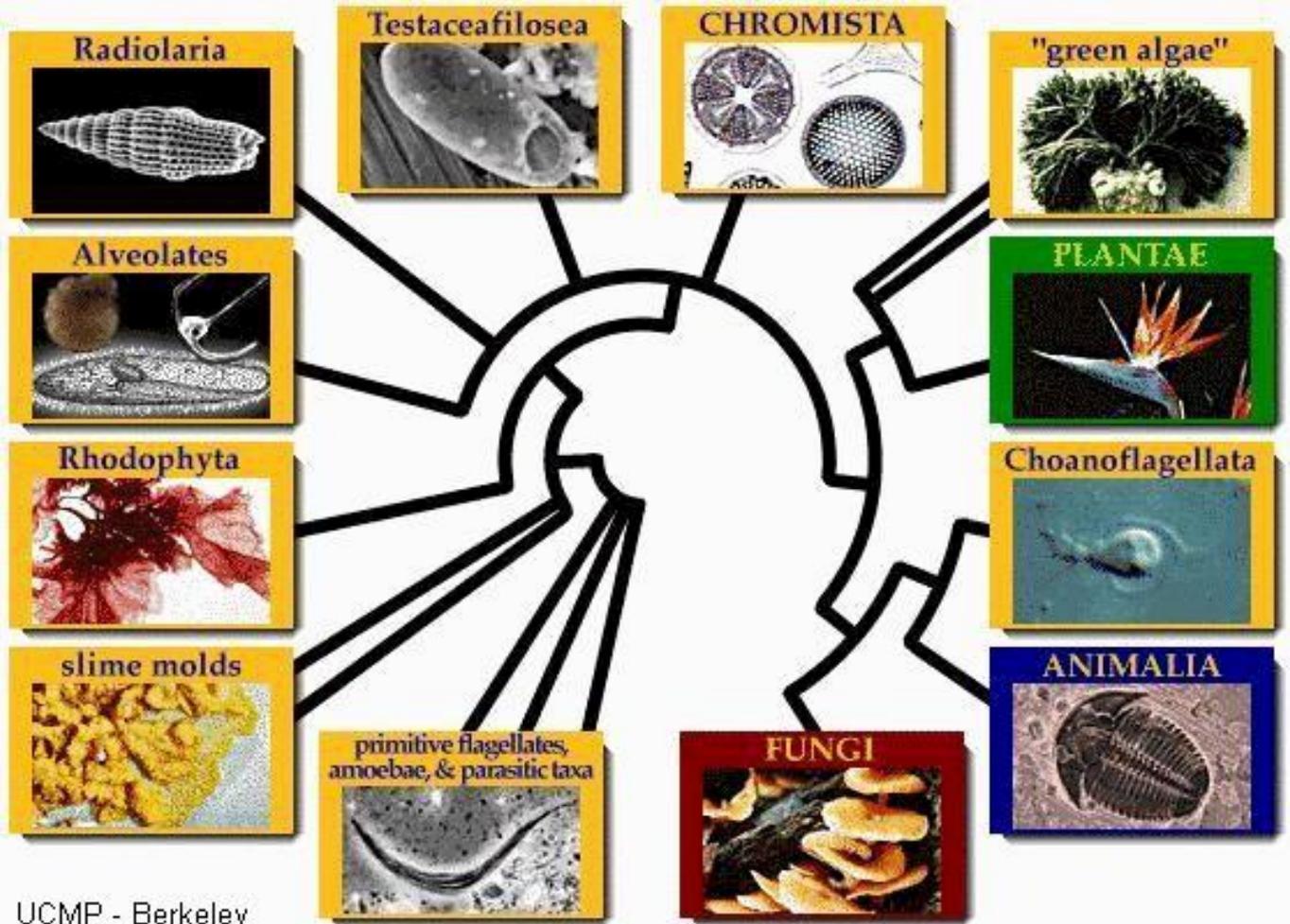


LES EUCARYOTES



UCMP - Berkeley

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes – brève histoire

Classification actuelle des Eucaryotes

Jacobida – une lignée basale

Discicristata – portrait du LECA

Viridiplantae – origine de la multicellularité

Stramenopila – évolution des plastes

Rhizaria

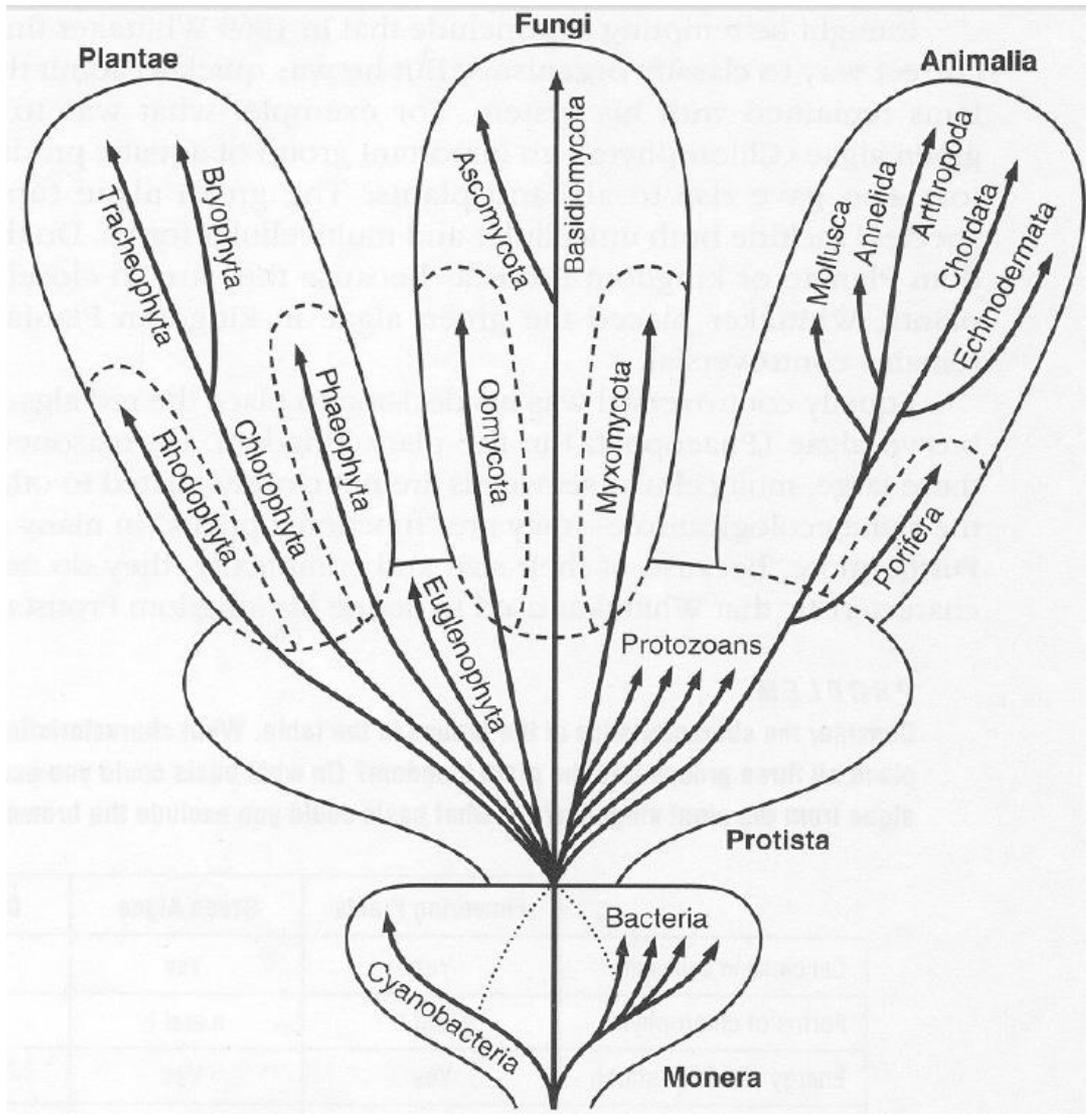
Alveolata – apport du HGT

Amoebozoa

Holozoa – évolution du système nerveux

Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)

Les Eucaryotes

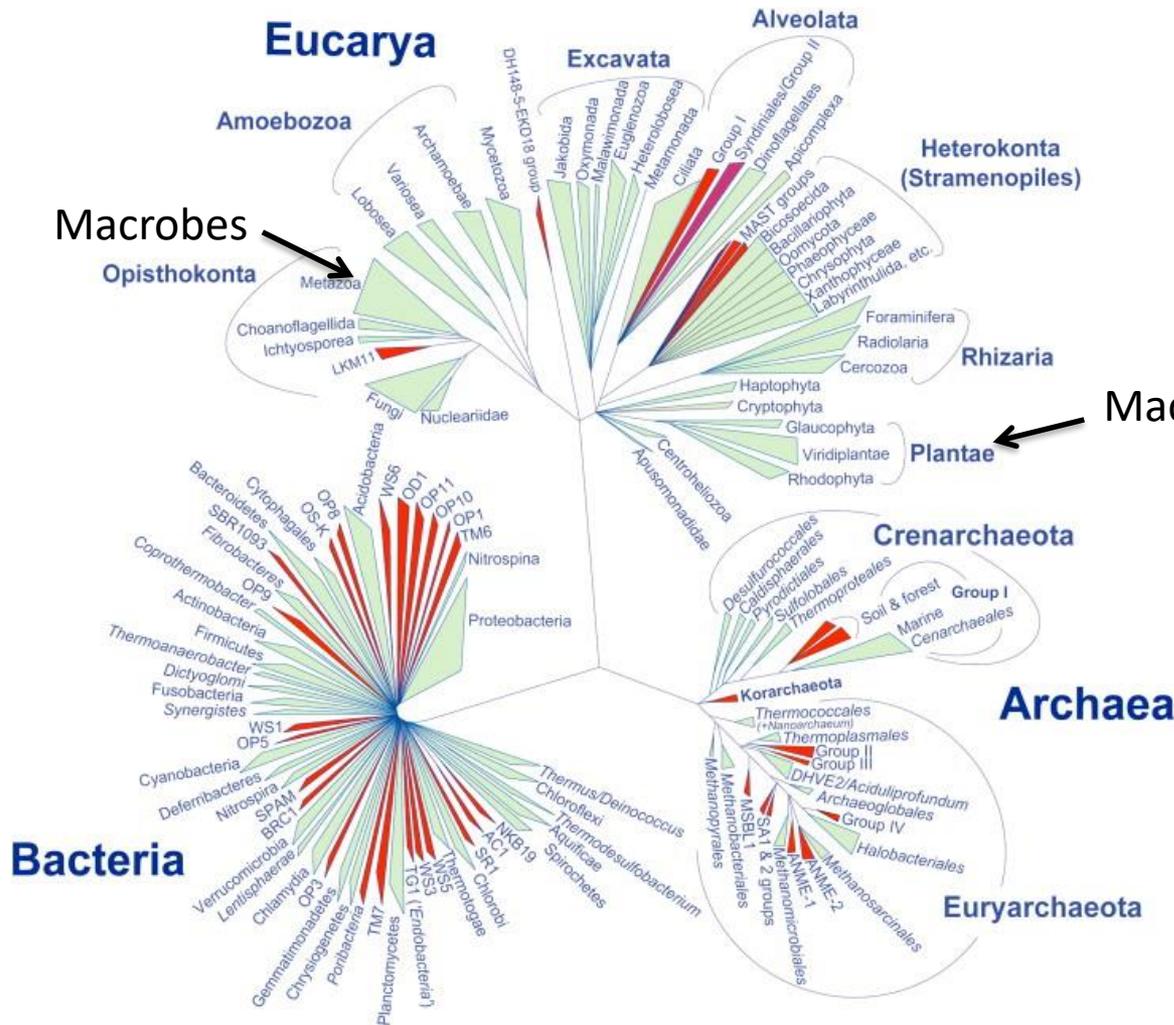


→ vision traditionnelle (Whittaker, avant Woese): les Eucaryotes sont regroupés en 4 règnes

→ met à l'avant les organismes pluricellulaires et sous-estime la diversité des protistes

Les Eucaryotes

→ l'arbre universel basé sur les séquences de 16S rDNA et 18S rDNA



→ Les protistes représentent la grande majorité de la biodiversité eucaryote

← Macrobes

Les Eucaryotes

Les protistes: de l'ordre d'une centaine de μm , possèdent un noyau

Les protozoaires

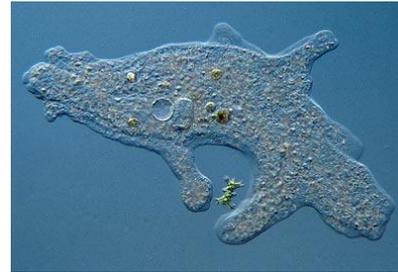
Les moisissures glaireuses

Les champignons

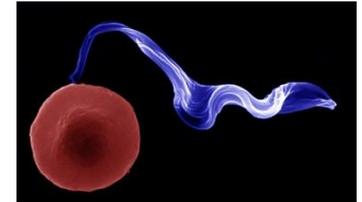
Les algues



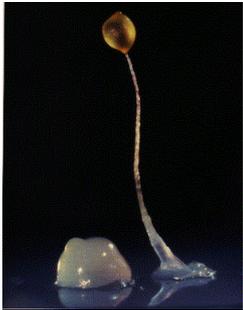
Paramecium sp.



Amoeba sp.



Trypanosoma sp.



Dictyostelium sp.



Candida sp.



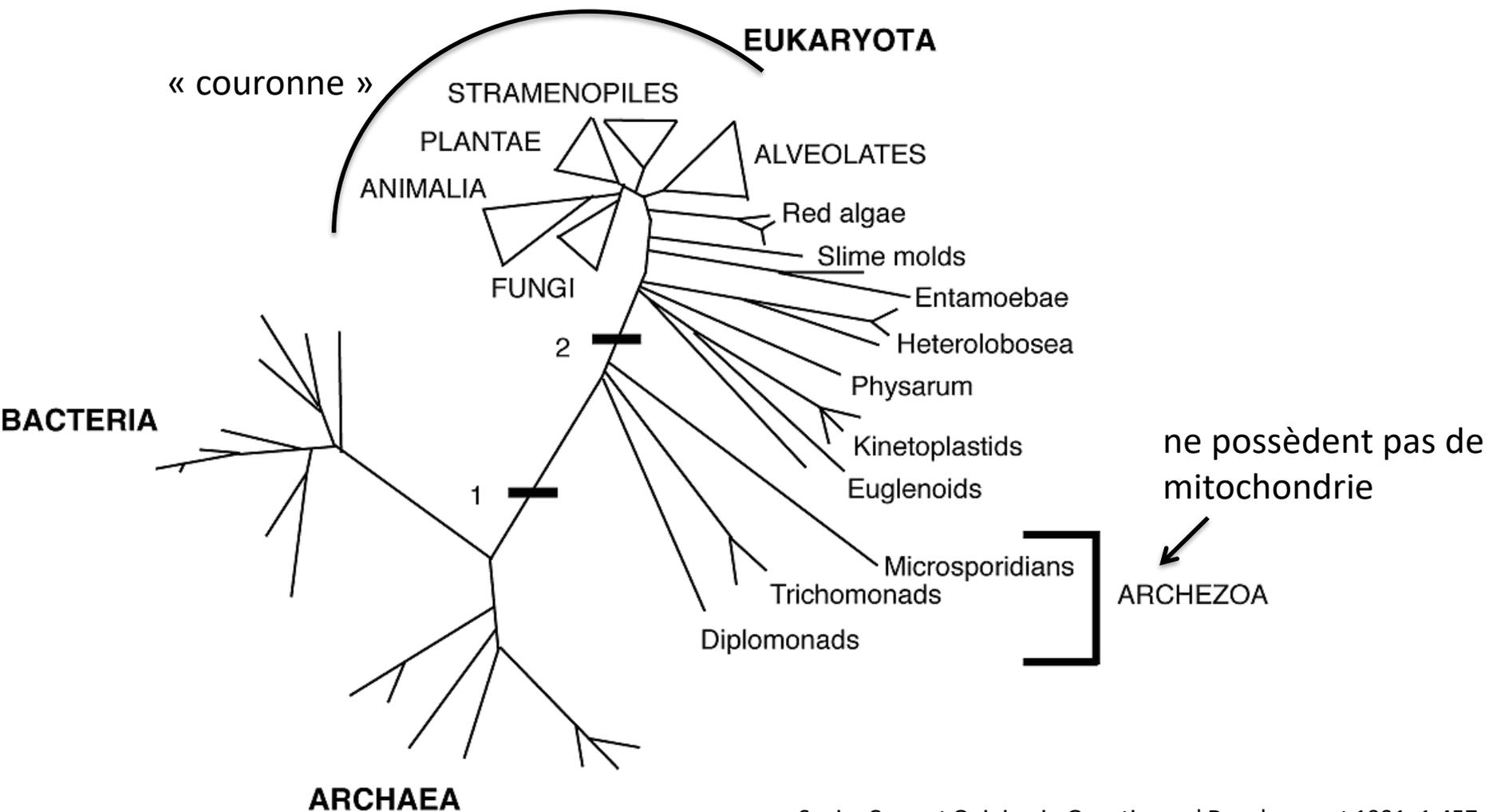
Chlamydomonas sp.



Euglena sp.

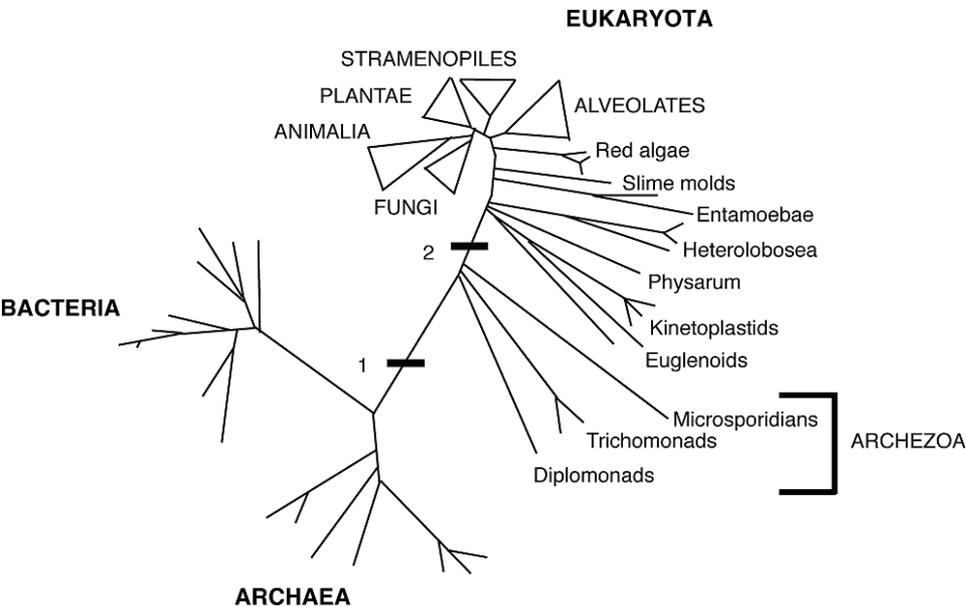
L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

→ l'arbre des Eucaryotes basé sur les séquences 18S rDNA, 1991



Sogin, Current Opinion in Genetics and Development 1991, 1:457-463

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire



→ séparation de l'arbre en « couronne » (les plantes, animaux, champignons, stramenophiles, alveolates (ciliés) et algues rouges) et la « base » émergence paraphylétique des phylum Protistes (amibes, euglenozoa et les trois lignées diplomonads, microsporidia et trichomonas)

→ les hypothèses/observations:

- (1) les diplomonads, microsporidia et trichomonas sont les reliques vivantes de la période « avant la mitochondrie » de l'évolution eucaryote → ARCHEZOA
- (2) les distances évolutives moléculaires entre les phylum Eucaryotes sont plus importantes que celles observées pour les procaryotes
- (3) la séparation des groupes majeurs Eucaryotes est survenu quasi simultanément

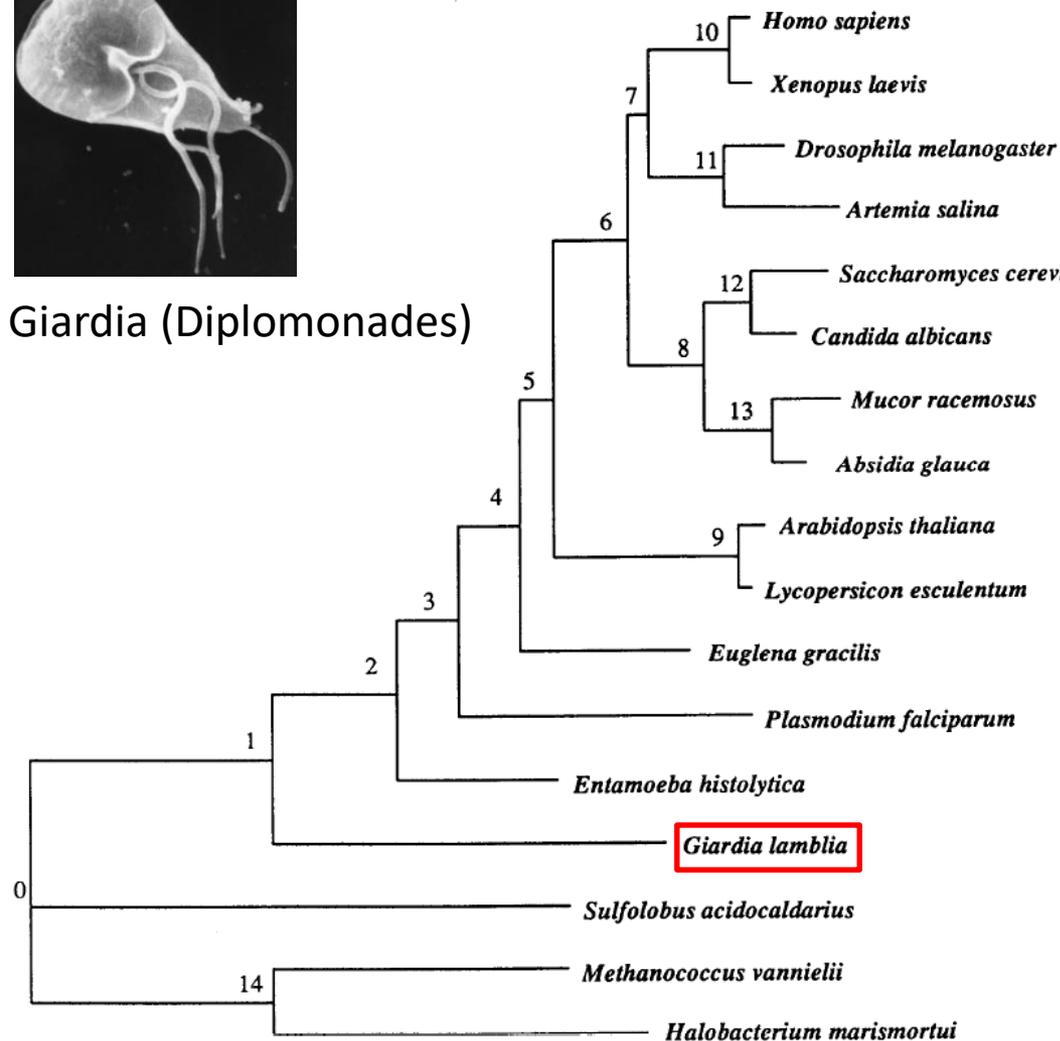
Est-ce que ces hypothèses peuvent être validées (phylogénie basé sur d'autres marqueurs)?

