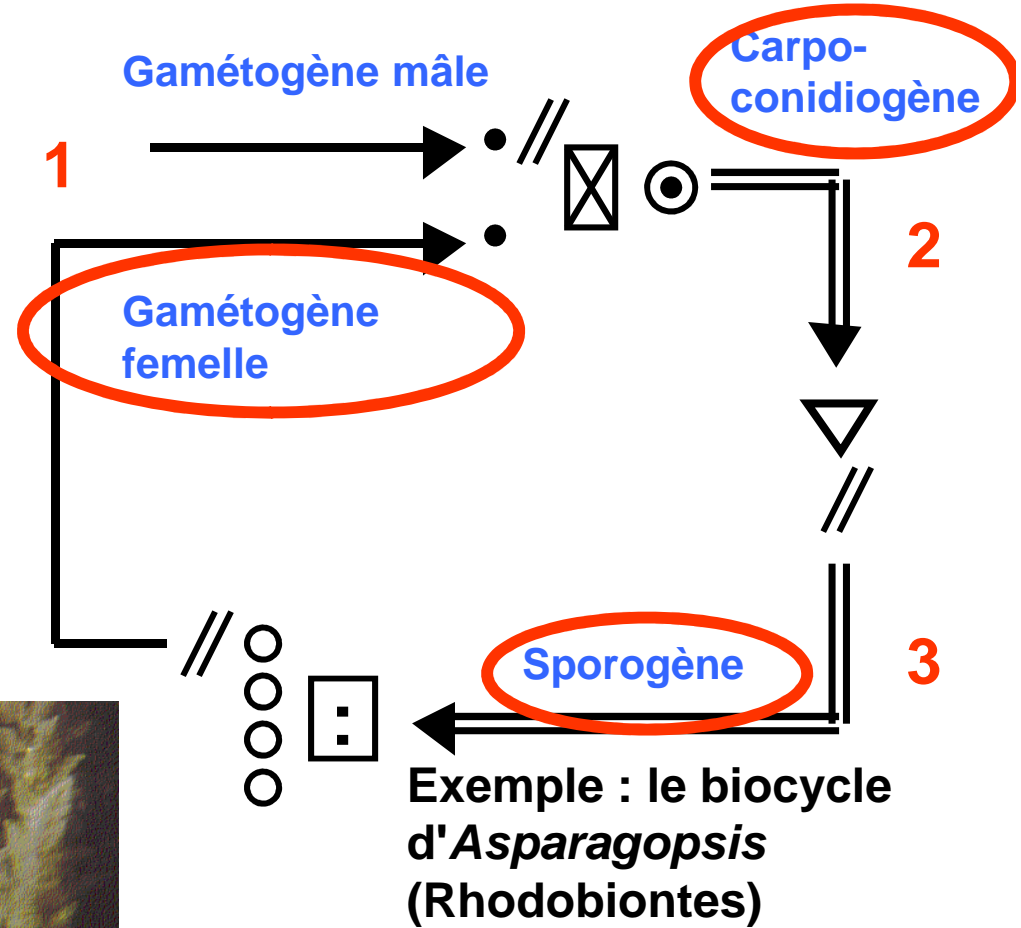
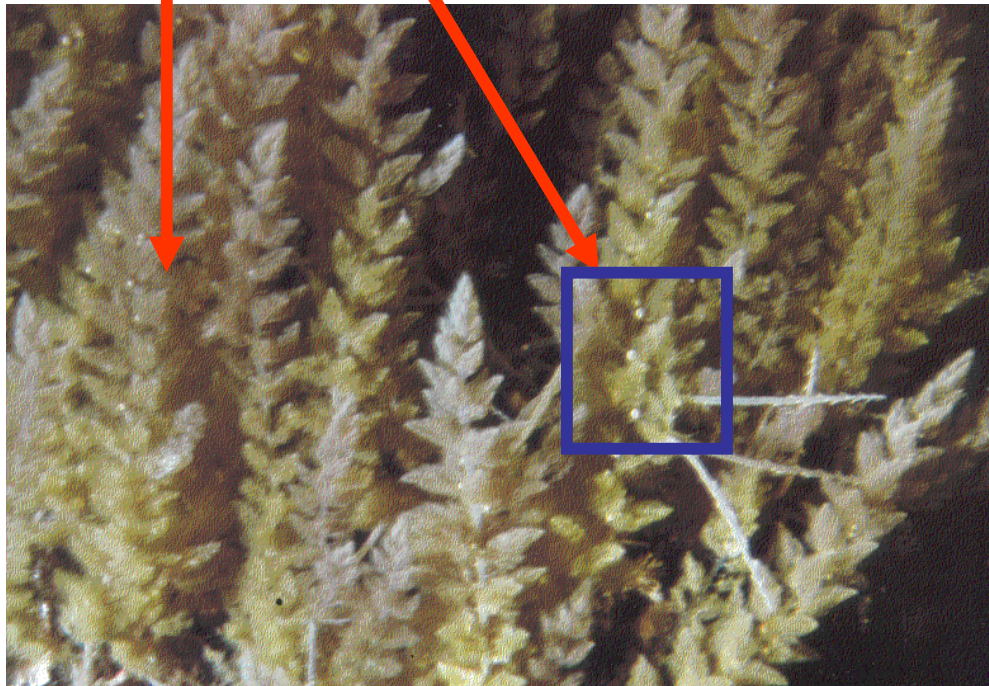
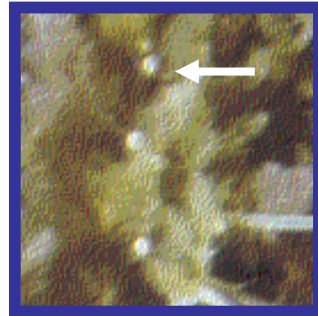
Sporogène (2n)