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

1994



Giardia (Diplomonades)



Protein Phylogeny Gives a Robust Estimation for Early Divergences of Eukaryotes: Phylogenetic Place of a Mitochondria-lacking Protozoan, Giardia lamblia

Tetsuo Hashimoto,* Yoshihiro Nakamura, ‡ Fuminori Nakamura, § Tetsuro Shirakura, # Jun Adachi, † Nobuichi Goto, # Ken-ichi Okamoto, § and Masami Hasegawa* †

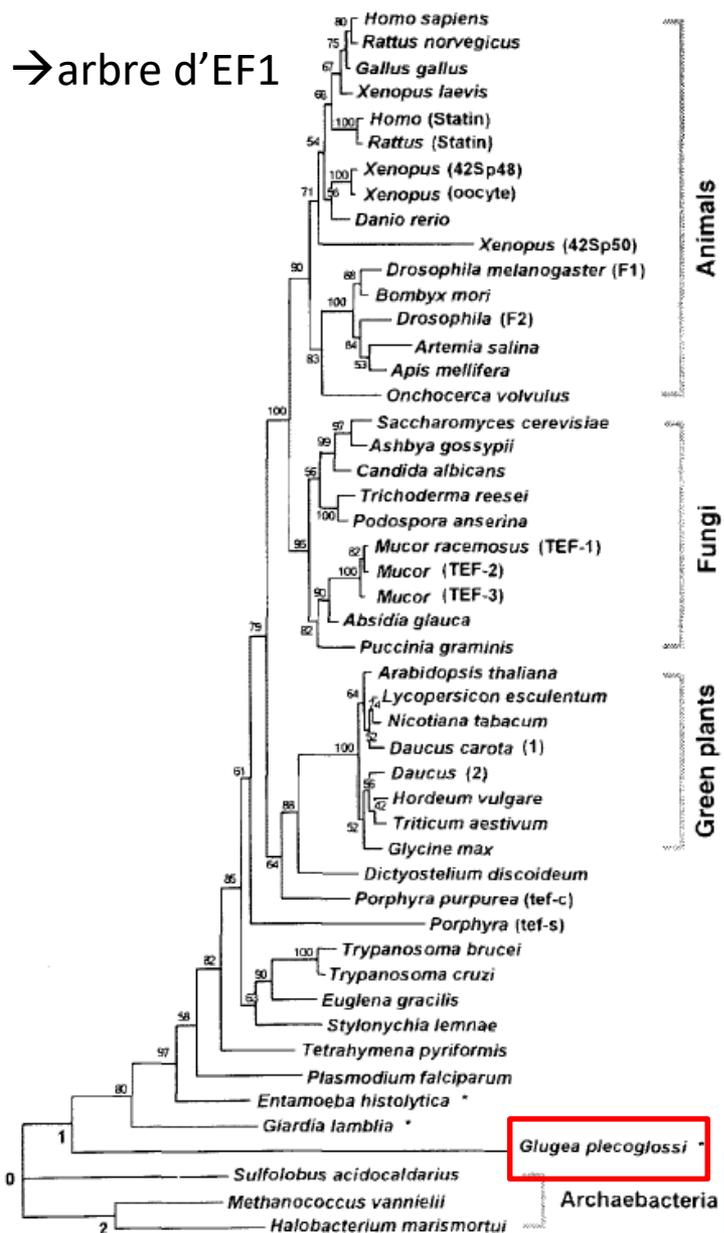
*The Institute of Statistical Mathematics and †Department of Statistical Science, Graduate University for Advanced Study, and ‡Laboratory of Gene Manipulation and §Department of Medical Biology, School of Medicine, and #Department of Oral Microbiology, School of Dentistry, Showa University

- parasite intestinal (van Leeuwenhoek)
- petit génome 1.2 Mpb
- sans RE et Golgi observable
- sans mitochondrie

-la phylogénie de EF1- α semble confirmer le placement de Giardia (Diplomonades) à la base des Eucaryotes

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

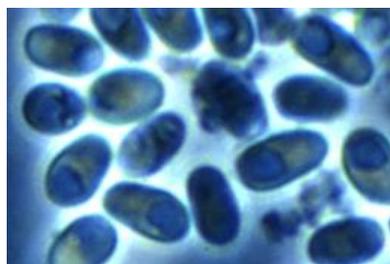
→ arbre d'EF1



J. Biochem. 120, 1095-1103 (1996)

Complete Nucleotide Sequences of the Genes Encoding Translation Elongation Factors 1 α and 2 from a microsporidian parasite, *Glugea plecoglossi*: Implications for the Deepest Branching of Eukaryotes¹

Takashi Kamaishi,^{*,1,2} Tetsuo Hashimoto,^{1,2} Yoshihiro Nakamura,² Yutaka Masuda,¹ Fuminori Nakamura,^{*} Ken-ichi Okamoto,^{*} Makoto Shimizu,¹ and Masami Hasegawa¹

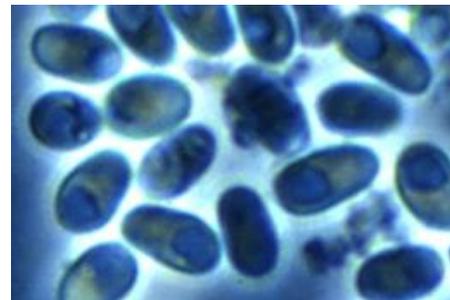
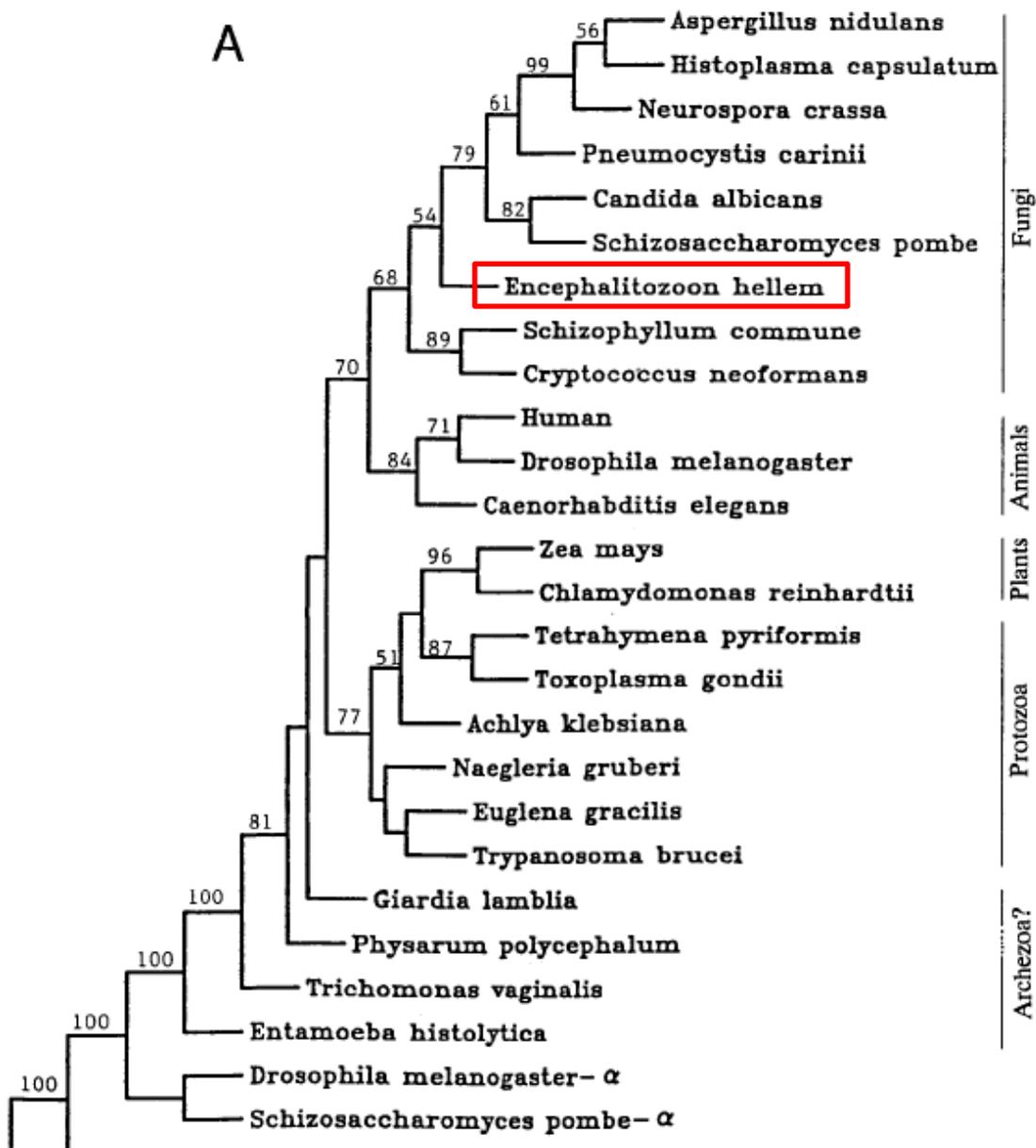


Glugea plecoglossi
Microsporidia

- parasites chez les animaux
- petit génome 2.9 Mpb
- les gènes 18S-23S fusionnées
- pas de mitochondries ni de Golgi observable

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

A



→ arbre de la β -tubuline place les microsporidies avec les champignons?!?

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

Alignement des séquences du facteur d'élongation EF1 α

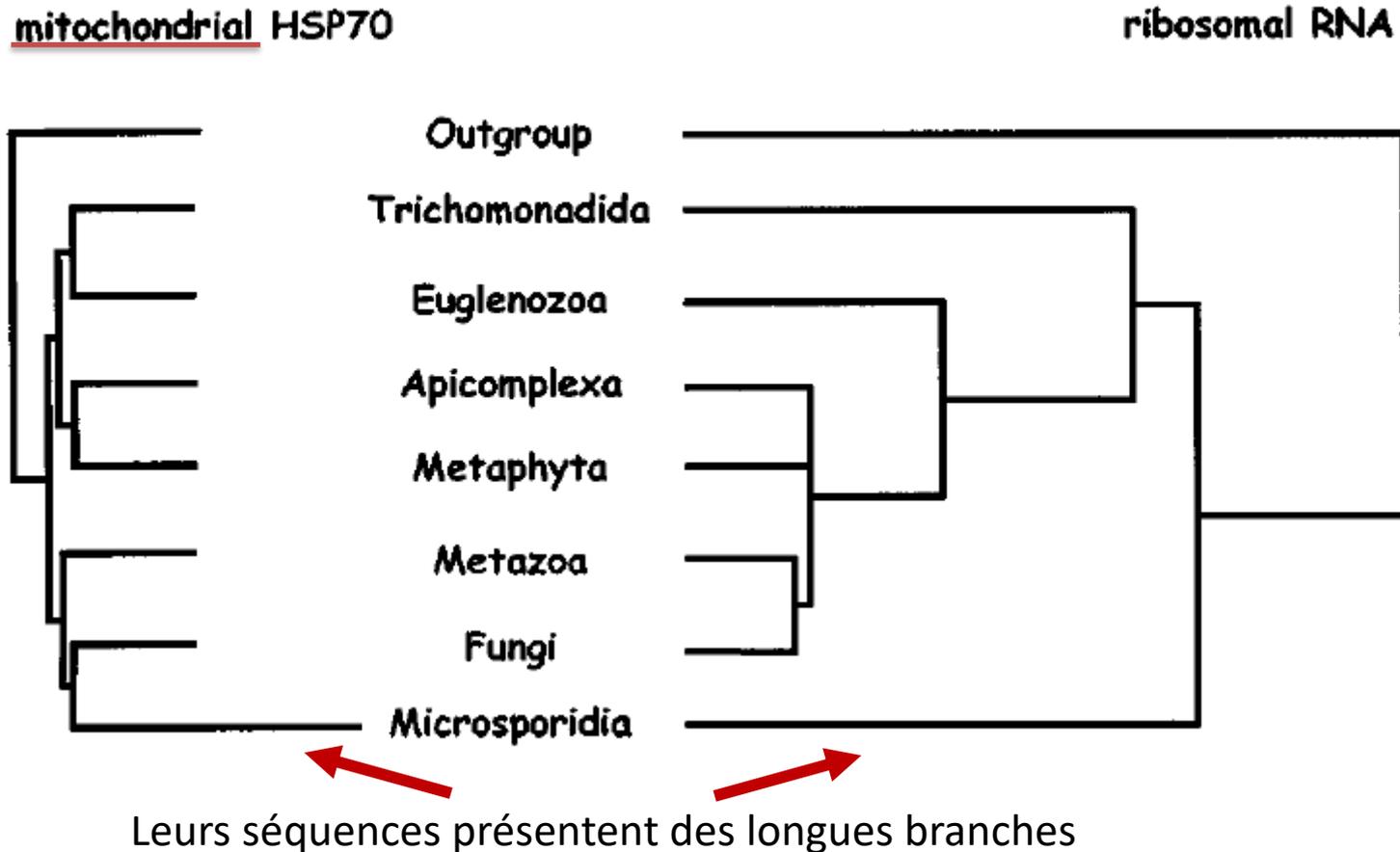
insertion spécifique
des champignons!

		A	B
Eukaryotes → <i>Saccharomyces</i>	E.a.	AAGVGEFEAGISKNGQTRH	WFKGWKVTTRKDGNASGTTLL
	<u>S.c.</u>	<u>AGGVGEFEAGISKDGGQTRH</u>	<u>WYKGEKETKAGVYKGTLL</u>
	K.L.	DSTYGGFEAGISKDGGQTRH	WYKG-----PTLL
	T.c.	ASPQGEFEAGISKDGGQTRH	WYKG-----PILV
	P.f.	PADYGGFDAAFSKEGQTKH	WYKG-----RTL I
	E.b.	AAGTGEFEAGISKNGQTRH	WYKG-----PTL I
	G.l.	AAGQGEFEAGISKDGGQTRH	WYEG-----PCL I
	<u>G.p.</u>	<u>PCATGEFEKSCISG-GTLKDH</u>	<u>WFKGWKPVSGAGDSI-FTLE</u>
Archaeobacteria	S.a.	SAKKGEYEAGMSAEGQTRH	WYNG-----PTLE
	E.a.	AADD-----GVQP--QTQEH	WYDG-----EILL
	M.v.	NVDDAKS--GIQP--QTRH	WYKG-----PTIA
Eubacteria	E.c.	AATD-----GPMP--QTRH	WEAK-----ILELA
	T.a.	AATD-----GPMP--QTRH	AYKP-----IQELL
	L.a.	SAAD-----GPMP--QTRH	WYDK-----ILKLM
Organelle	S.c. (mit)	AATD-----GQMP--QTRH	GEQA-----MKLLL
	A.L. (chl)	SGAD-----GPMP--QTKH	GEQA-----IYELM
		120 130	210 220

-les indels: il est peu probable qu'il s'agit d'une évolution convergente de la séquence

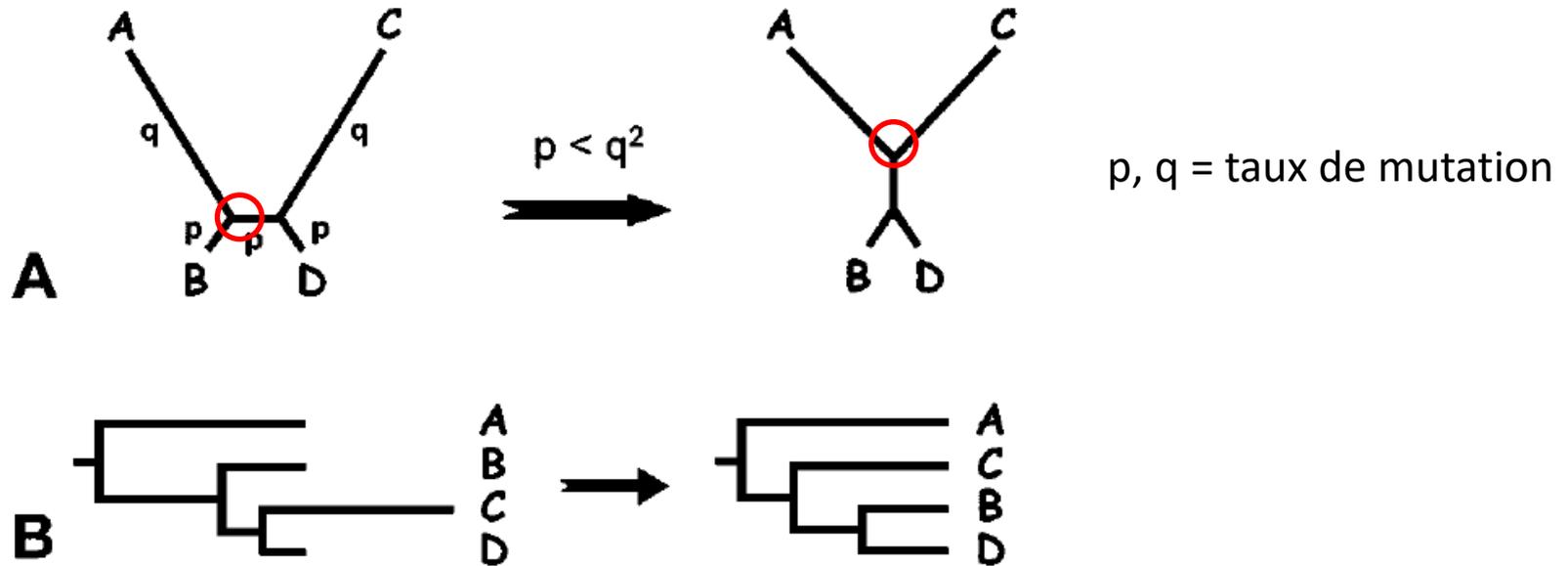
L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

→ l'ARN ribosomal et l'HSP70 (de type mitochondrial) ne racontent pas la même histoire