Les générations peuvent être morphologiquement différentes
(**hétéromorphes**)

Gaméto-
gène F
(n)

Carpo-
conidio-
gène (2n)



Sporo-
gène
(2n)

Génération morphologiquement différentes (cycles hétéromorphes)

C'est également le cas des Digènes (Métazoaires)

Pourquoi ?

Le génome est le même (n ou 2n), mais l'expression des gènes diffère

Terminologie

La cellule reproductrice	La structure qui produit ces cellules	La génération qui produit ces cellules
Gamète	Gamétocyste ou gamétange*	Gamétogène
Spore	Sporocyste ou sporange*	Sporogène
Carpoconidie	Carpoconidiocyste	Carpoconidiogène
Conidie	Conidiocyste ou conidiange*	

Différence entre –cystes et –anges : voir plus loin

Cette terminologie unificatrice remplace des **centaines de termes** redondants (souvent un par taxon !) ... et **contradictaires** (le même terme désignant des choses différentes selon le taxon)

Evolution des biocycles

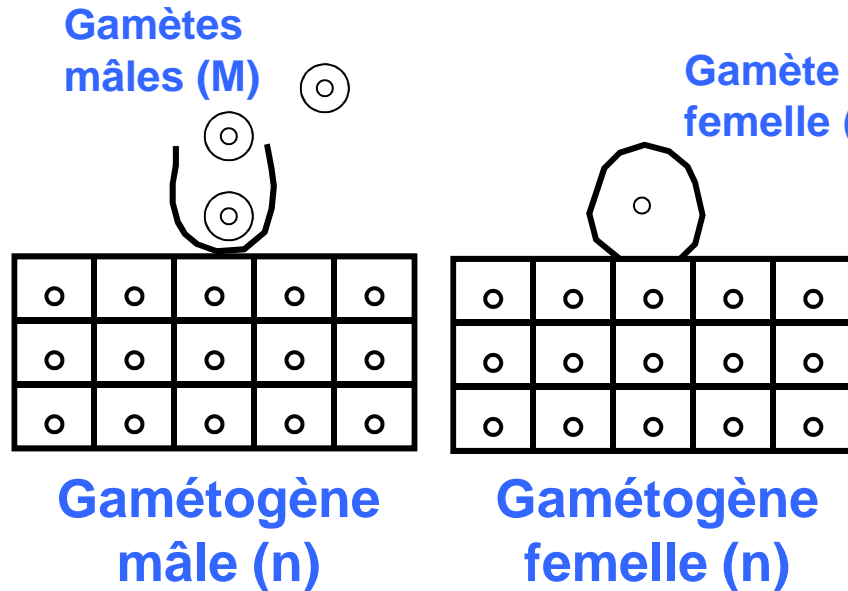
- Les biocycles à 1 génération haploïde (haplophase) sont généralement considérés comme ancestraux
- Les biocycles à 2, 3 ... 11 générations sont considérés comme plus 'évolués' (caractère dérivé) que ceux à une génération haploïde
- Les biocycles à 1 génération diploïde (diplophase) sont généralement considérés comme les plus 'évolués' (= récents)

Annexe

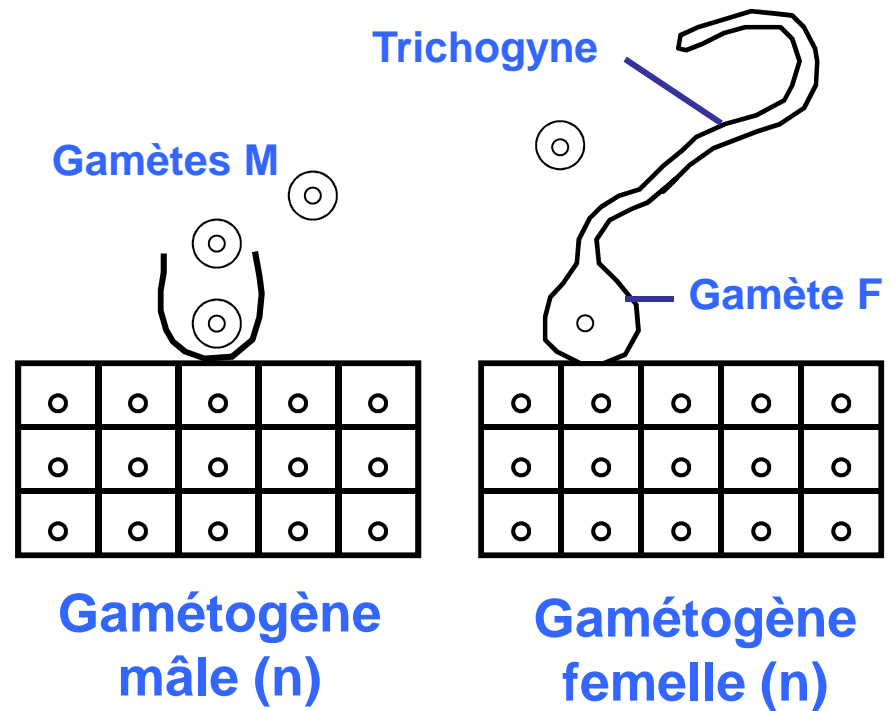
Les principaux types de gamie

Les différents types de gamie

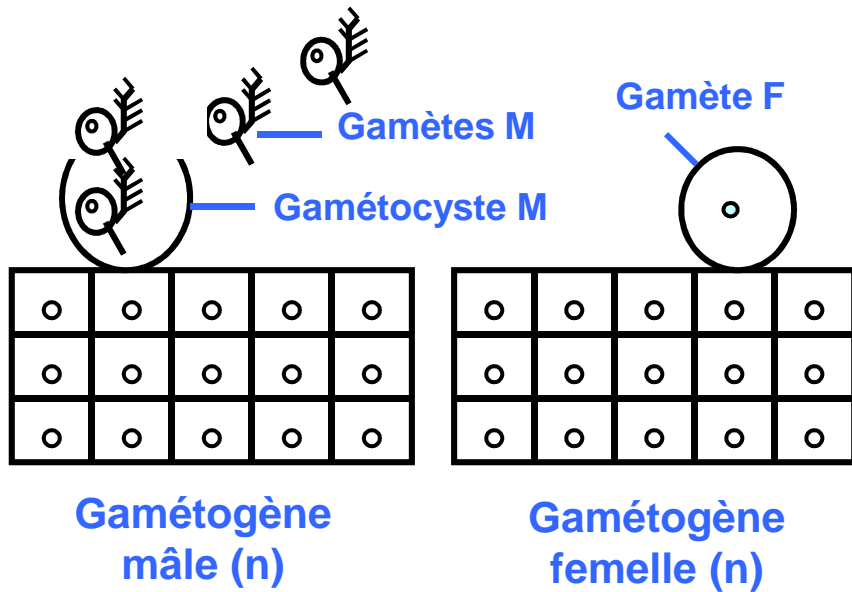
L'**appareil végétatif** est symbolisé ici par un rectangle de quelques cellules. Cercle vide dans les cellules : noyau **haploïde** (x chromosomes)