L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

→ Attraction des longues branches



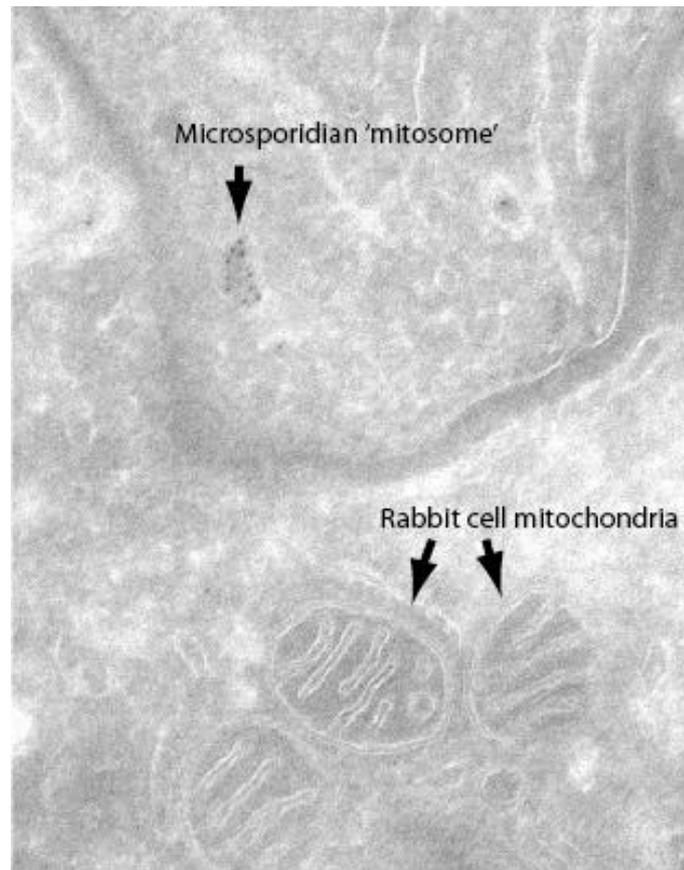
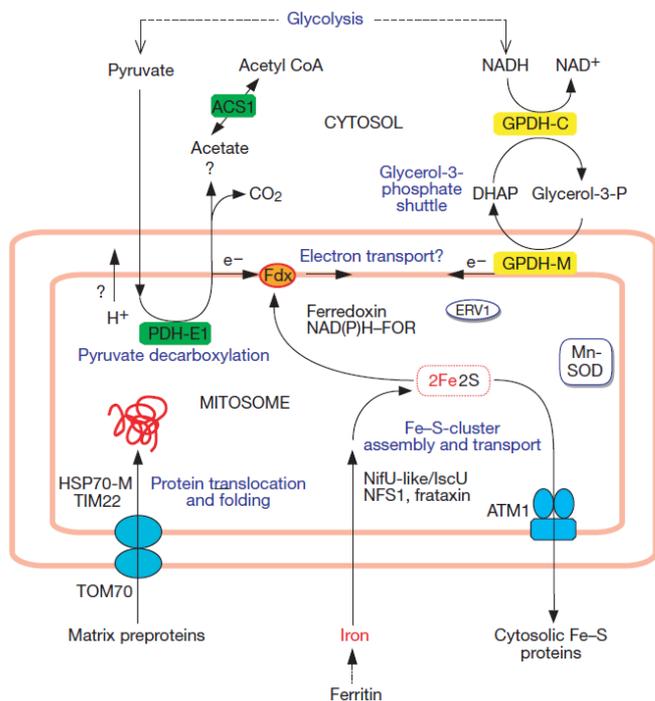
- les séquences les plus similaires seront regroupés (celles qui évoluent lentement dans notre exemple)
- par défaut les autres séquences (celles qui évoluent rapidement seront également regroupées)

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

Genome sequence and gene compaction of the eukaryote parasite *Encephalitozoon cuniculi*

2001

Michaël D. Katinka*, Simone Duprat*, Emmanuel Cornillot†, Guy Méténier†, Fabienne Thomarat‡, Gérard Prensier†, Valérie Barbe*, Eric Peyretailade†, Philippe Brottier*, Patrick Wincker*, Frédéric Delbac†, Hicham El Alaoui†, Pierre Peyret†, William Saurin*, Manolo Gouy‡, Jean Weissenbach* & Christian P. Vivarès†

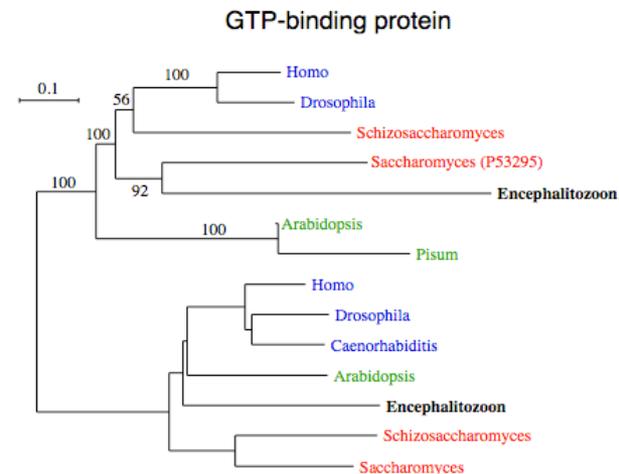
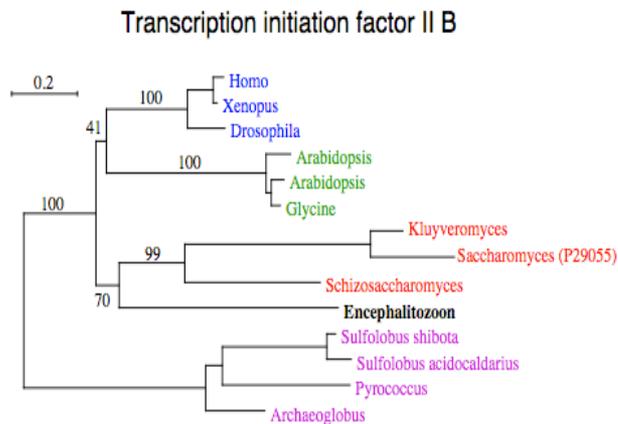
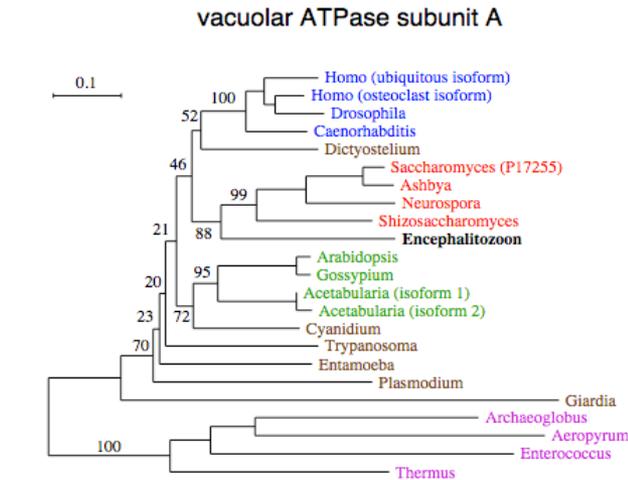
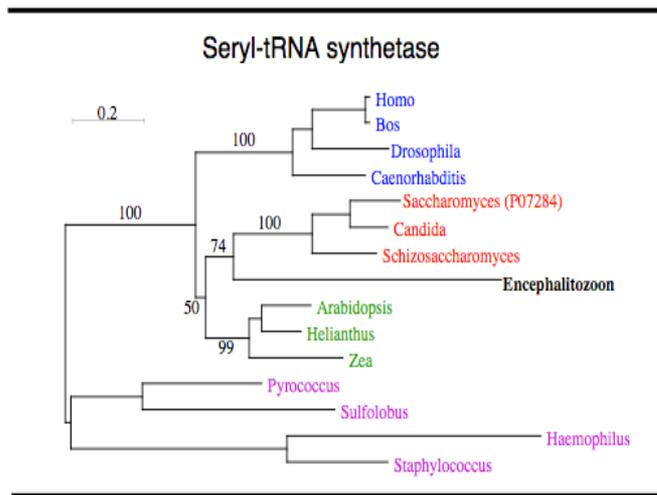


→ présence des organites dérivés de la mitochondrie

→ mitosomes: pas de production d'ATP, pas de génome

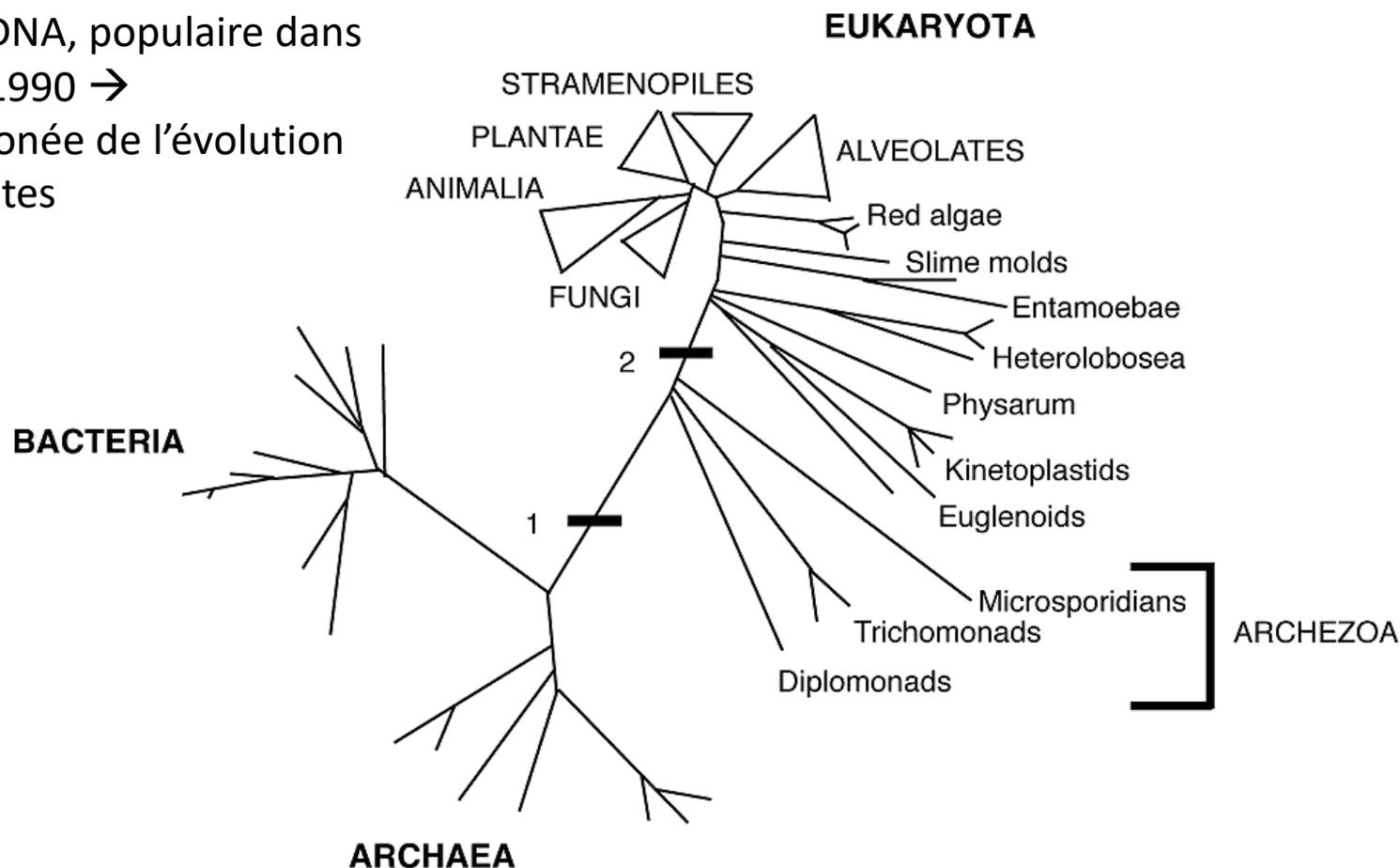
L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

→ les microsporidies sont des champignons fortement dérivés (adaptation au parasitisme)



L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

arbre 18S rDNA, populaire dans les années 1990 → une vue erronée de l'évolution des Eucaryotes



→ l'ordre d'émergence reflète la vitesse d'évolution des séquences!
→ ou se trouvent les « Eucaryotes basaux »?

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

The new phylogeny of eukaryotes

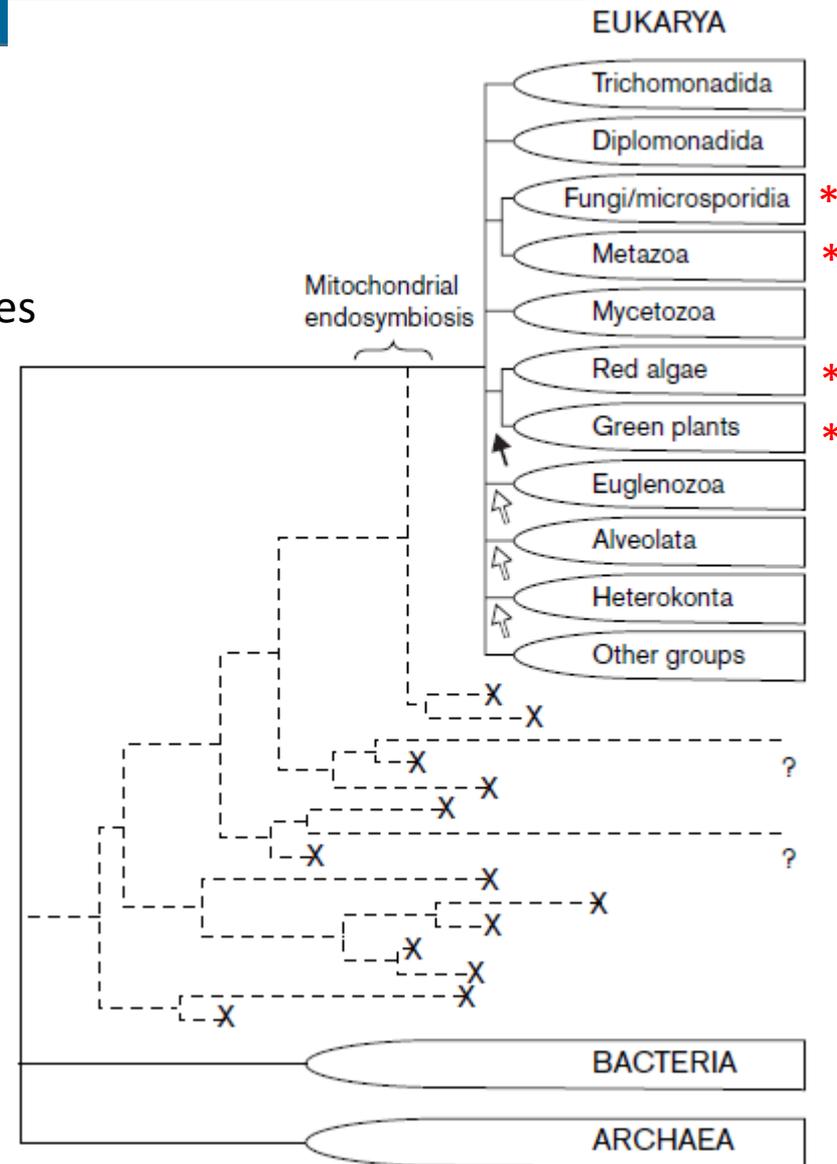
Hervé Philippe*, Agnès Germot† and David Moreira‡

→ utilisation des nouvelles données (séquences) et meilleures méthodes de reconstruction des phylogénies

→ L'hypothèse « Big Bang » pour l'évolution des Eucaryotes:

→ tous les groupes majeurs ont émergé quasi simultanément, seulement deux supergroupes peuvent être reconnus (* opisthokonta et plantae)

→ les relations de parenté des autres groupes ne peuvent pas être déterminé

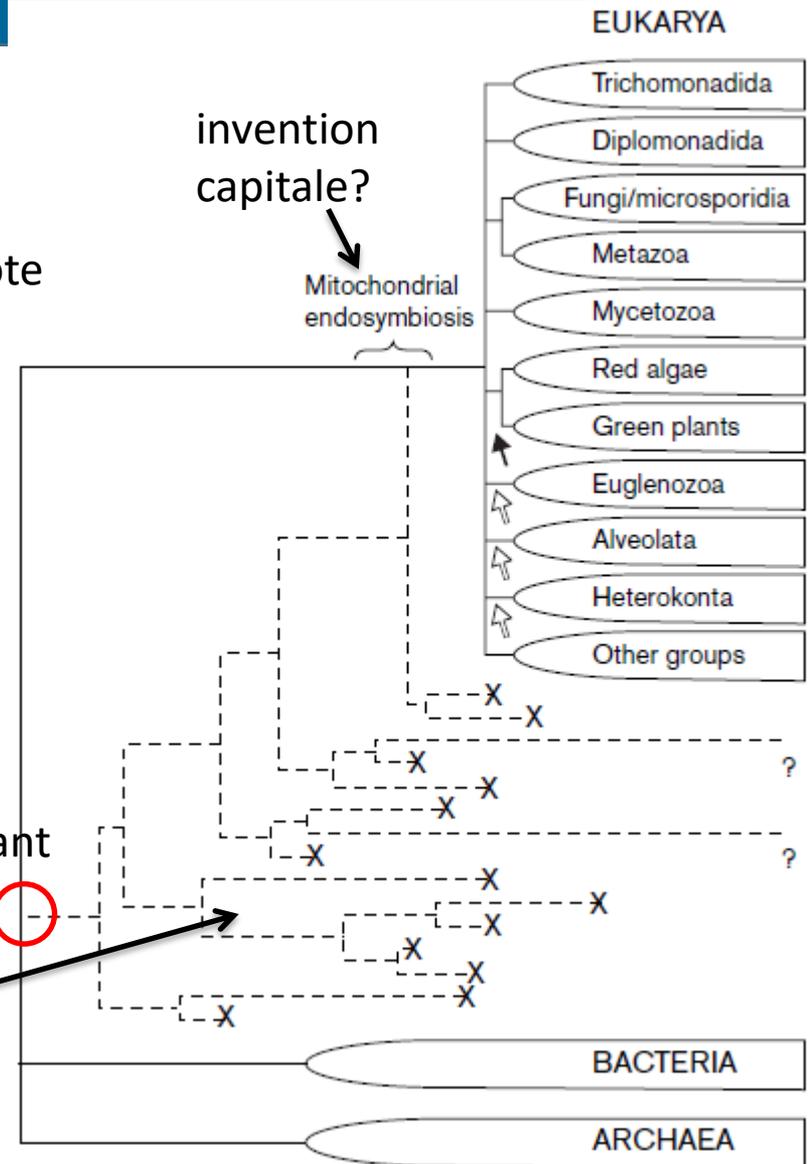


Philippe et al., Current Opinion in Genetics & Development 2000, 10:596–601

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

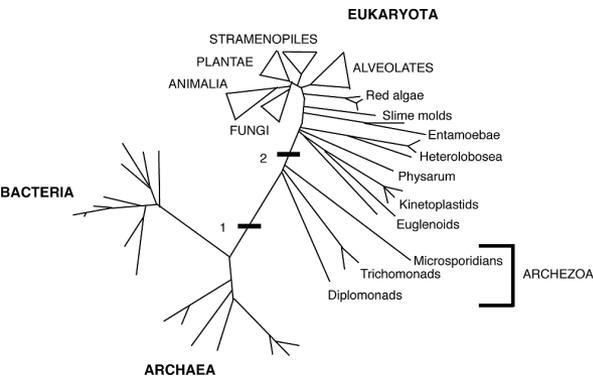
- très longue branche sépare les Eucaryotes des procaryotes
- cela ne signifie pas qu'aucune autre lignée eucaryote n'a existé
- le premier ancêtre commun des Eucaryotes aurait pu être un organisme très différent des Eucaryotes modernes
- pourquoi la disparition massive et la diversification massive?
- la symbiose mitochondriale dans la lignée conduisant à des Eucaryotes modernes a pu donner l'avantage sélectif et permettre la diversification

disparition massive



Philippe et al., Current Opinion in Genetics & Development 2000, 10:596–601

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire



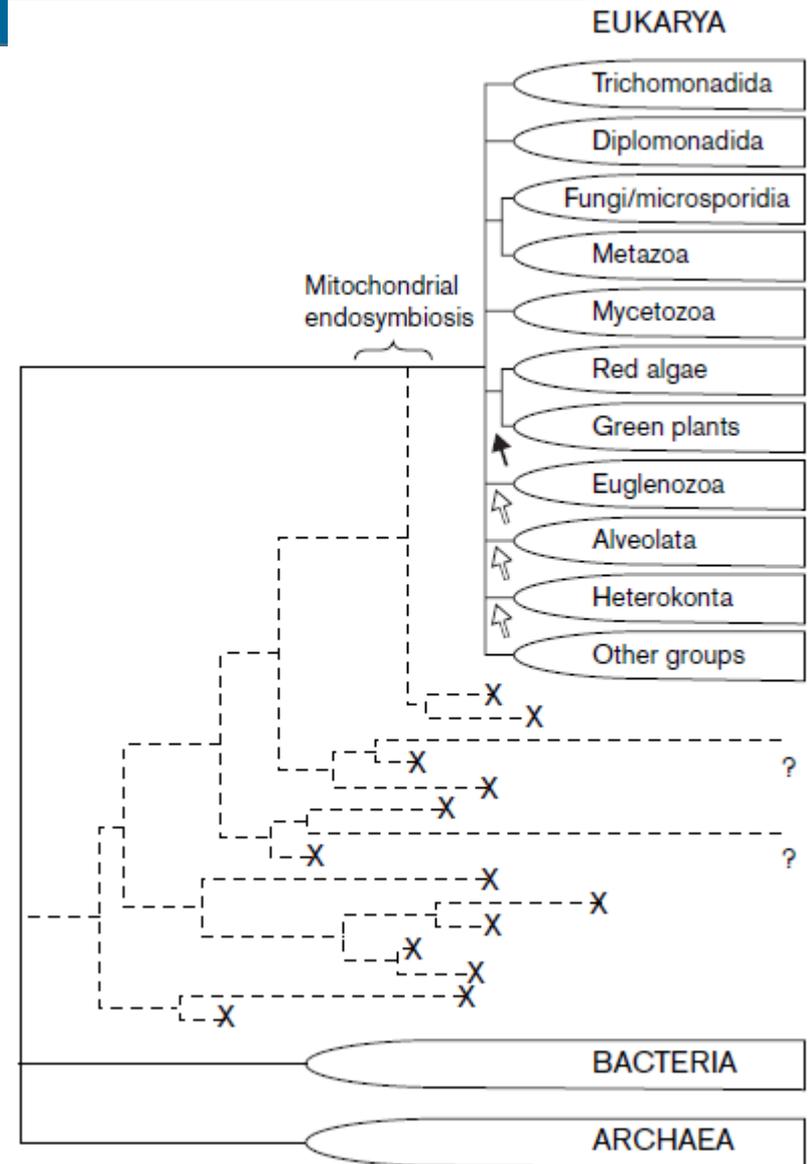
→ les hypothèses/observations:

- (1) les diplomonads, microsporidia et trichomonas sont les reliques vivantes de la période « avant la mitochondrie » de l'évolution eukaryote → ARCHEZOA
- (2) les distances évolutives moléculaires entre les phylum Eucaryotes sont plus importantes que celles observées pour les prokaryotes
- (3) la séparation des groupes majeurs Eucaryotes est survenu quasi simultanément

Est-ce que ces hypothèses peuvent être validées (phylogénie basé sur d'autres marqueurs)?