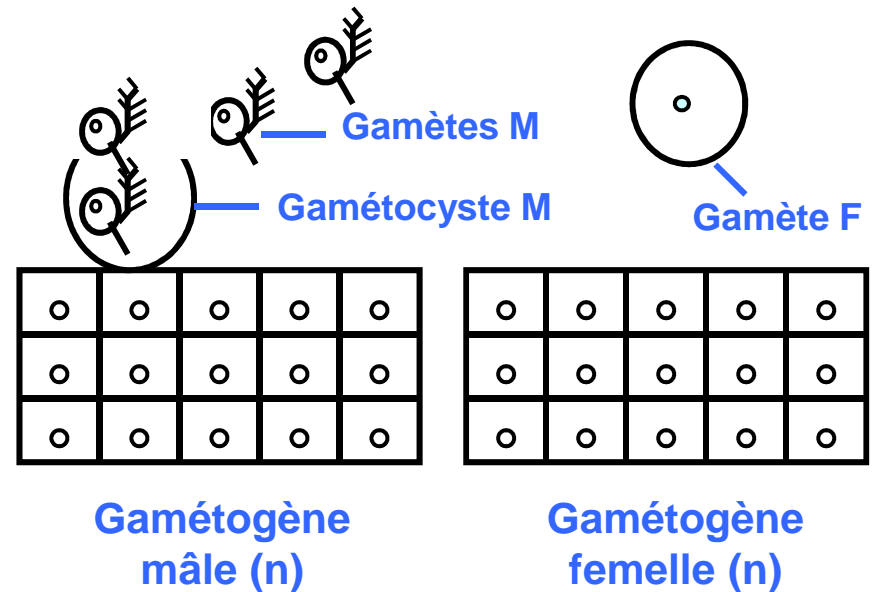
Gamète mâle disséminé non mobile, gamète femelle non disséminé, sans filament capteur : **protrichogamie**



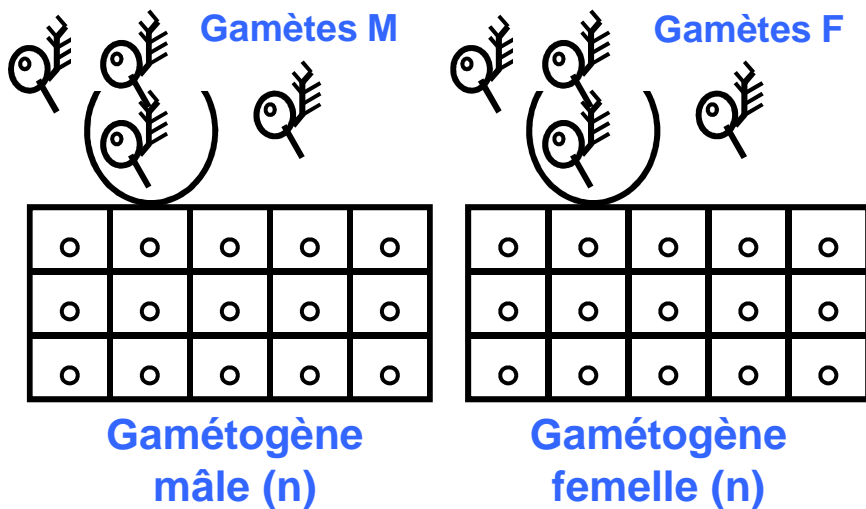
Gamète mâle disséminé non mobile, gamète femelle non disséminé, équipé d'un filament capteur (trichogyne) : **trichogamie**



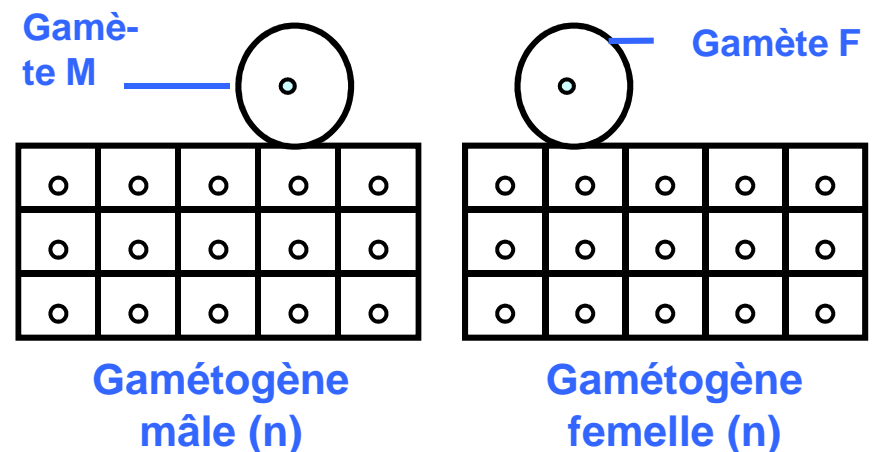
Gamète mâle disséminé mobile, gamète femelle non disséminé : **oogamie**



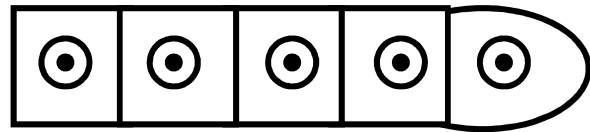
Gamète mâle disséminé mobile, gamète femelle disséminé non mobile : **fucogamie**



Gamètes mâles et femelles disséminés et mobiles (undulipodiums) : **planogamie**

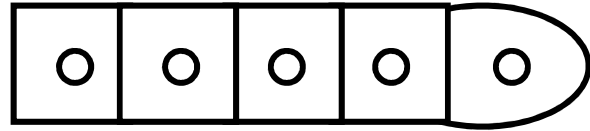


Gamètes mâles et femelles non disséminés et mobiles. Le rapprochement des individus permet la gamie : **cystogamie**

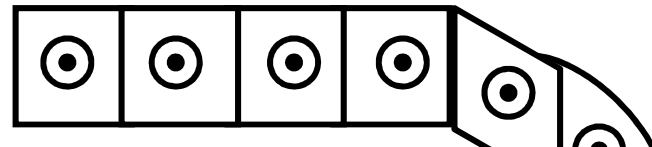


Gamétogène – (n)

1

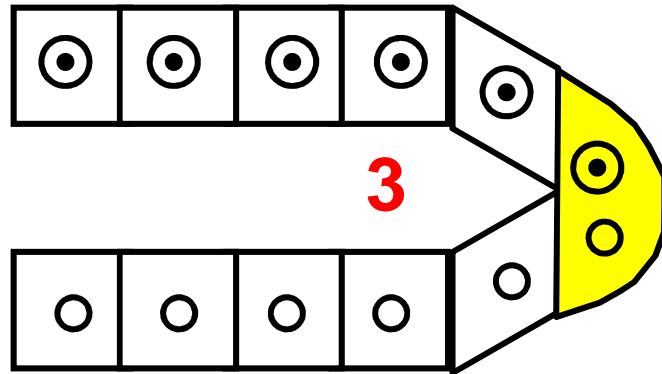


Gamétogène + (n)



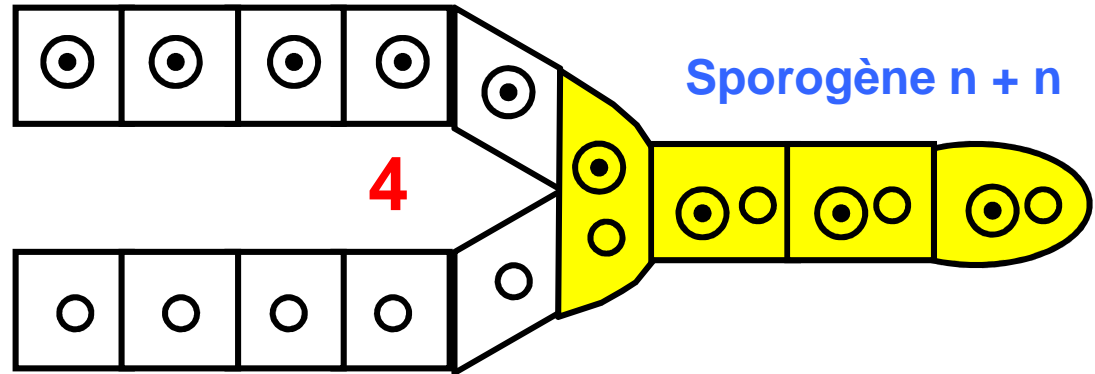
2

Les cellules apicales des gamétogènes + et – se dirigent l'une vers l'autre



3

Les cellules apicales des gamétogènes + et – (bien que somatiques) fusionnent (se comportent comme des gamètes) → un zygote. Mais les noyaux ne fusionnent pas.