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

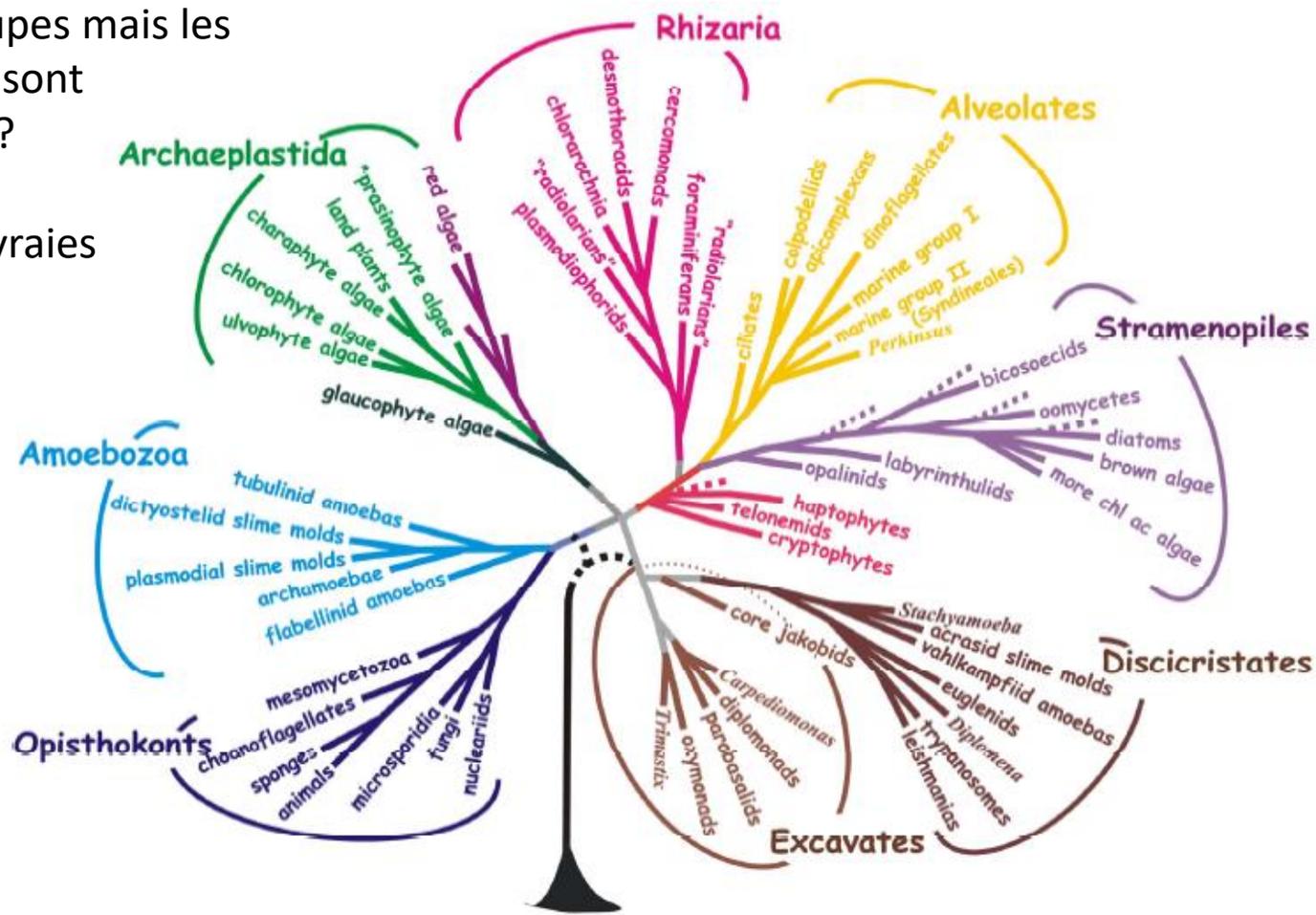
- les lignées basales émergent dans la « couronne »
- les hypothèses 1 et 2 sont invalidés: actuellement nous ne connaissons pas d'Eucaryotes « primitifs » (1); la diversité des Eucaryotes (tous les descendants d'un organisme possédant la mitochondrie) n'est pas plus grande que celle des procaryotes (2)
- l'hypothèse (3) est confirmée: la diversification *rapide* des Eucaryotes en lignées majeurs



L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

→ 2008 Globalement consensus pour la définition des grandes groupes mais les relations entre les groupes sont débattues: Ou est la racine?

→ difficile à identifier des vraies lignées basales par les phylogénies moléculaires (LBA)



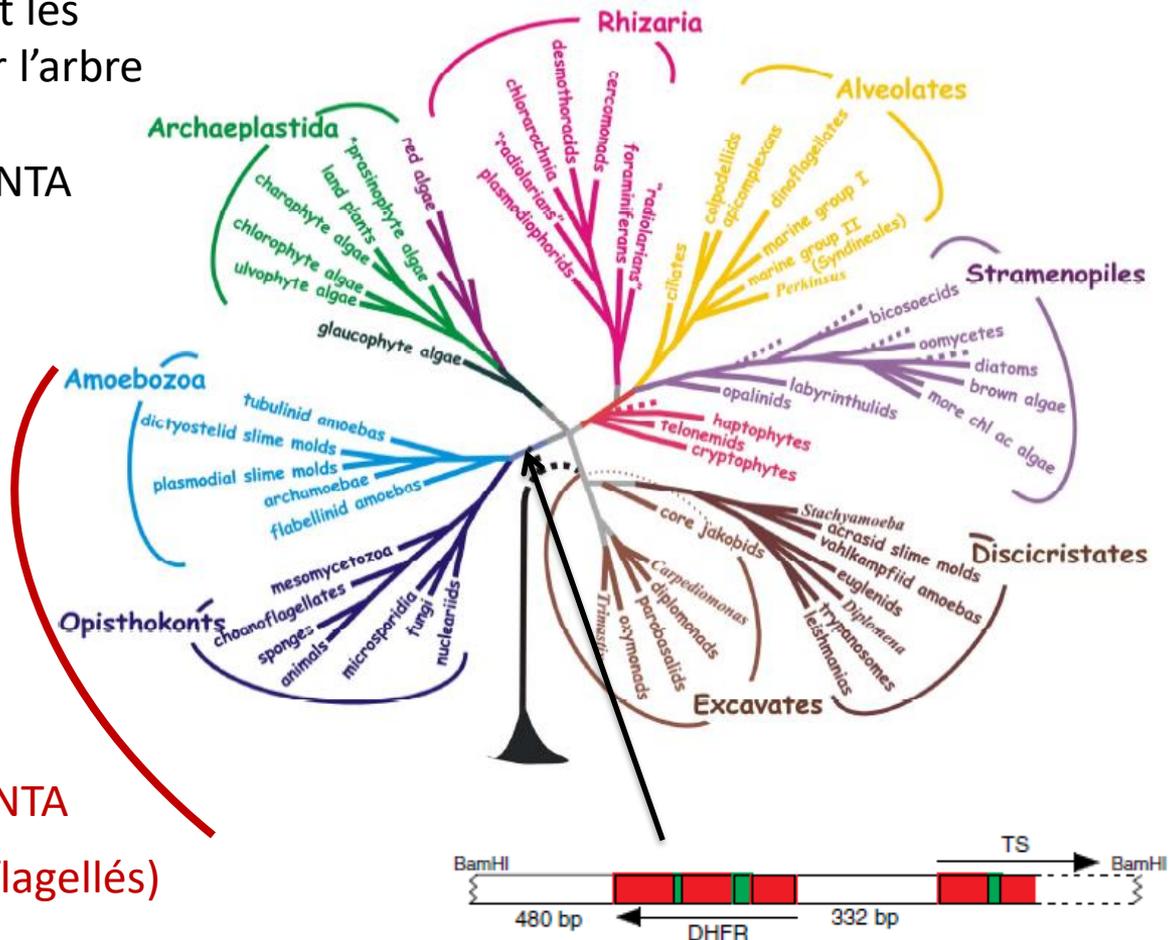
Baldauf, Journal of Systematics and Evolution 46 (3): 263–273 (2008)

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

Stechmann and Cavalier-Smith, Current Biology Vol 13

→ Cavalier-Smith et coll. cherchent les synapomorphies pour enraciner l'arbre

→ Le paradigme UNIKONTA - BIKONTA



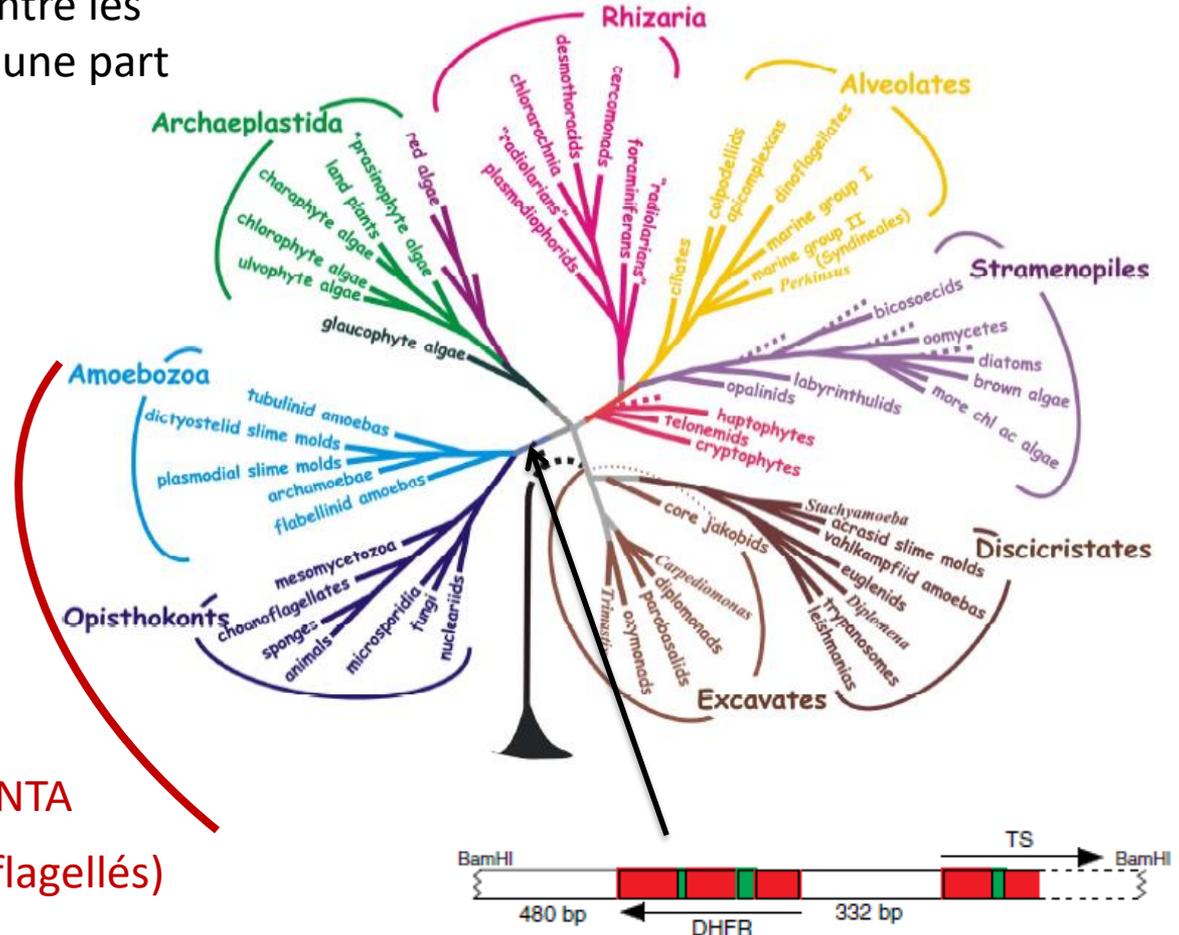
UNIKONTA
(tous les Eucaryotes uniflagellés)

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

Stechmann and Cavalier-Smith, Current Biology Vol 13

→ 2003: la racine sur la branche entre les Opisthokonta et Amoebozoa d'une part et tous les autres d'autre part

→ synapomorphie: les gènes codant pour la DHFR et TS sont fusionnés (les fusions de gènes sont rares)



→ Problème: DHFR/TS sont quasi absents chez les Amoebozoa → un transfert latéral à partir des autres Eucaryotes et/ou bactéries ne peut pas être exclu

L'arbre phylogénétique des Eucaryotes - brève histoire

2014

An Alternative Root for the Eukaryote Tree of Life

Ding He,^{1,2} Omar Fiz-Palacios,^{1,2} Cheng-Jie Fu,¹
Johanna Fehling,^{1,3} Chun-Chieh Tsai,¹
and Sandra L. Baldauf^{1,*}

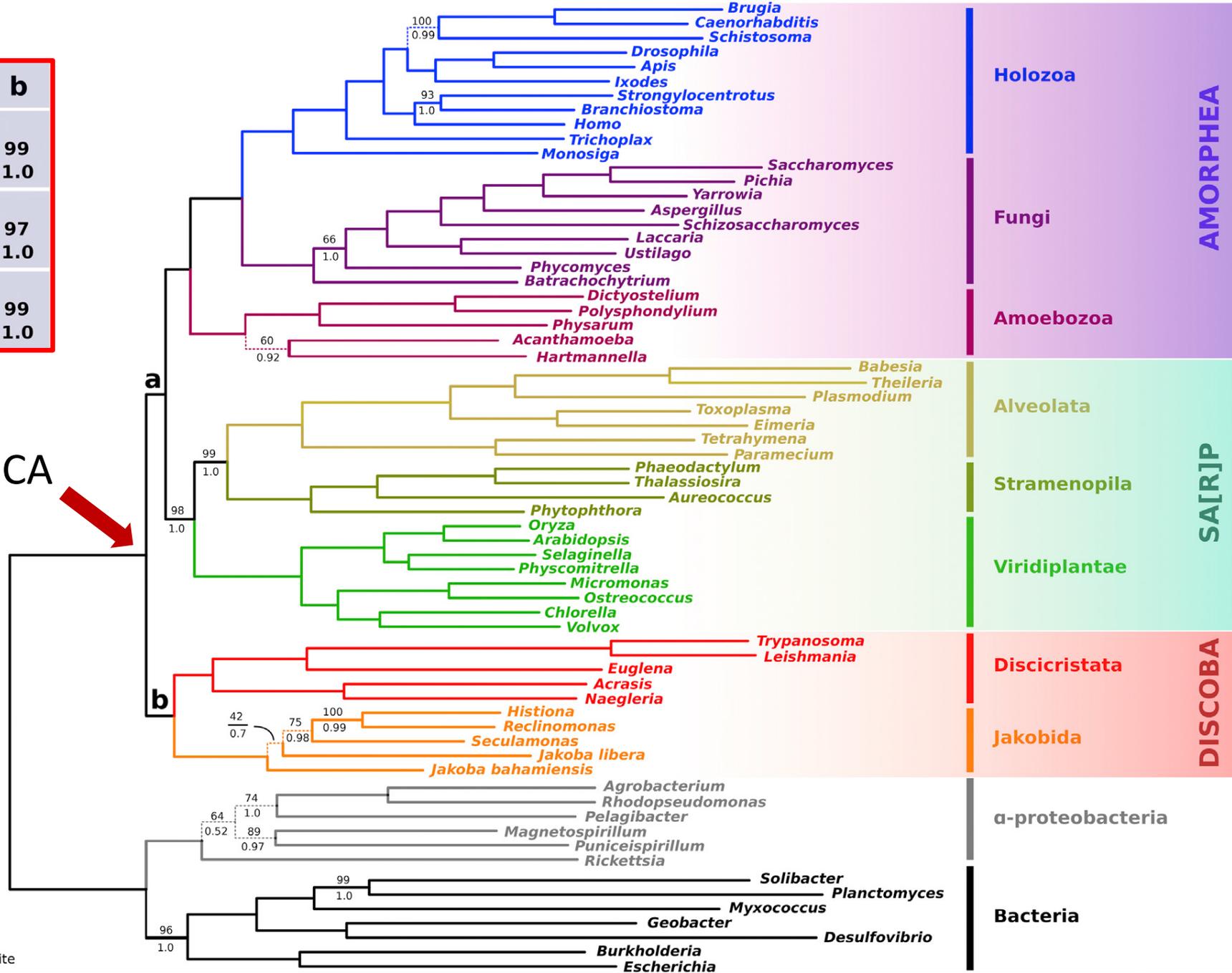
g
id

- trouver la racine: définition des relations fondamentales entre les lignées; définition de LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor) → l'héritage partagé des toutes les espèces modernes
- idée: utiliser euBacs (protéines eucaryotes d'origine bactérienne) comme groupe externe « proche » pour minimiser LBA
- euBacs, critères de sélection: (1) d'origine bactérien; (2) universel ou presque; (3) signal phylogénétique fort (obtention d'une phylogénie d'Eucaryotes cohérente), pas de duplication, pas de HGT
- 281 euBacs identifiés 37 retenus (la majorité ne rempli pas le critère 3)

He et al., Current Biology 24, 465–470, February 17, 2014

	a	b
M		
mIBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
mIBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
mIBP	100	99
biPP	0.99	1.0

LECA





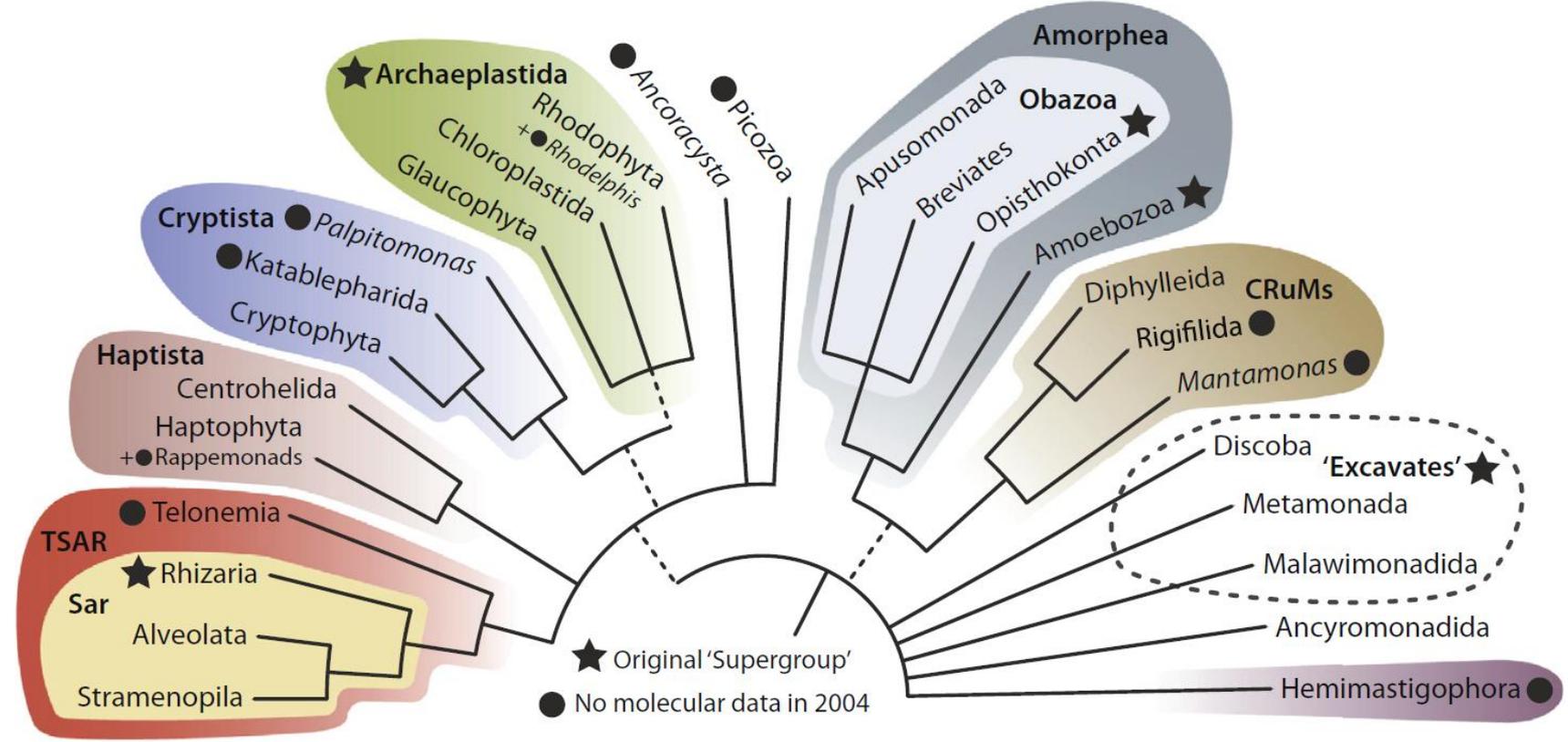
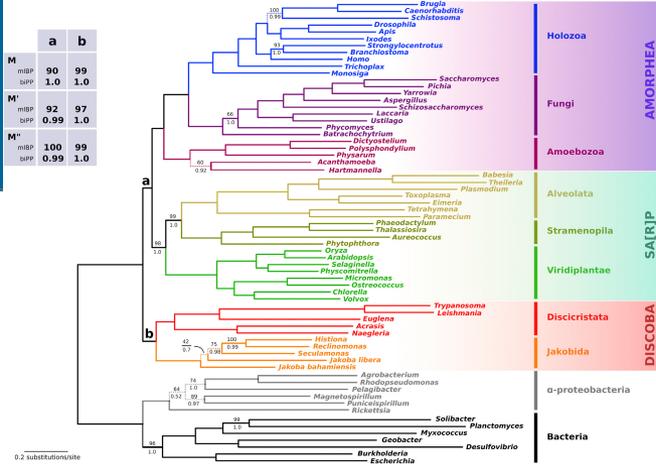
Review

The New Tree of Eukaryotes

Fabien Burki,^{1,2,*,@} Andrew J. Roger,^{3,4} Matthew W. Brown,^{5,6} and Alastair G.B. Simpson^{4,7,*}

“The current eToL is derived almost exclusively from molecular phylogenies, in contrast to earlier models that were syntheses of molecular and other biological data.”