4

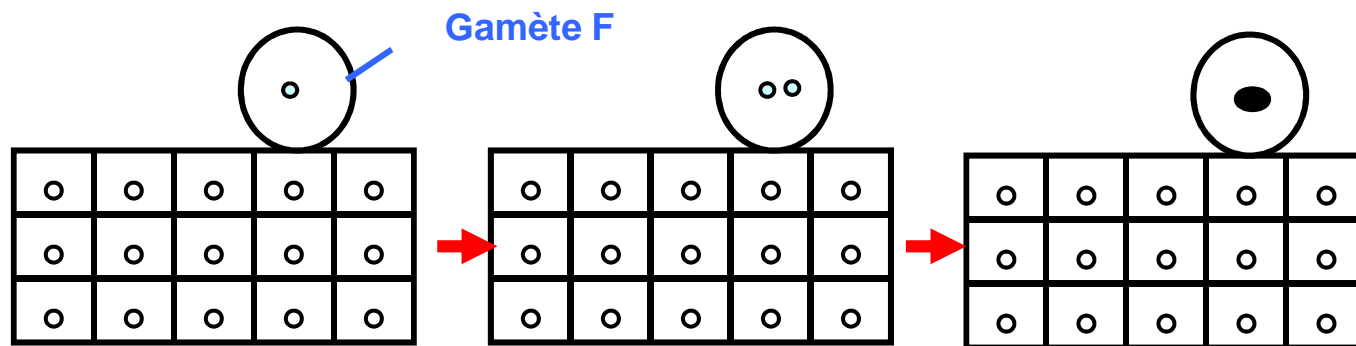
Sporogène n + n

Le zygote à deux noyaux donne naissance à un sporophyte à 2 noyaux (n + n = dicaryotique)

Ce type de gamie, dont les gamètes ne sont ni individualisés, ni disséminés, est une **somatogamie**

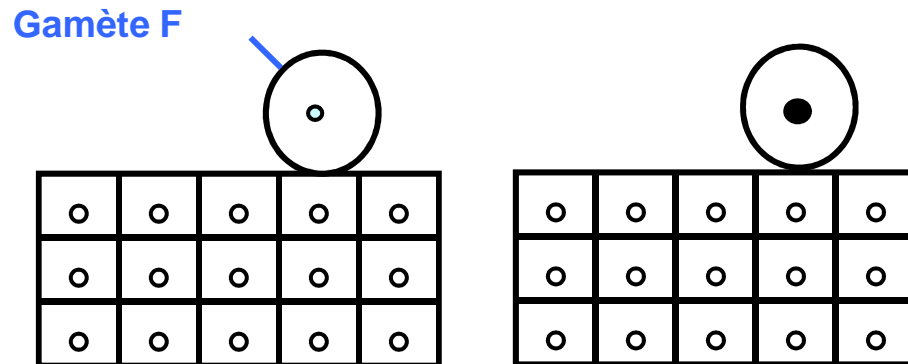
D'autres types de gamie existent, dont la **siphonogamie**, spécifique aux Magnoliophytes, qui sera exposée dans le chapitre sur les Viridiplantae

Les fausses gamies



Gamétogène femelle (n)

Les gamétogènes mâles ont disparu. Le noyau (n) du gamète femelle se divise. Les deux noyaux (n) fusionnent → pseudo-zygote (2n) : **Autogamie**.
Ex. : certains Ascobiontes



Gamétogène femelle (n)

Les gamétogènes mâles ont disparu (ou non). Le noyau (x) du gamète femelle amorce une mitose (doublement des chromosomes), mais le noyau n'achève pas sa division (les 2 stocks de chromosomes ne se séparent pas) → pseudo-zygote (2n) : **mitogamie**

Options avancées

Les **auto-duplications** de chromosomes

$$\left. \begin{array}{l} n \rightarrow 2n \\ 2n \rightarrow 4n \end{array} \right\} \text{ (Sans gamie (fusion de gamètes))}$$

Symbole dans les cycles : 

Les **divergences**

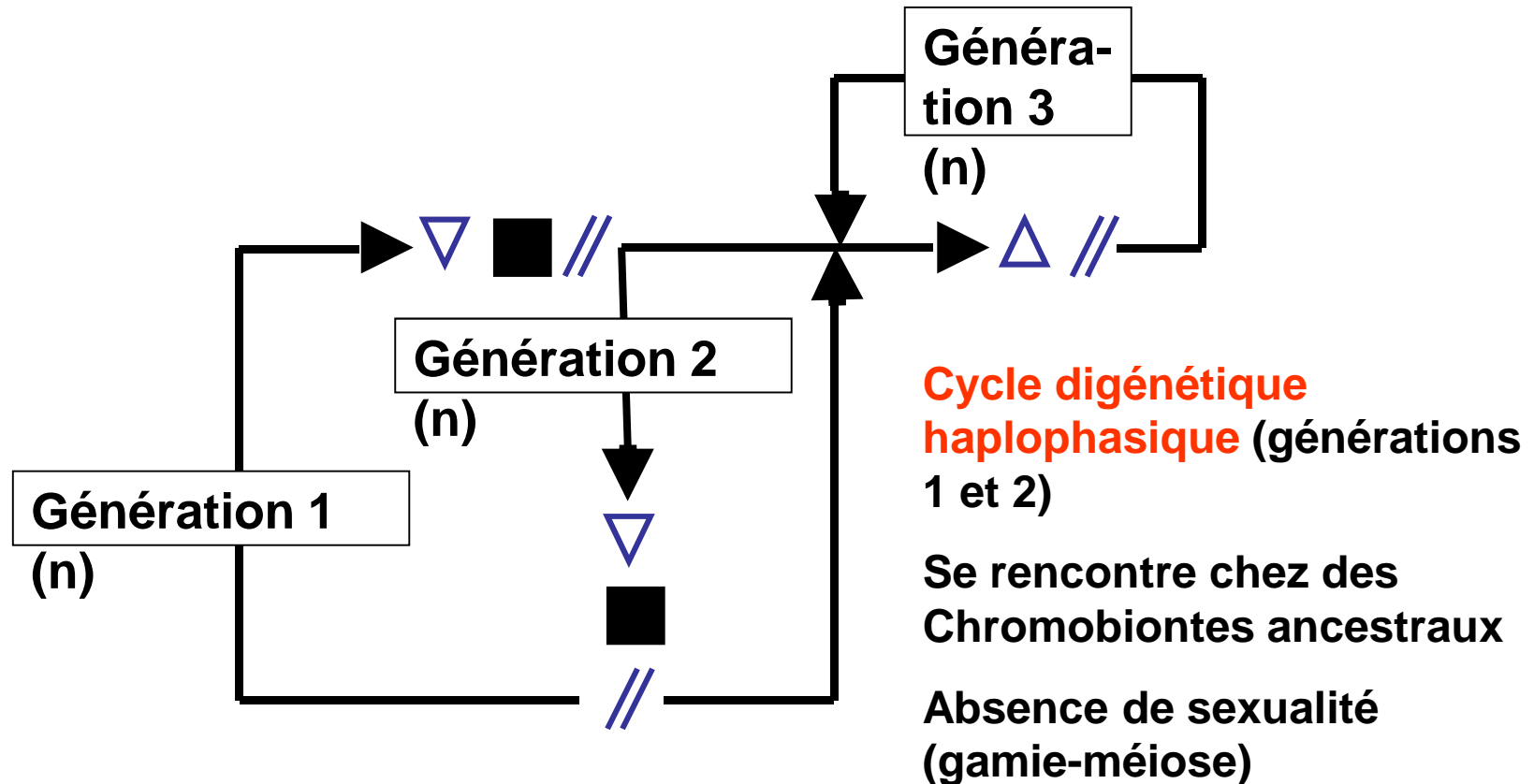
Les cellules reproductrices d'une génération peuvent donner deux générations (A et B) fonctionnellement et morphologiquement différentes

Généralement, le % de A et B est statistiquement fixé

A partir d'un même génome, expression différentielle des gènes ?