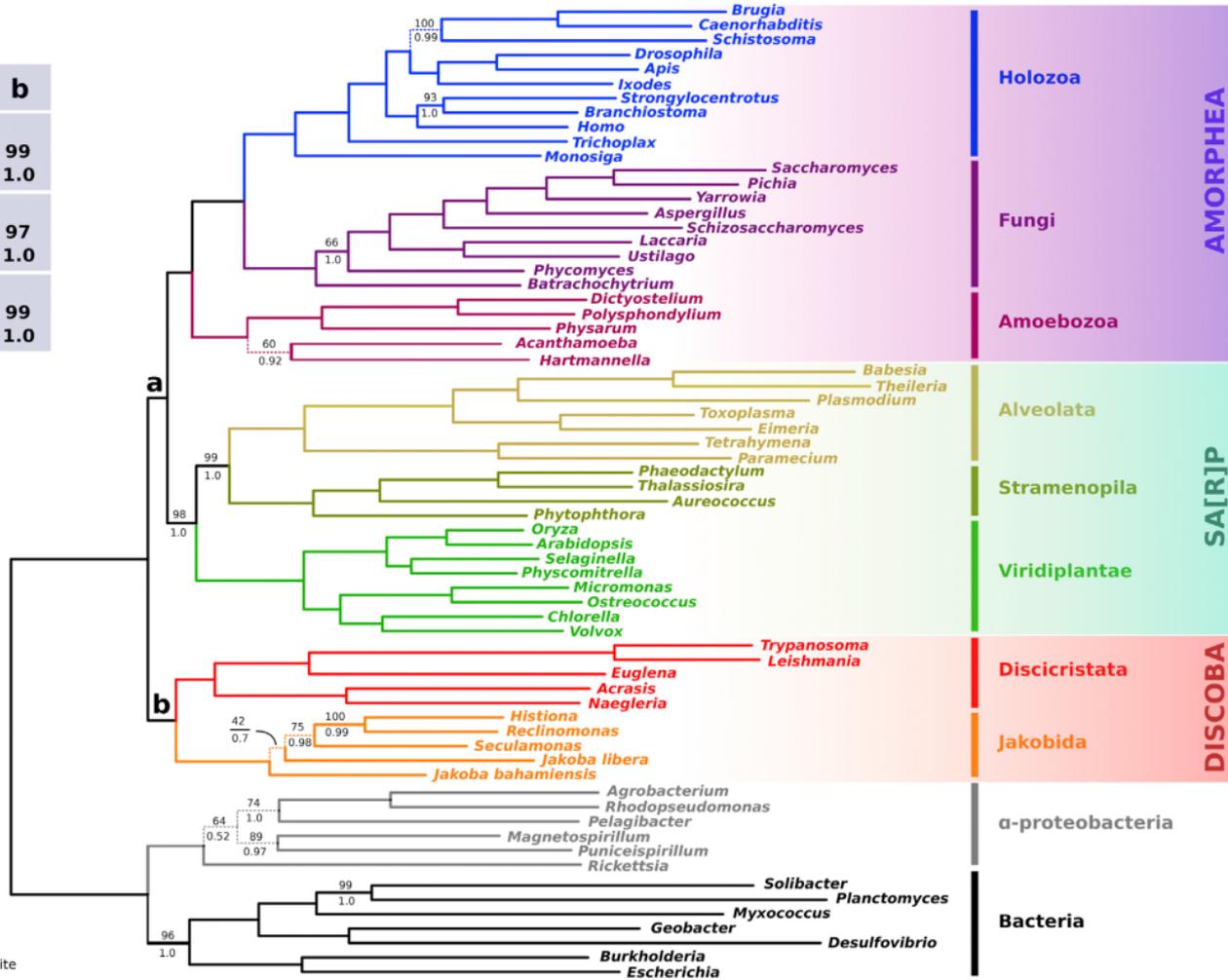
“Most current supergroups lack defining morphological or cell-biological characteristics, making the supergroup label even more arbitrary than before.”



Burki et al., 2020, Trends Ecol Evol

Classification actuelle des Eucaryotes

	a	b
M		
mIBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
mIBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
mIBP	100	99
biPP	0.99	1.0



Jakobida:
Histiona
Reclinomonas
Seculamonas
Jakoba

← lignée qui a divergé avant la lignée qui a conduit aux plantes, animaux et champignons

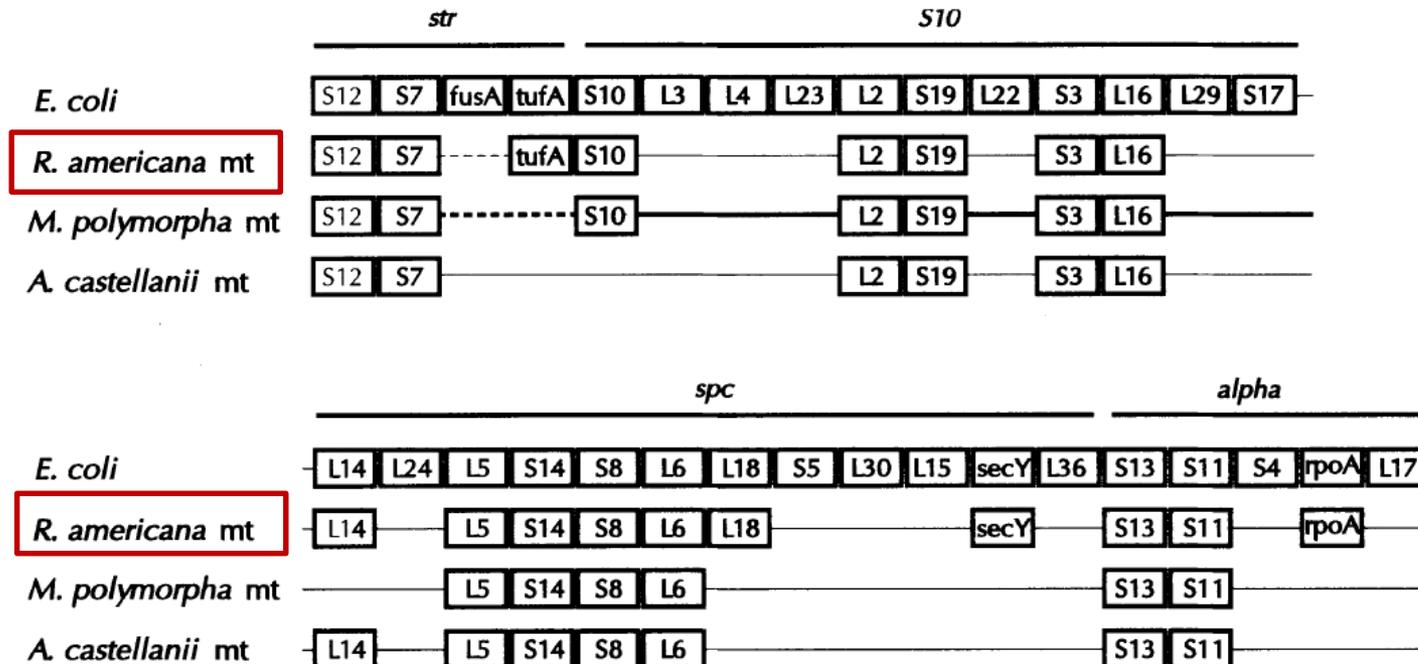
An ancestral mitochondrial DNA resembling a eubacterial genome in miniature

B. Franz Lang*, Gertraud Burger*, Charles J. O'Kelly†, Robert Cedergren*, G. Brian Golding‡, Claude Lemieux§, David Sankoff¶, Monique Turmel§ & Michael W. Gray||

Nature, 1997

-le génome mitochondrial des Jakobides plus riche en gènes (~100 vs. 13 chez les autres Eucaryotes)

-vestiges des opérons bactériens



http://tolweb.org/Reclinomonas_americana/97410

-les mitochondries possèdent l'ARN polymérase du type viral (T3/T7, une seule protéine) mais pas ceux de *R. americana*!

Table 1 Protein-coding genes of identified function in *Reclinomonas americana* mitochondrial DNA

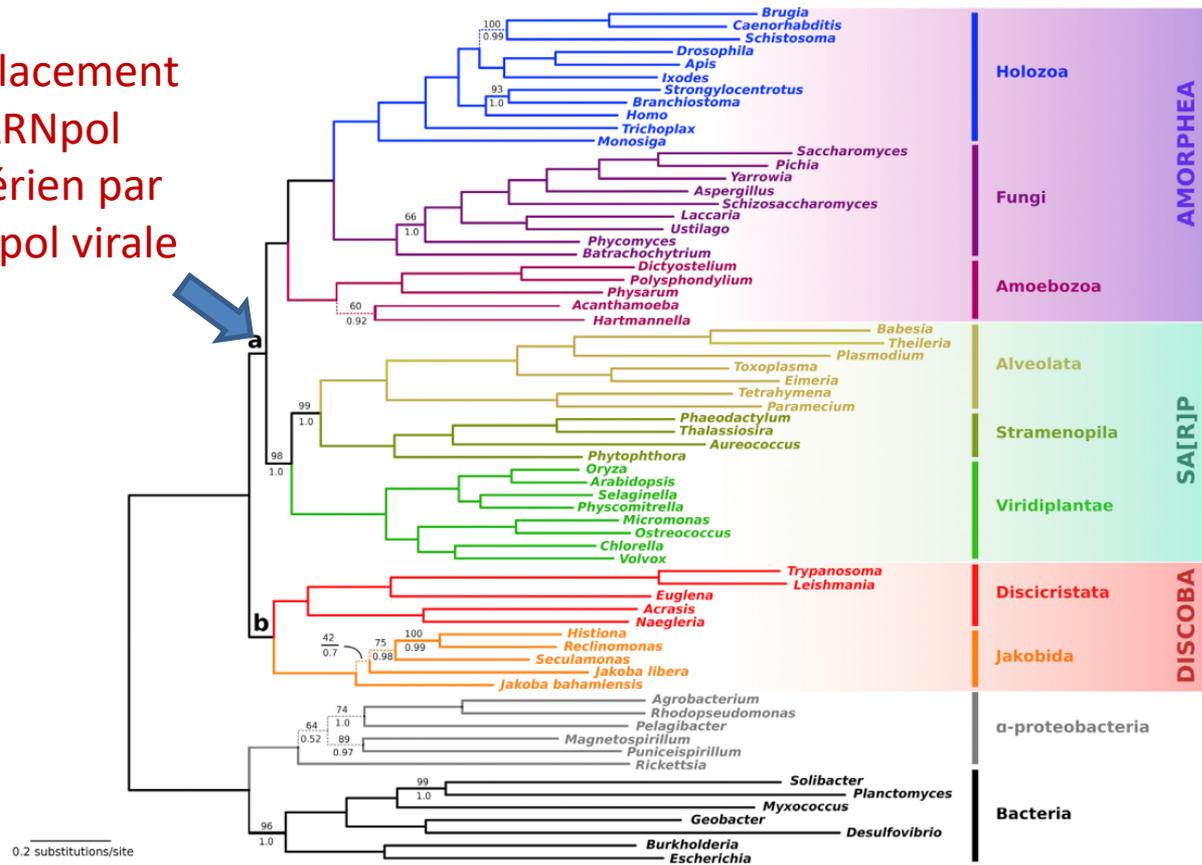
Electron transport and ATP synthesis	
Complex I	<i>nad 1, 2, 3, 4, 4L, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11</i>
Complex II	<i>sdh 2, 3, 4</i>
Complex III	<i>cob</i>
Complex IV	<i>cox 1, 2, 3</i>
Complex V	<i>atp 1, 6, 8, 9, 3</i>
Translation	
Small subunit ribosomal proteins	<i>rps 1, 2, 3, 4, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 19</i>
Large subunit ribosomal proteins	<i>rpl 2, 5, 6, 11, 14, 16 1, 10, 18, 19, 20, 27, 31, 32, 34</i>
Elongation factor	<i>tufA</i>
Transcription	
Core RNA polymerase	<i>rpo A, B, C</i>
Sigma-like factor	<i>rpoD</i>
Protein import/maturation	
Cytochrome oxidase assembly protein	<i>cox11</i>
SecY-type transporter	<i>secY</i>
ABC transporter	<i>yej R(=cc11), U, V, W</i>

Genes in bold and underlined are unique to *R. americana* mtDNA; the remainder have previously been found in mtDNA in other eukaryotes. An additional five protein-coding genes of unknown function are present in *R. americana* mtDNA (see Fig. 1).

Jakobida

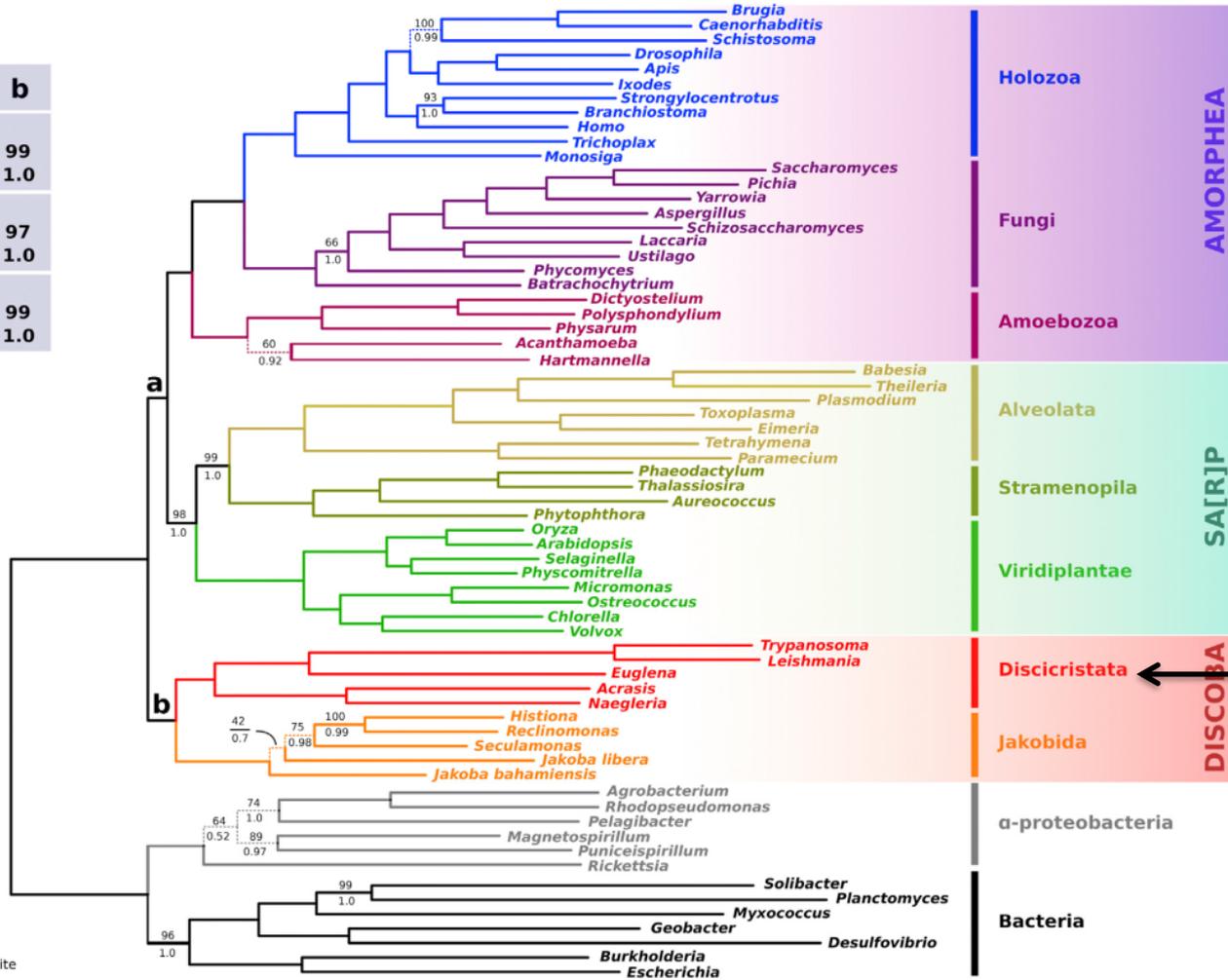
→ interprétation la plus simple: les mitochondries de Discoba ont retenu l'ARN pol ancestrale d'origine bactérienne, celle-ci a été remplacé par l'ARN pol T3/T7 dans l'ancêtre des SARP et Amorphea

Remplacement
d'ARNpol
bactérien par
l'ARN pol virale



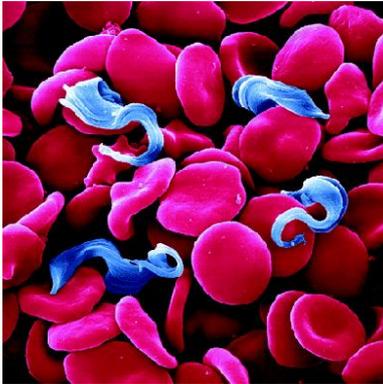
Classification actuelle des Eucaryotes

	a	b
M		
miBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
miBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
miBP	100	99
biPP	0.99	1.0

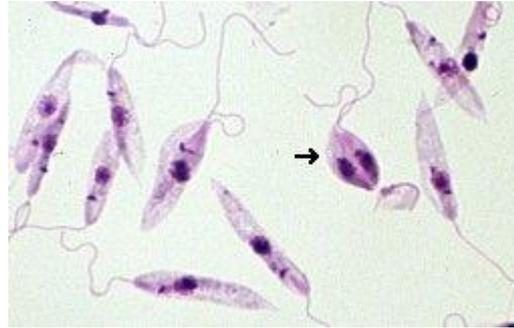


Discicristata: *Trypanosoma*
Leishmania
Euglena
Acrasis
Naegleria

Discicristata



Trypanosoma
mouche Tse-Tse
(la maladie du
sommeil)



Leishmania
vecteur mouches
(sand flies)



Euglena
Photosynthèse
(chloroplastes) ou
hétérotrophie



Acrasis rosea
moisissure

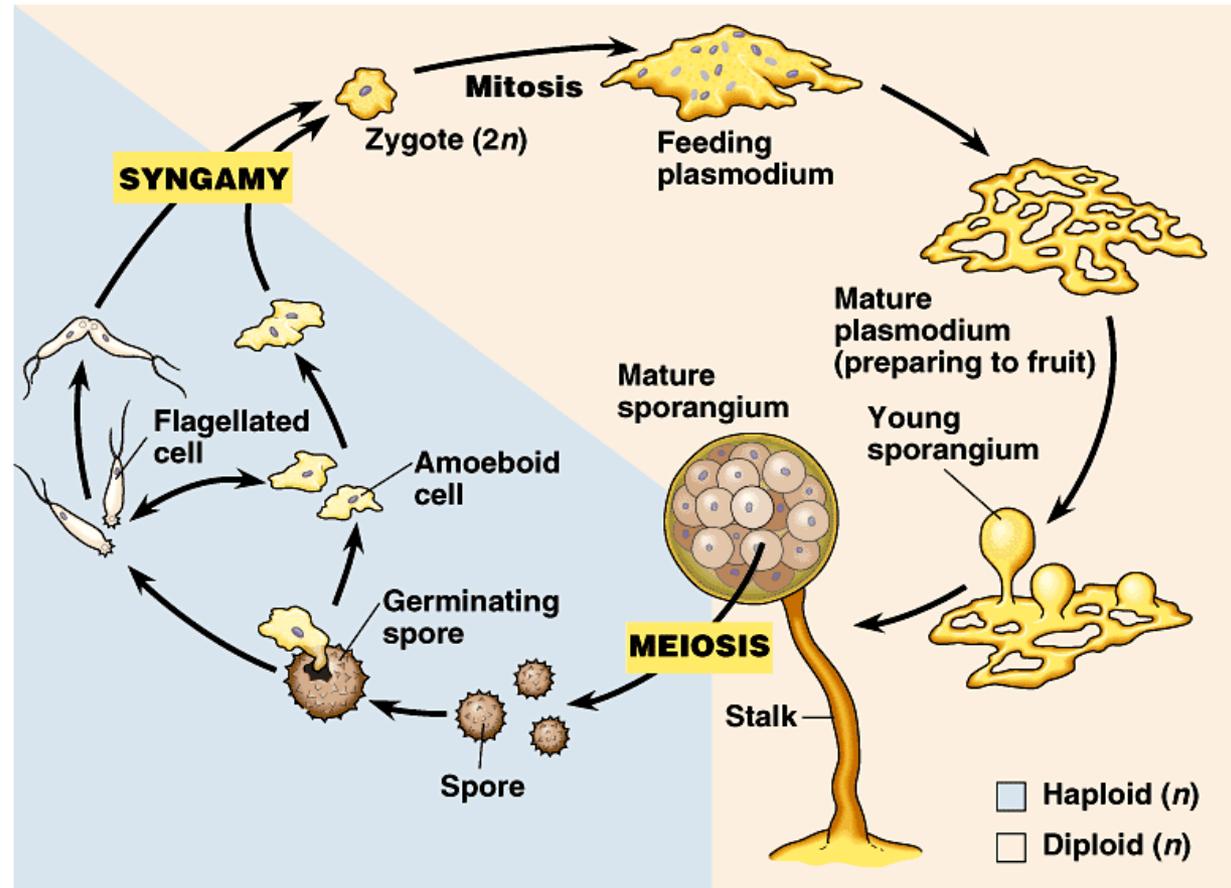


Naegleria fowleri

Discicristata

Acrasida – moisissures glaireuses (*Dictyostelium*, *Physarum*)

-présentent des similitudes phénotypiques avec les champignons (production des spores) et les amibes



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

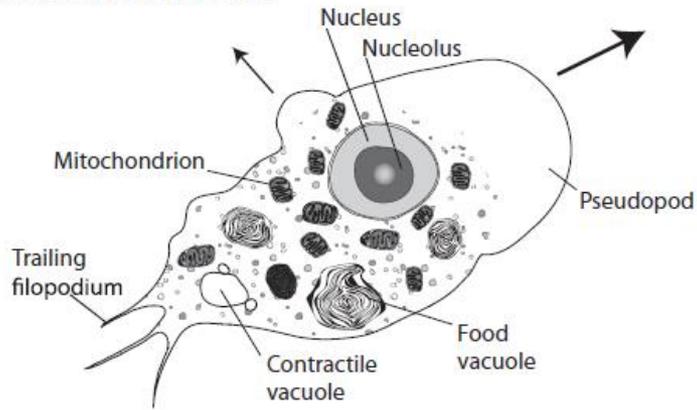
Discicristata



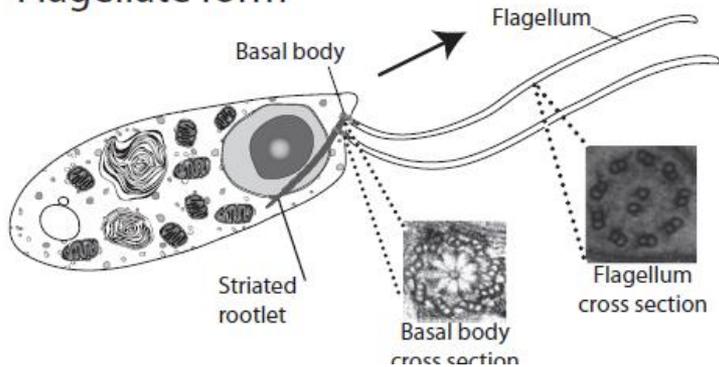
Discicristata

→ Naegleria

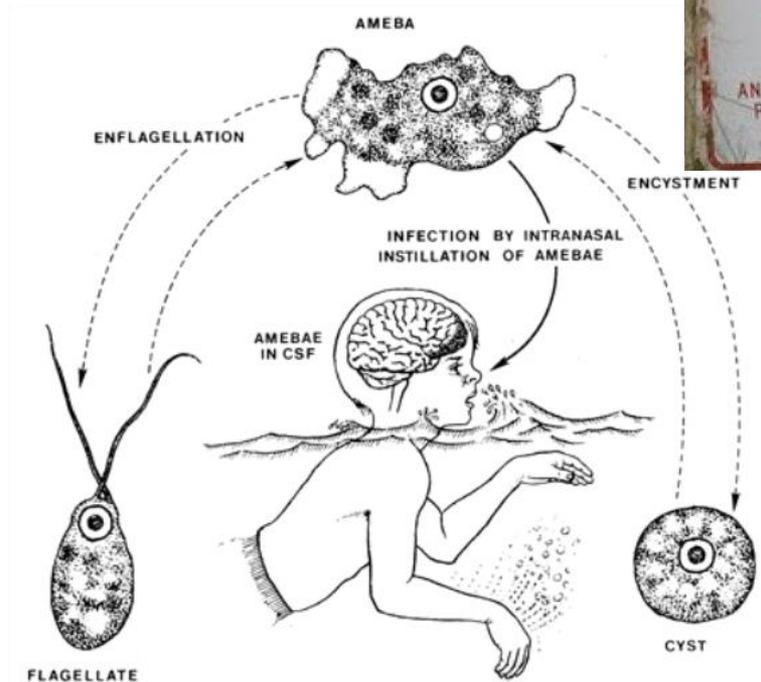
Amoeboid form



Flagellate form



N. fowleri - primary amoebic meningoencephalitis
→ “the brain-eating amoeba”



The Genome of *Naegleria gruberi* Illuminates Early Eukaryotic Versatility

Lillian K. Fritz-Laylin,^{1,10} Simon E. Prochnik,^{3,10} Michael L. Ginger,⁴ Joel B. Dacks,^{5,6} Meredith L. Carpenter,¹ Mark C. Field,⁶ Alan Kuo,³ Alex Paredez,¹ Jarrod Chapman,³ Jonathan Pham,⁷ Shengqiang Shu,³ Rochak Neupane,² Michael Cipriano,⁷ Joel Mancuso,⁸ Hank Tu,^{3,11} Asaf Salamov,³ Erika Lindquist,³ Harris Shapiro,³ Susan Lucas,³ Igor V. Grigoriev,³ W. Zacheus Cande,¹ Chandler Fulton,⁹ Daniel S. Rokhsar,^{1,3,*} and Scott C. Dawson^{7,*}

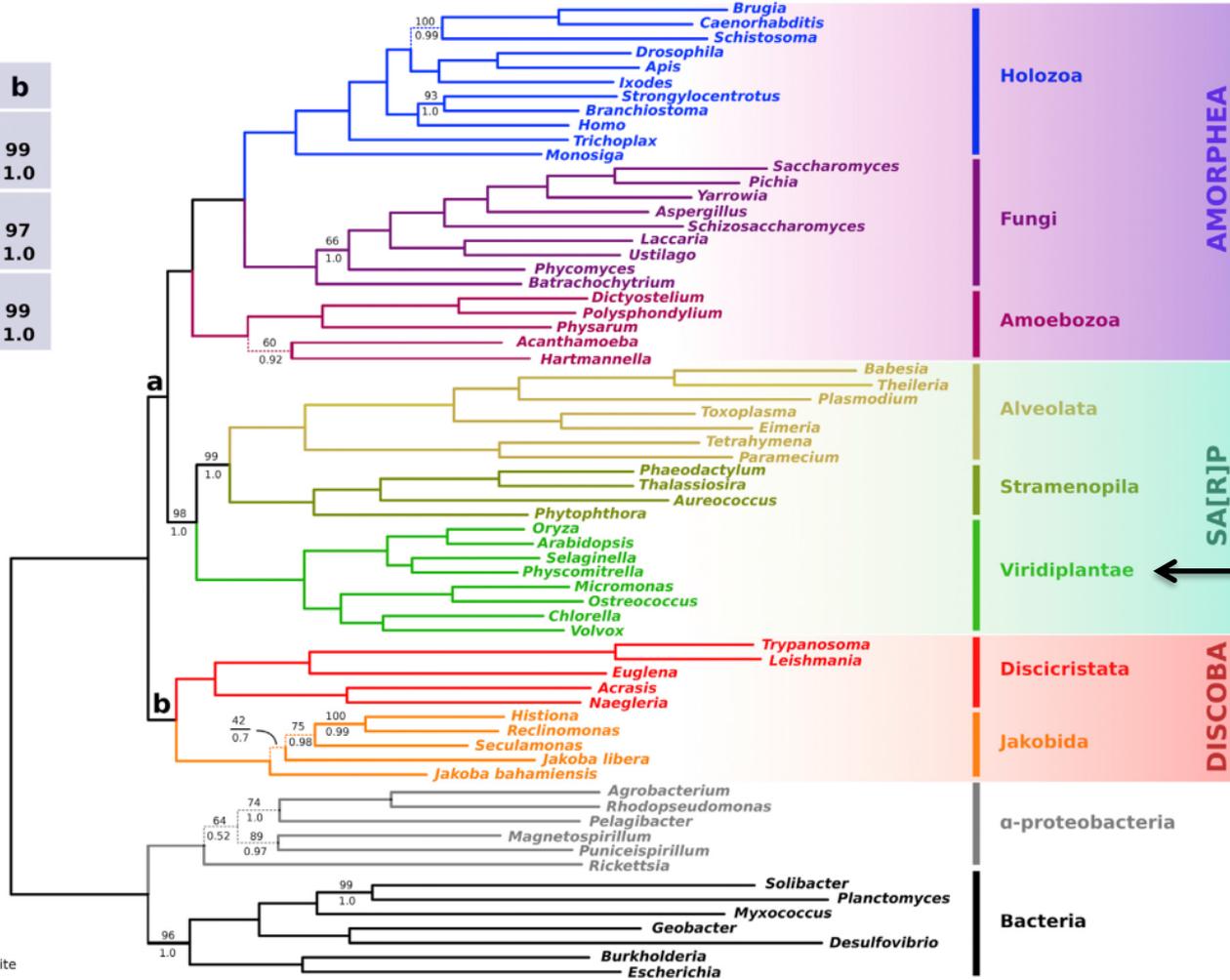
-L'évolution précoce des Eucaryotes est importante pour comprendre l'origine de la complexité biologique

-41 Mbp, comparaison de contenu en gènes entre génomes issus de 6 groupes majeurs d'Eucaryotes

-le positionnement basal de *N. gruberi* et son caractère non-pathogénique (à priori absence d'évolution réductive du génome) permettent d'identifier les gènes présents chez l'ancêtre de tous les Eucaryotes et d'identifier les gènes perdus par les parasites obligatoires (ex. Trypanosoma)

Classification actuelle des Eucaryotes

	a	b
M		
miBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
miBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
miBP	100	99
biPP	0.99	1.0



Viridiplantae:
Oryza
Arabidopsis
Selaginella
Physcomitrella
Micromonas
Ostreococcus
Chlorella
Volvox

Viridiplantae



Oryza



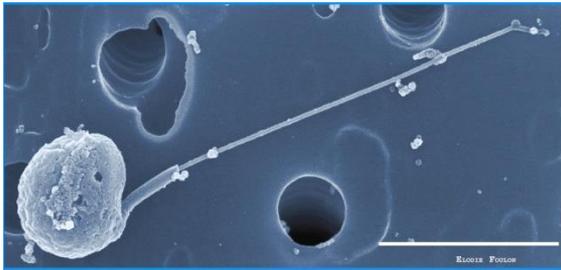
Arabidopsis



Selaginella
(mousses)



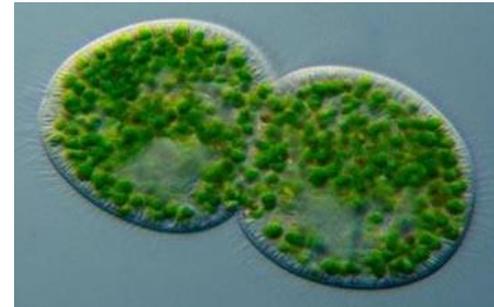
Physcomitrella
(mousses)



Micromonas
(algue unicellulaire)



Ostreococcus
(algue unicellulaire)



Chlorella
(algue unicellulaire)

Volvox, Chlamydomonas, and the Evolution of Multicellularity

By: Stephen M. Miller, Ph.D. (Dept. of Biological Sciences, University of Maryland, Baltimore County) © 2010 Nature Education

Citation: Miller, S. M. (2010) Volvox, Chlamydomonas, and the Evolution of Multicellularity. *Nature Education* 3(9):65



How does multicellularity evolve? Scientists who study a family of green algae that includes unicellular Chlamydomonas and multicellular Volvox are beginning to find answers to this question.

“Life is very good at reinventing itself over time, and one of its most important innovations has been multicellularity, the capacity to make multiple cells and cell types that carry out specialized functions.”

<https://www.nature.com/scitable/topicpage/volvox-chlamydomonas-and-the-evolution-of-multicellularity-14433403/>

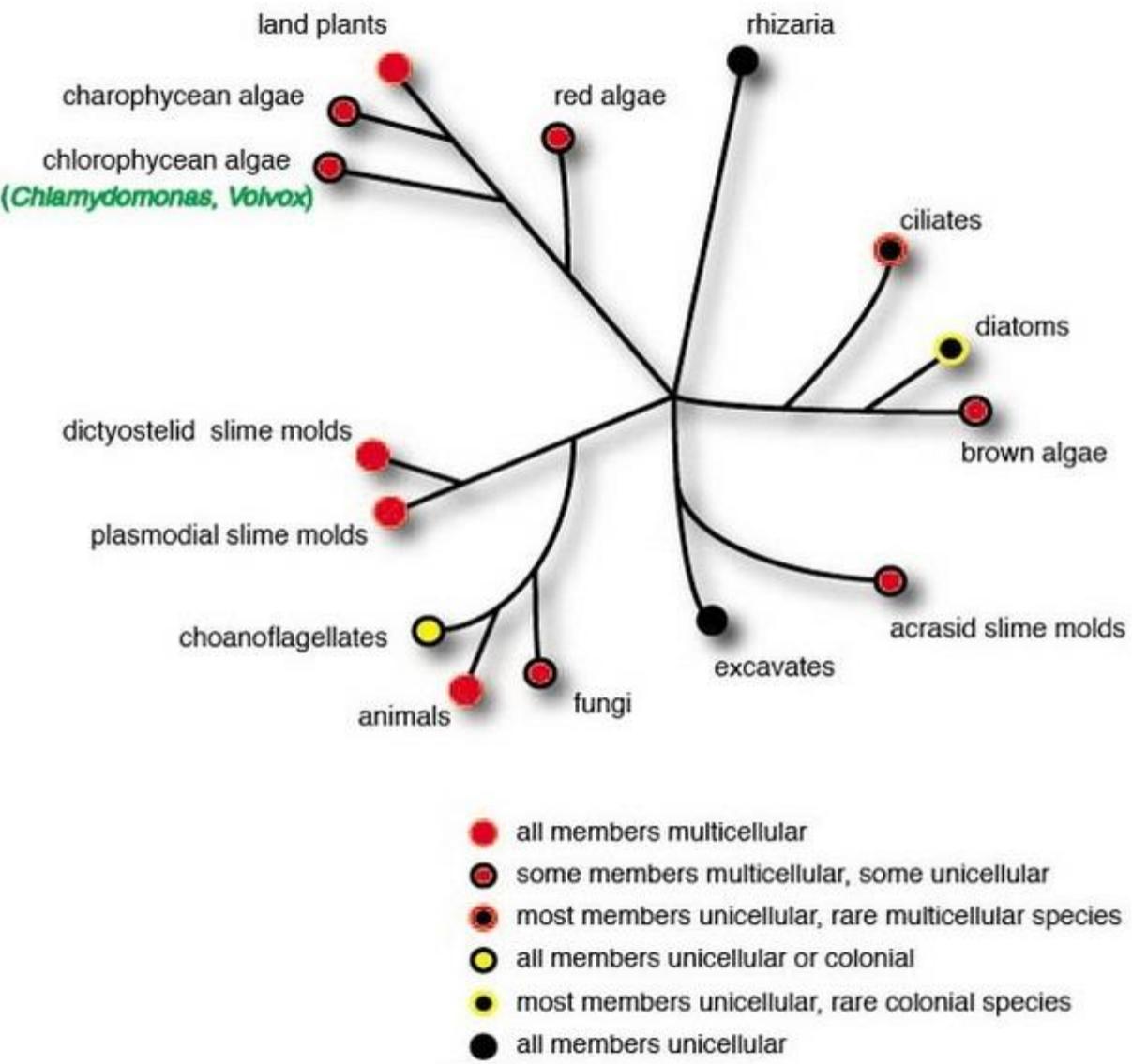
Certaines propriétés prédisposent-elles une lignée unicellulaire à faire le saut vers la multi-cellularité ?

Certains types de gènes/familles de gènes ou mécanismes génétiques sont-ils particulièrement importants pour que ce type de transition se produise ?

L'évolution de la multi-cellularité nécessite-t-elle de grandes étapes impliquant des augmentations majeures de la taille du génome et/ou des expansions des familles de gènes, voire de nombreux nouveaux types de gènes ?

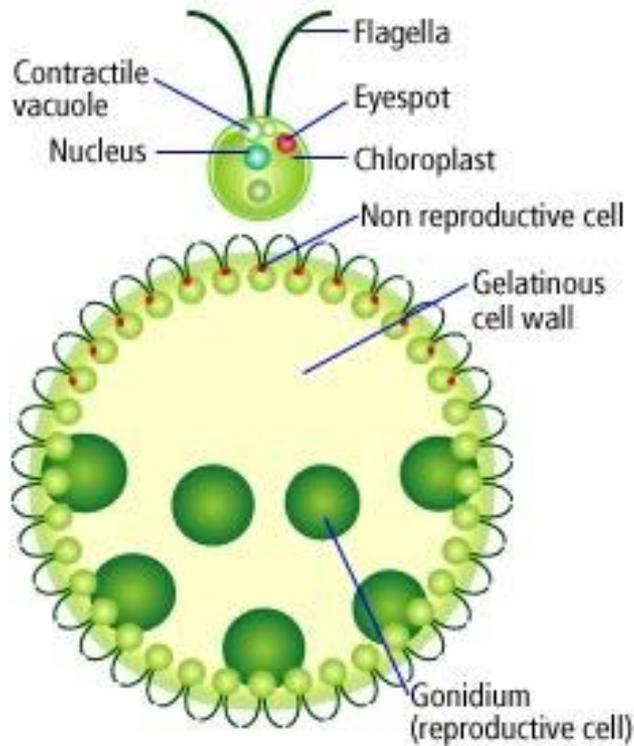
Ou bien la transition vers une forme multicellulaire pourrait-elle se faire par petites étapes, n'impliquant que des changements subtils ?