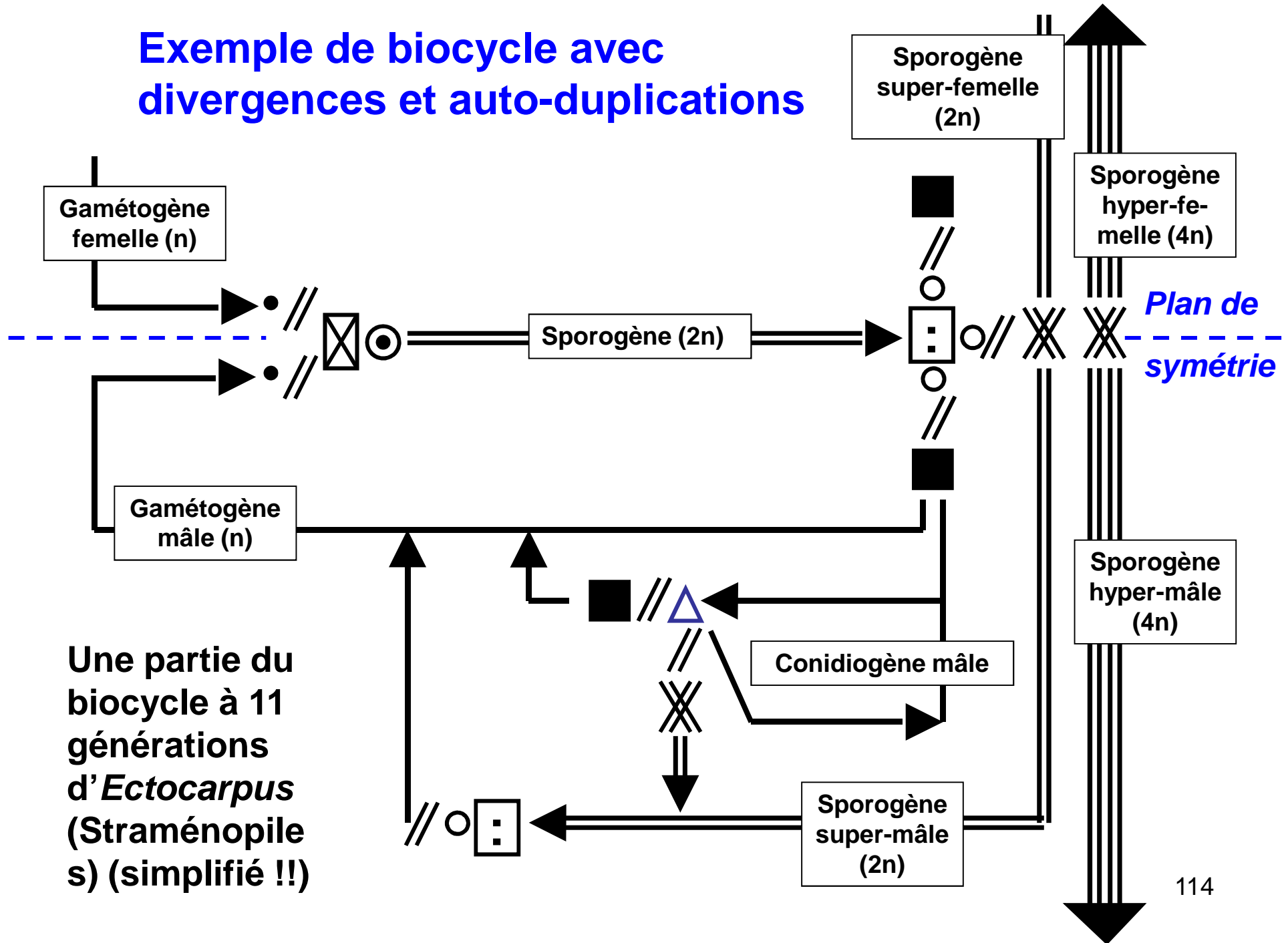
Symbole dans les cycles : 

Exemple de biocycle avec divergences



Noter que la génération 3 constitue une **'fuite dans le cycle'** : elle ne redonne jamais les générations 1 et/ou 2)

Exemple de biocycle avec divergences et auto-duplications





**Bonne
lecture !**