Viridiplantae

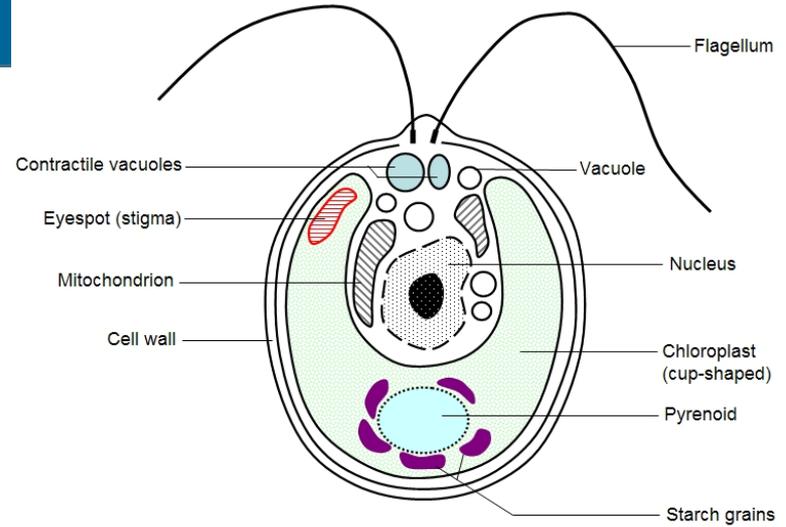


Origine multiple et indépendante de la multi-cellularité dans de nombreuses lignées eucaryotes

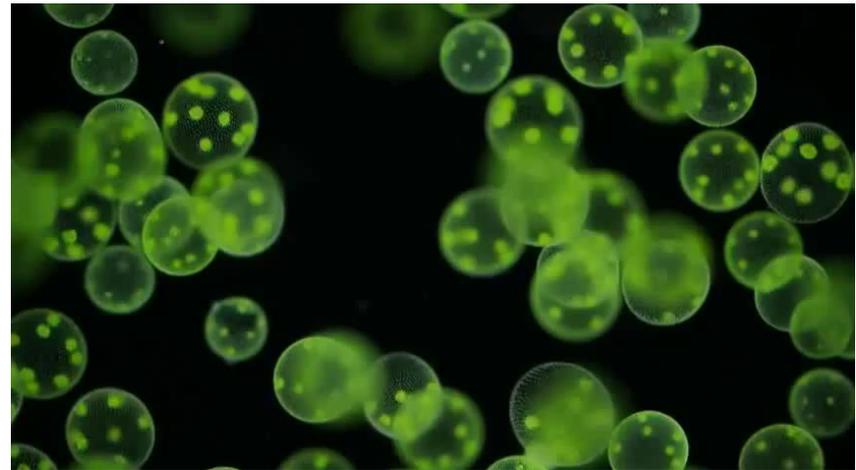
Viridiplantae



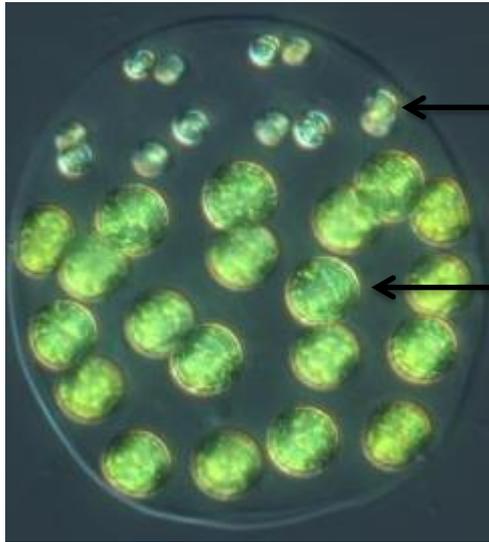
Volvox – collection des cellules (van Leeuwenhoek)
From latin – « tumbling fast and furious »



Chlamydomonas – unicellulaire



Viridiplantae



← natation

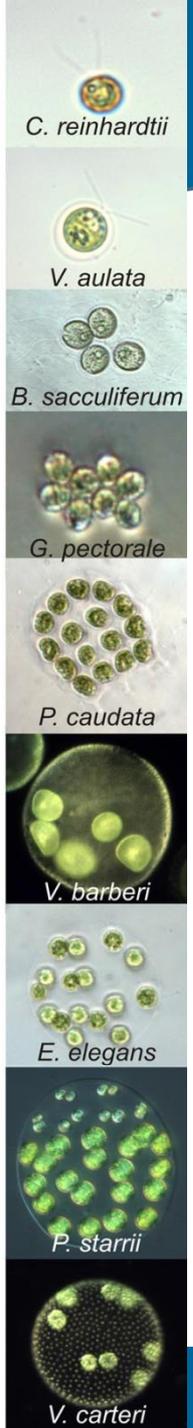
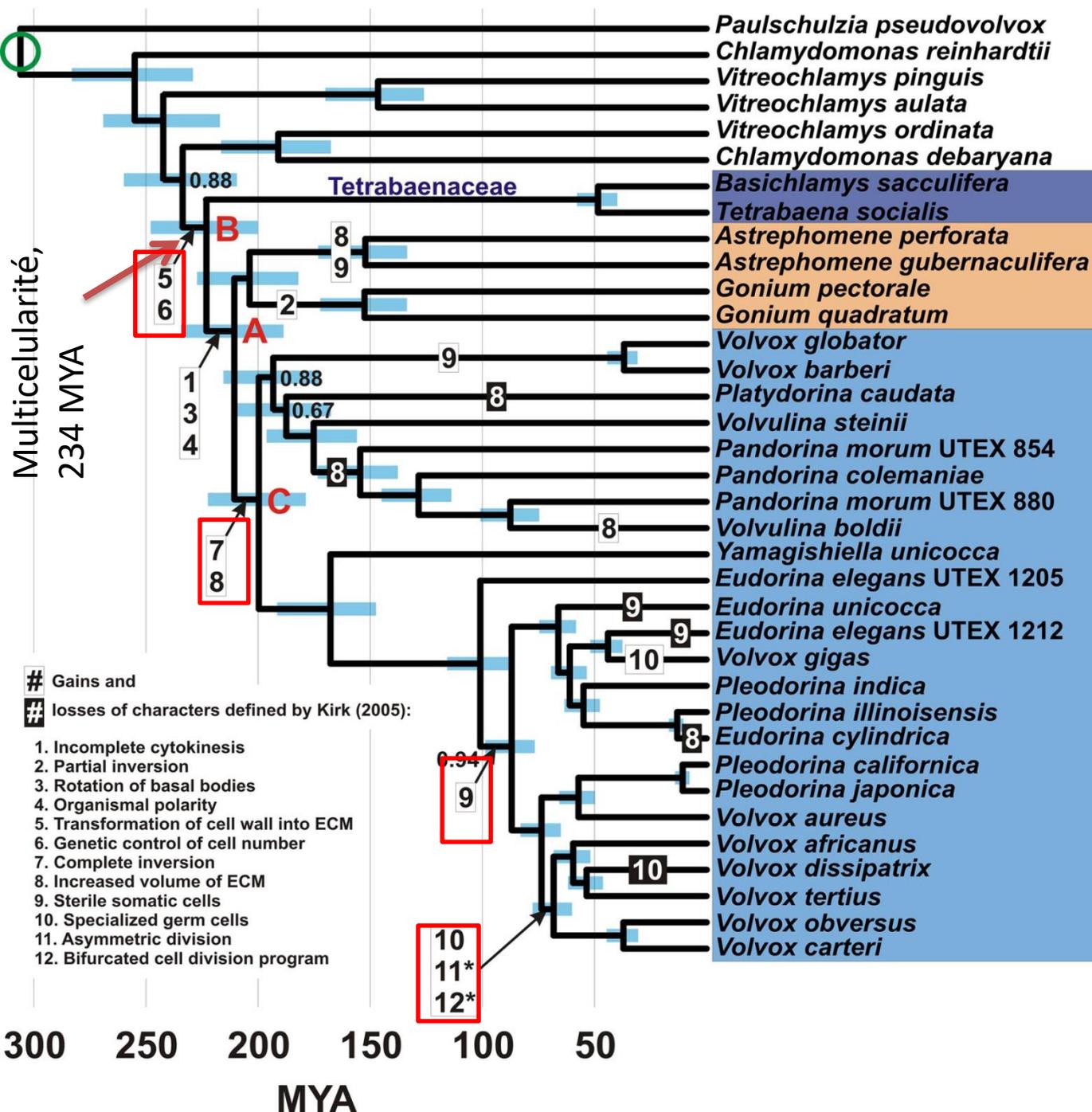
← reproduction
(+ natation)

Volvox est l'organisme modèle pour l'étude de la transition unicellulaire – multicellulaire et la différenciation cellulaire

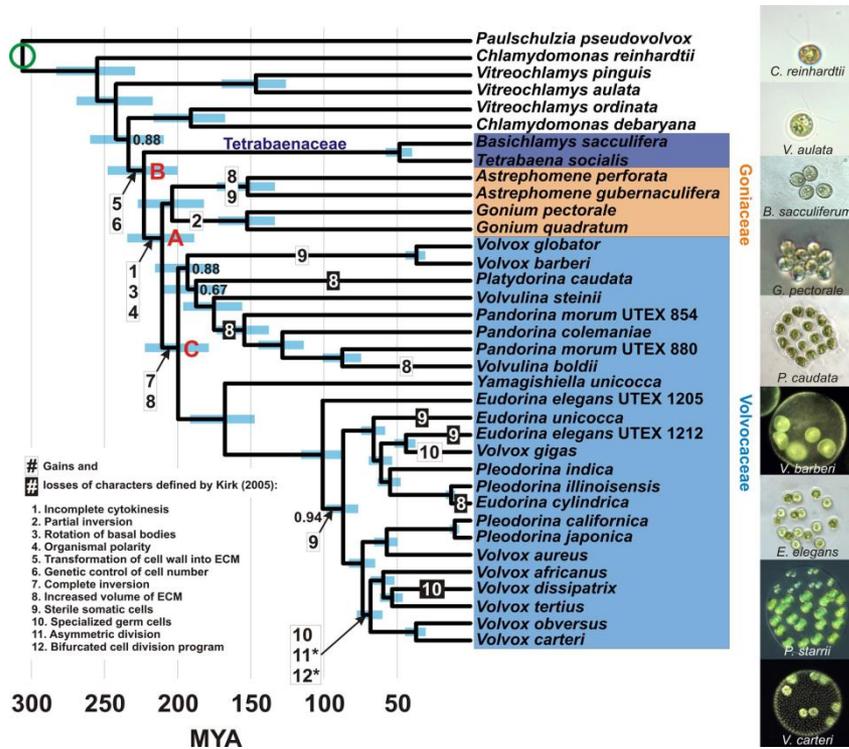
-Volvocaceae – entre 16 et 50000(!) cellules confinées dans une matrice extracellulaire gélatineuse

Pleodorina starrii

→ l'analyse phylogénétique (concaténation de plusieurs protéines) combiné avec les calibrations par les fossiles permet d'estimer le temps et les changements du développement conduisant à la multicellularité chez les Volvox



Viridiplantae



- La lignée conduisant aux Volvox a divergé de ses cousins unicellulaires vers 234 MA

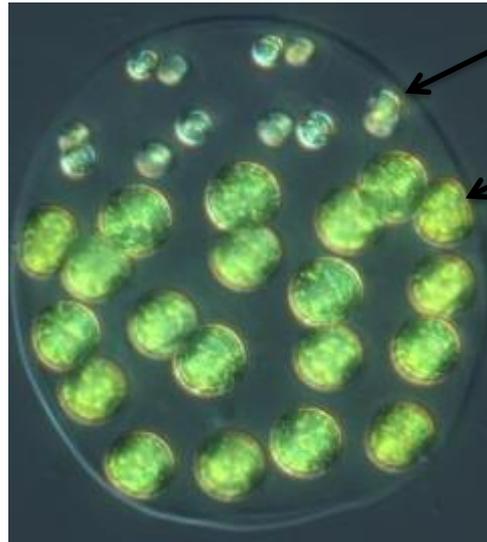
- «rapidement» (vers 200 MA) les changements majeurs du développement conduisant à la multicellularité se sont mis en place (ex. le control génétique du nombre des cellules, transformation de la paroi cellulaire en la matrice extracellulaire, polarité des cellules) → colonies avec les cellules coordonnées (locomotion) mais pas de différenciation

- les cellules spécialisés stériles somatiques (caractère 9) et germinatives (10) sont apparues entre 67-75 MA chez les ancêtres de Volvox

Viridiplantae

Quelle était l'avantage sélectif pour l'apparition de la multicellularité?

innovation (MEC, colonies plus grandes moins vulnérables mais cela a un cout) →
conflit entre les cellules reproductrices et les cellules productrices de la MEC →
solution (contrôle génétique du nr. de cellules) → coopération

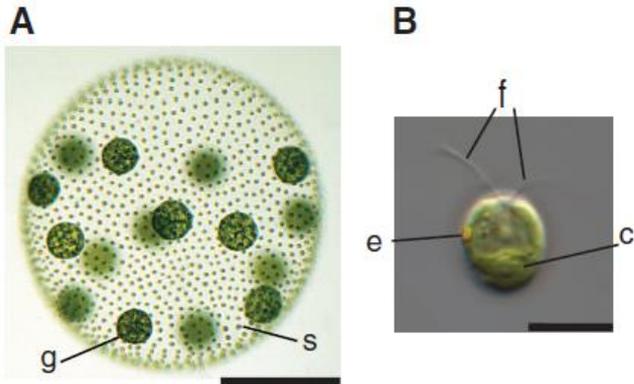


je ne suis pas d'accord!

je vais me reproduire et
toi tu vas produire la
matrice extracellulaire
(MEC)

Viridiplantae

-comparaison des génomes de *Volvox* et *Chlamydomonas*



Genomic Analysis of Organismal Complexity in the Multicellular Green Alga *Volvox carteri*

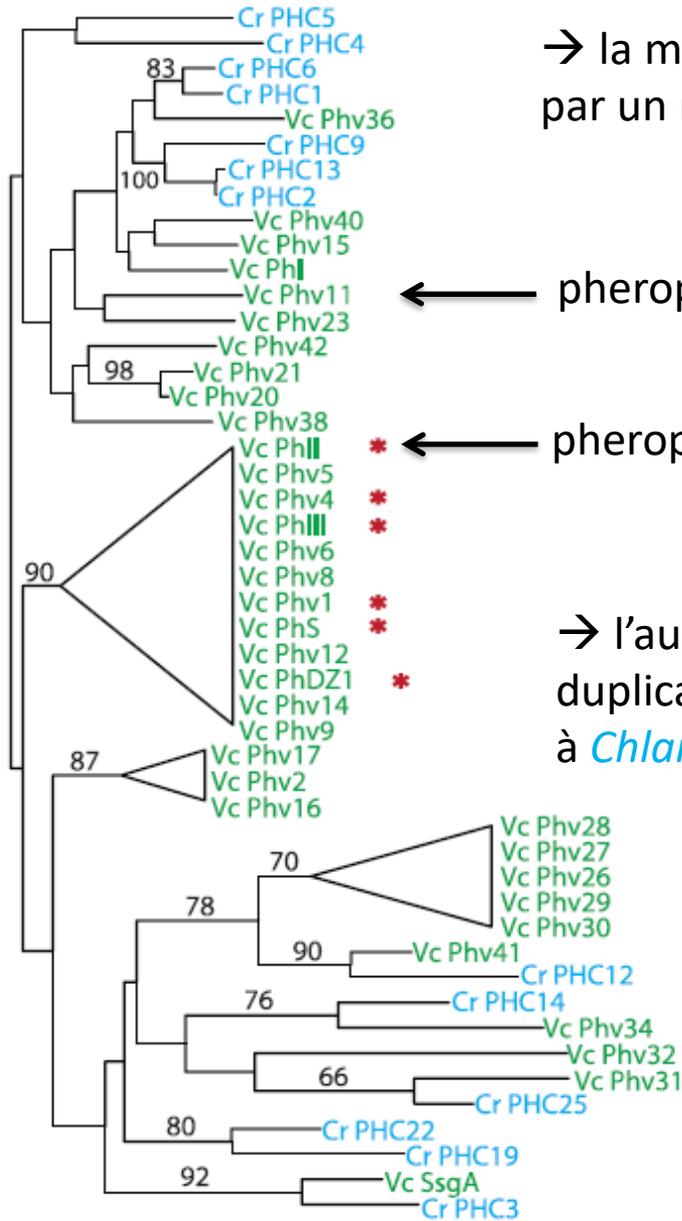
Simon E. Prochnik,^{1*} James Umen,^{2*†} Aurora M. Nedelcu,³ Armin Hallmann,⁴ Stephen M. Miller,⁵ Ichiro Nishii,⁶ Patrick Ferris,² Alan Kuo,¹ Therese Mitros,⁷ Lillian K. Fritz-Laylin,⁷ Uffe Hellsten,¹ Jarrod Chapman,¹ Oleg Simakov,⁸ Stefan A. Rensing,⁹ Astrid Terry,¹ Jasmyrn Pangilinan,¹ Vladimir Kapitonov,¹⁰ Jerzy Jurka,¹⁰ Asaf Salamov,¹ Harris Shapiro,¹ Jeremy Schmutz,¹¹ Jane Grimwood,¹¹ Erika Lindquist,¹ Susan Lucas,¹ Igor V. Grigoriev,¹ Rüdiger Schmitt,¹² David Kirk,¹³ Daniel S. Rokhsar^{1,7†}

Table 1. Comparison of the *Volvox* and *Chlamydomonas* genomes.

Species	Genome size (Mbp)	Number of chromosomes	% G and C	Protein-coding loci	% coding	% of genes with introns	Introns per gene	Median intron length (bp)
<i>V. carteri</i>	138	14*	56	14,520	18.0	92	7.05	358
<i>C. reinhardtii</i>	118	17	64	14,516	16.3	91	7.4	174

→ les deux génomes sont similaires (nr. de gènes codant pour les protéines) et peu de gènes espèce-spécifiques

Viridiplantae



→ la multicellularité/différentiation chez *Volvox* ne s'explique pas par un recrutement massif des gènes

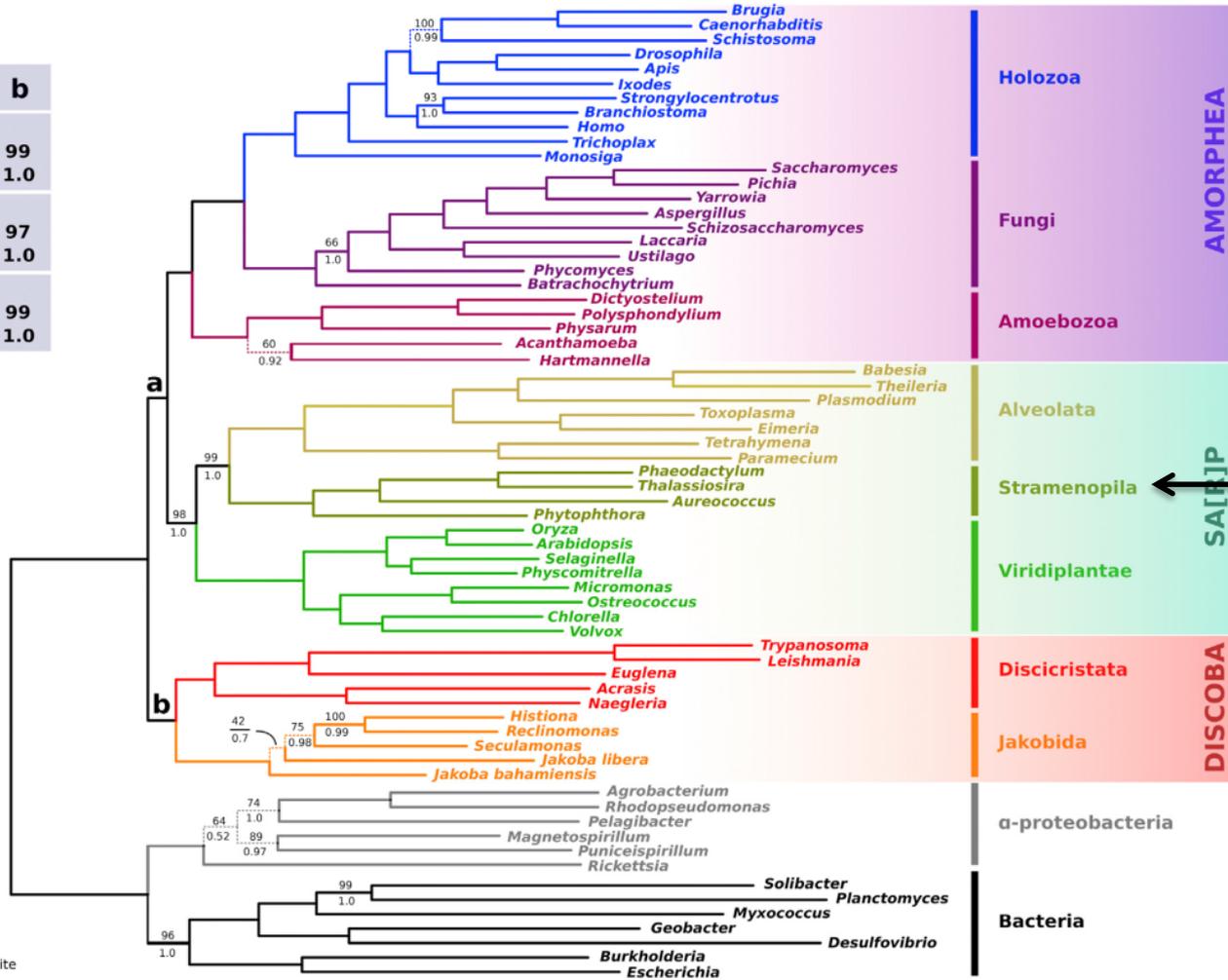
← pherophorins – protéines impliquées dans la production de la MEC

← pherophorins impliqués dans la différenciation sexuelle chez *Volvox*

→ l'augmentation de la complexité peut s'expliquer par la duplication des protéines déjà existantes dans la lignée conduisant à *Chlamydomonas* et *Volvox*

Classification actuelle des Eucaryotes

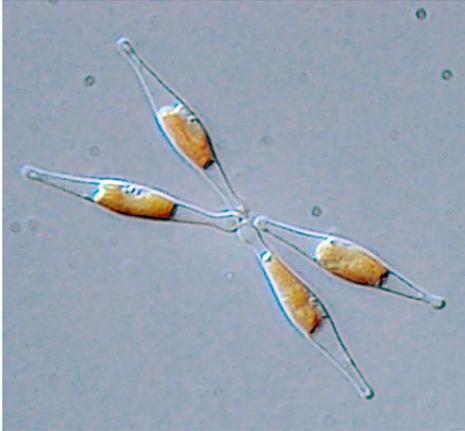
	a	b
M		
miBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
miBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
miBP	100	99
biPP	0.99	1.0



Stramenopila:
Phaeodactylum
Thalassiosira
Aureococcus
Phytophthora

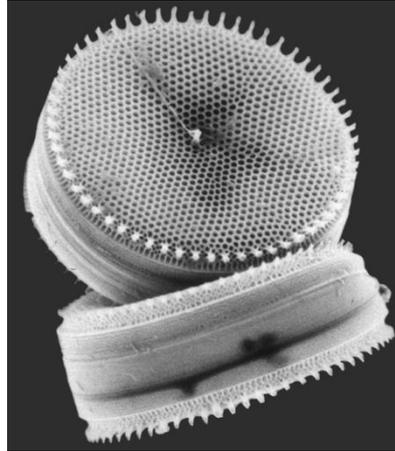
Stramenopila

Phaeodactylum tricornutum



Diatomée
frustule

Thalassiosira weissflogii



Diatomée

Aureococcus anophagefferens



Microalgues



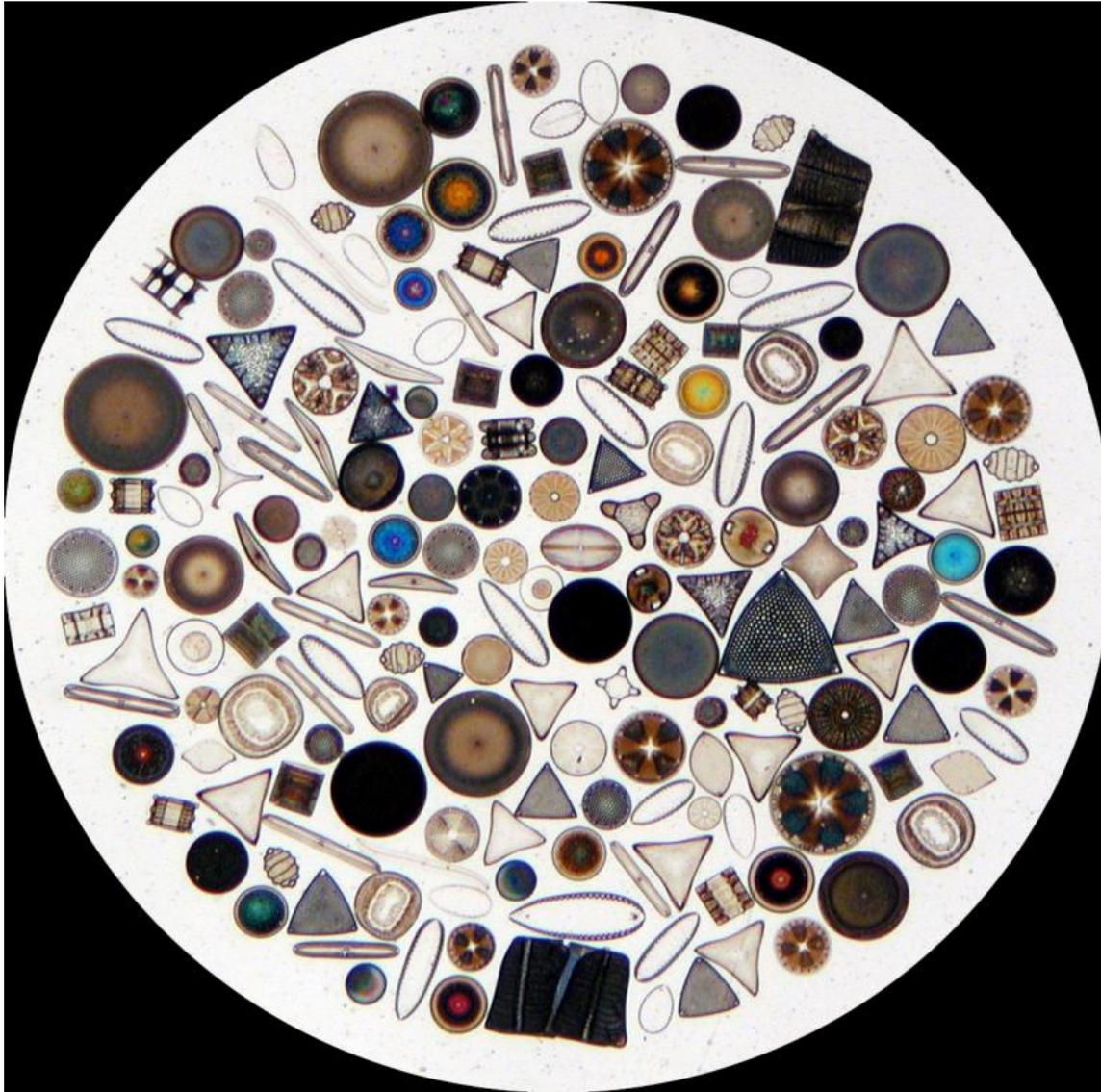
Phytophthora capsici



“the plant-destroyer”
heterotrophe (Oomycetes)
paroi: cellulose



Stramenopila

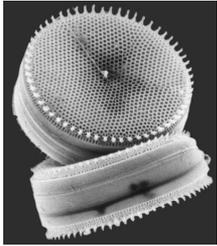


- Les diatomées : 100 000 espèces actuellement connues
- Apparues durant le Jurassique (200 – 145 million années) avant notre ère

Stramenopila

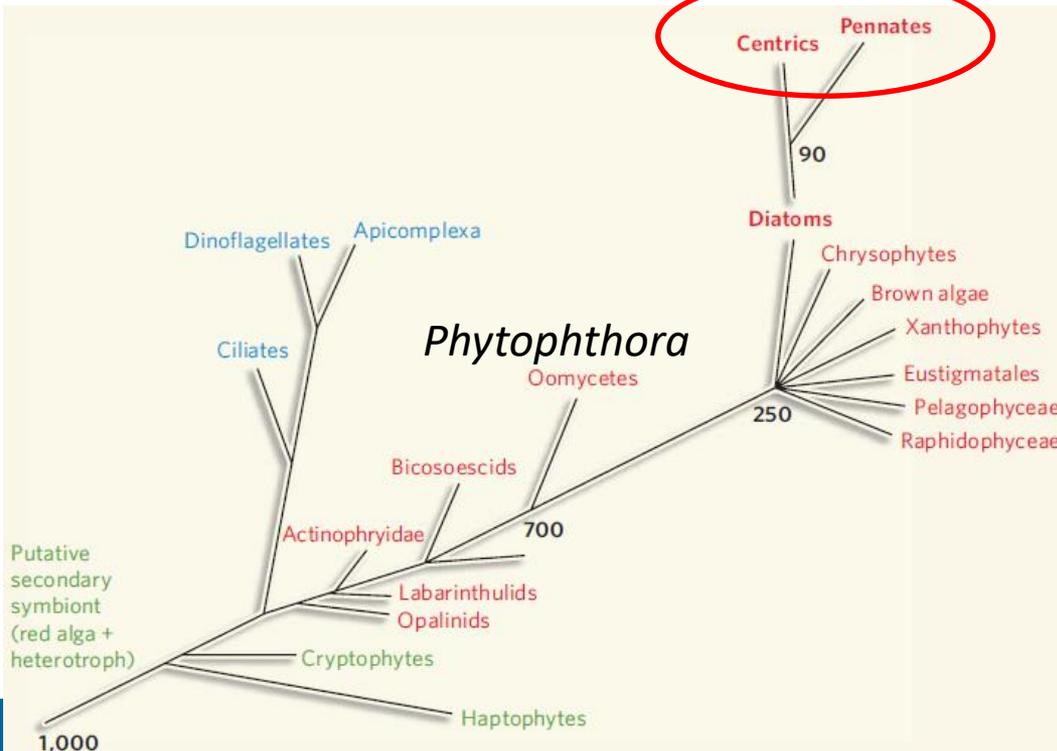
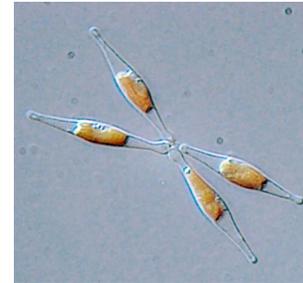
- 40% de la production primaire dans l'océan (photosynthèse)! Facteur majeur dans le cycle global de C et Si

- enveloppées par un squelette externe siliceux nommé *frustule*
- Classification en centrales (symétrie radiale) et les pennales (symétrie bilatérale).



Thalassiosira pseudonana

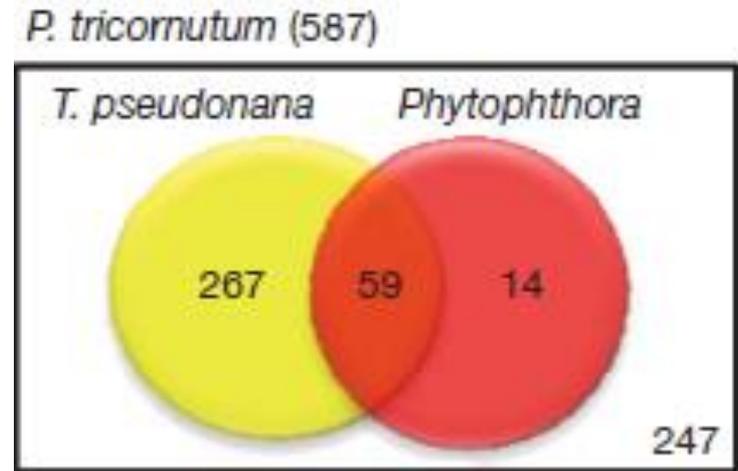
Phaeodactylum tricornutum



The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes

Chris Bowler^{1,2}, Andrew E. Allen^{1,3}, Jonathan H. Badger³, Jane Grimwood⁴, Kamel Jabbari¹, Alan Kuo⁵, Uma Maheswari¹, Cindy Martens⁶, Florian Maumus¹, Robert P. Otillar⁵, Edda Rayko¹, Asaf Salamov⁵, Klaas Vandepoel⁶, Bank Beszteri⁷, Ansgar Gruber⁸, Marc Heijde¹, Michael Katinka⁹, Thomas Mock^{10†}, Klaus Valentin⁷, Frédéric Verret¹¹, John A. Berges¹², Colin Brownlee¹¹, Jean-Paul Cadoret¹³, Anthony Chiovitti¹⁴, Chang Jae Choi¹², Sacha Coesel^{12†}, Alessandra De Martino¹, J. Chris Detter⁵, Colleen Durkin¹⁰, Angela Falciatore², Jérôme Fournet¹⁵, Miyoshi Haruta¹⁶, Marie J. J. Huysman^{6,17}, Bethany D. Jenkins¹⁸, Katerina Jiroutova¹⁹, Richard E. Jorgensen²⁰, Yolaine Joubert¹⁵, Aaron Kaplan²¹, Nils Kröger²², Peter G. Kroth⁸, Julie La Roche²³, Erica Lindquist⁵, Markus Lommer²³, Véronique Martin-Jézéquel¹⁵, Pascal J. Lopez¹, Susan Lucas⁵, Manuela Mangogna², Karen McGinnis²⁰, Linda K. Medlin^{7,11}, Anton Montsant^{1,2}, Marie-Pierre Oudot-Le Secq²⁴

-acquisition d'un nombre important (au moins 587) de gènes d'origine bactérien (pour la plupart) et archéen → suggère des associations durables entre les diatomées et les procaryotes



- la plupart des gènes d'origine procaryote sont partagés entre les centrales et les pennales mais pas avec les Oomycetes (*Phytophthora*)

-la majeure partie des HGT s'ont survenus *après* la séparation des oomycetes et diatomées → des acquisitions relativement récentes

Stramenopila

-acquisition d'un nombre important (au moins 587) de gènes d'origine bactérien (pour la plupart) et archéen → suggère des associations durables entre les diatomées et les procaryotes

ARTICLE

Received 19 Dec 2014 | Accepted 13 Mar 2015 | Published 21 Apr 2015

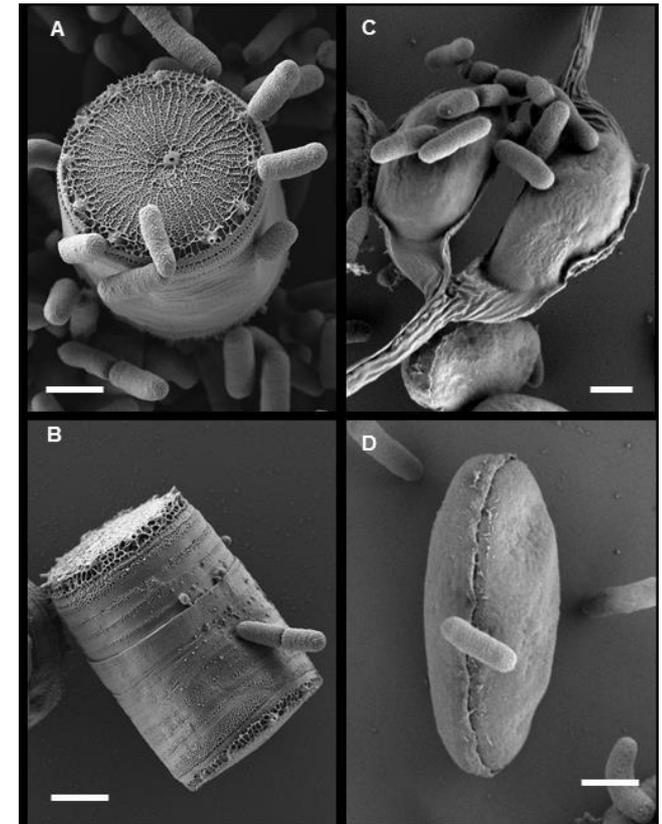
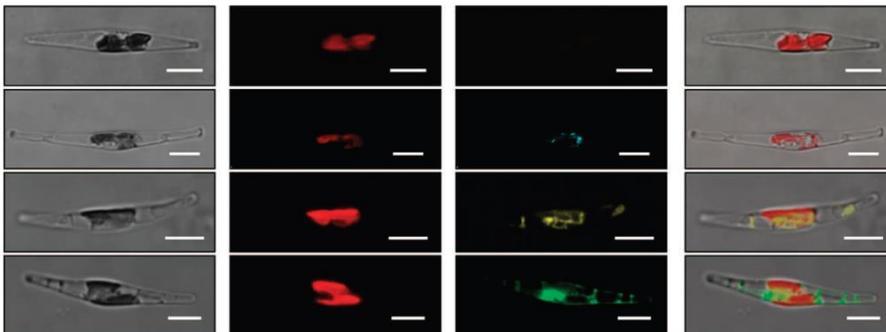
DOI: 10.1038/ncomms7925

OPEN

Designer diatom episomes delivered by bacterial conjugation

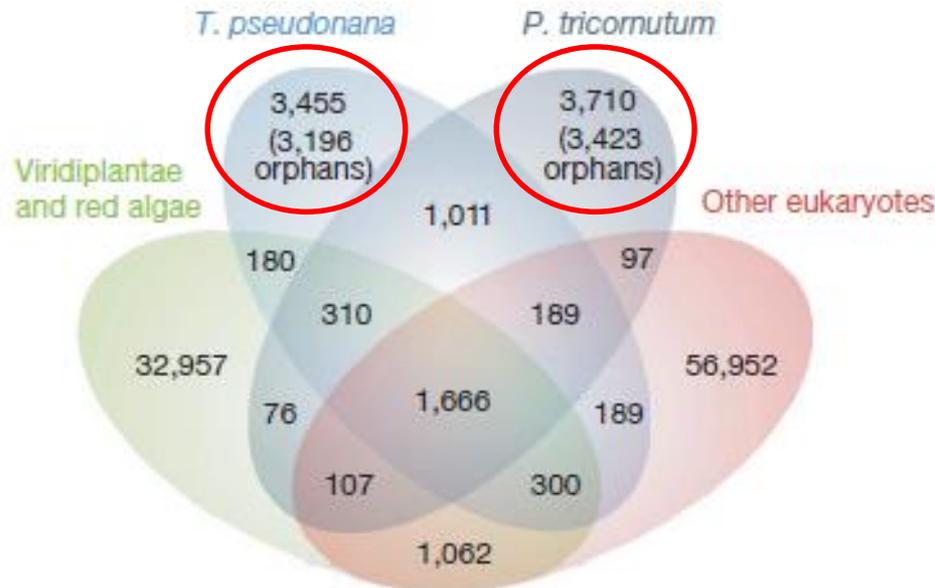
Bogumil J. Karas^{1,†}, Rachel E. Diner^{2,3}, Stephane C. Lefebvre², Jeff McQuaid², Alex P.R. Phillips¹, Chari M. Noddings¹, John K. Brunson¹, Ruben E. Valas², Thomas J. Deerinck⁴, Jelena Jablanovic², Jeroen T.F. Gillard², Karen Beeri², Mark H. Ellisman⁴, John I. Glass¹, Clyde A. Hutchison III¹, Hamilton O. Smith¹, J. Craig Venter^{1,2}, Andrew E. Allen^{2,3}, Christopher L. Dupont² & Philip D. Weyman¹

-mélange des bactéries et diatomées (milieu solide ou liquide) → efficacité de transformation: 4×10^{-4}



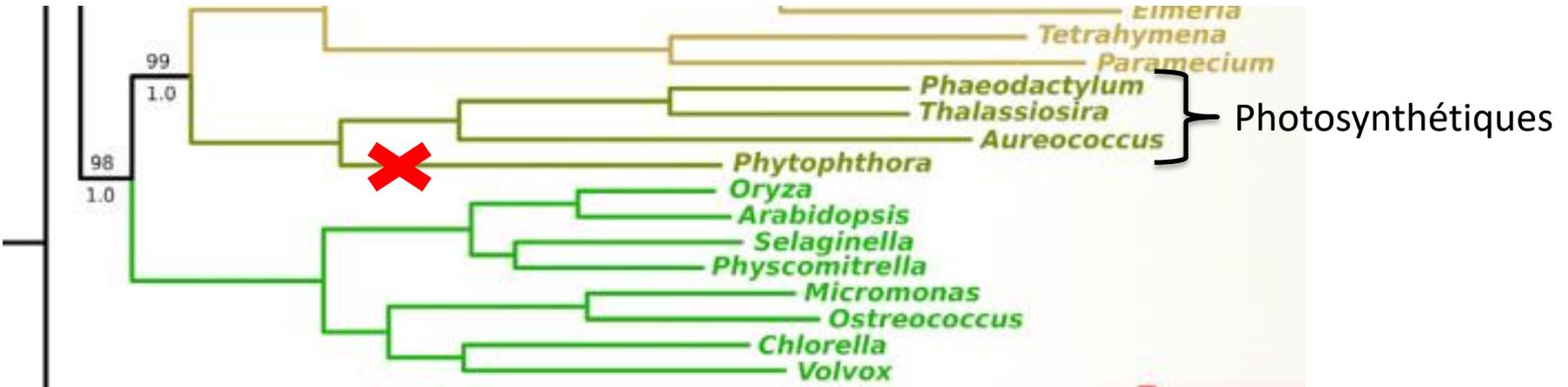
Stramenopila

- 40% des gènes sont spécifiques à chaque organisme (10% pour *Volvox* et *Chlamydomonas*)
- rapide évolution des génomes (élargissement des familles de gènes, pertes et gains de gènes, transposons) → explication pour la diversité (et succès) remarquable des Diatomées...



Stramenopila

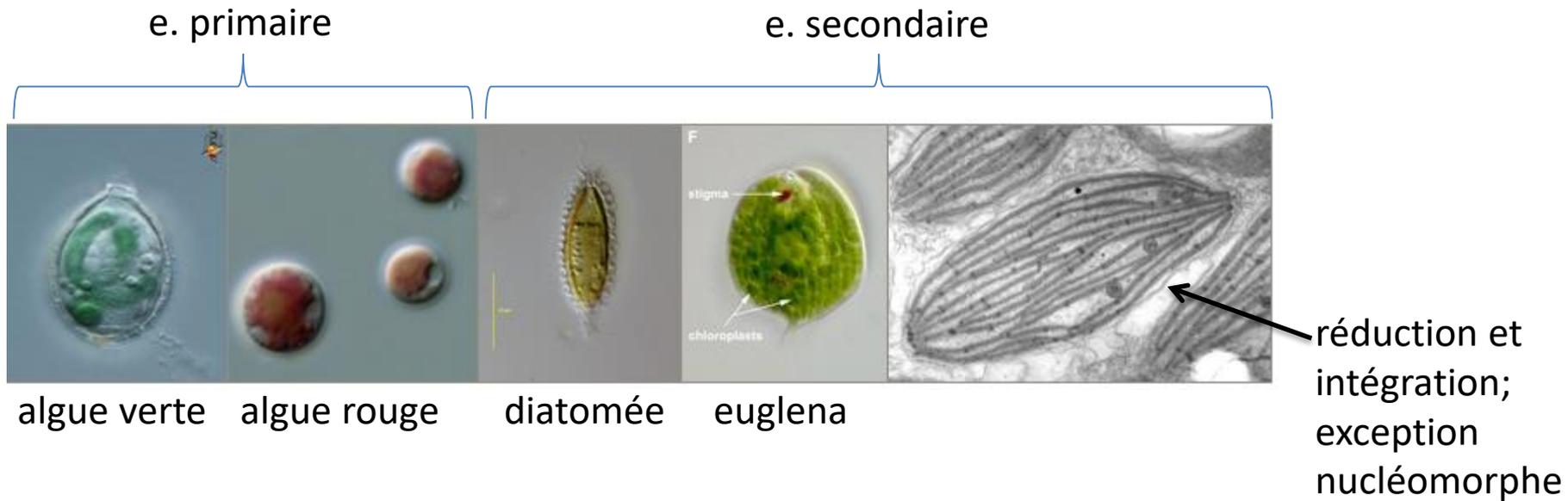
-Et la photosynthèse?



→ l'origine des plastes – organe photosynthétique des algues et des plantes (chloroplastes, rhodoplastes, leucoplastes) est actuellement débattu

Stramenopila

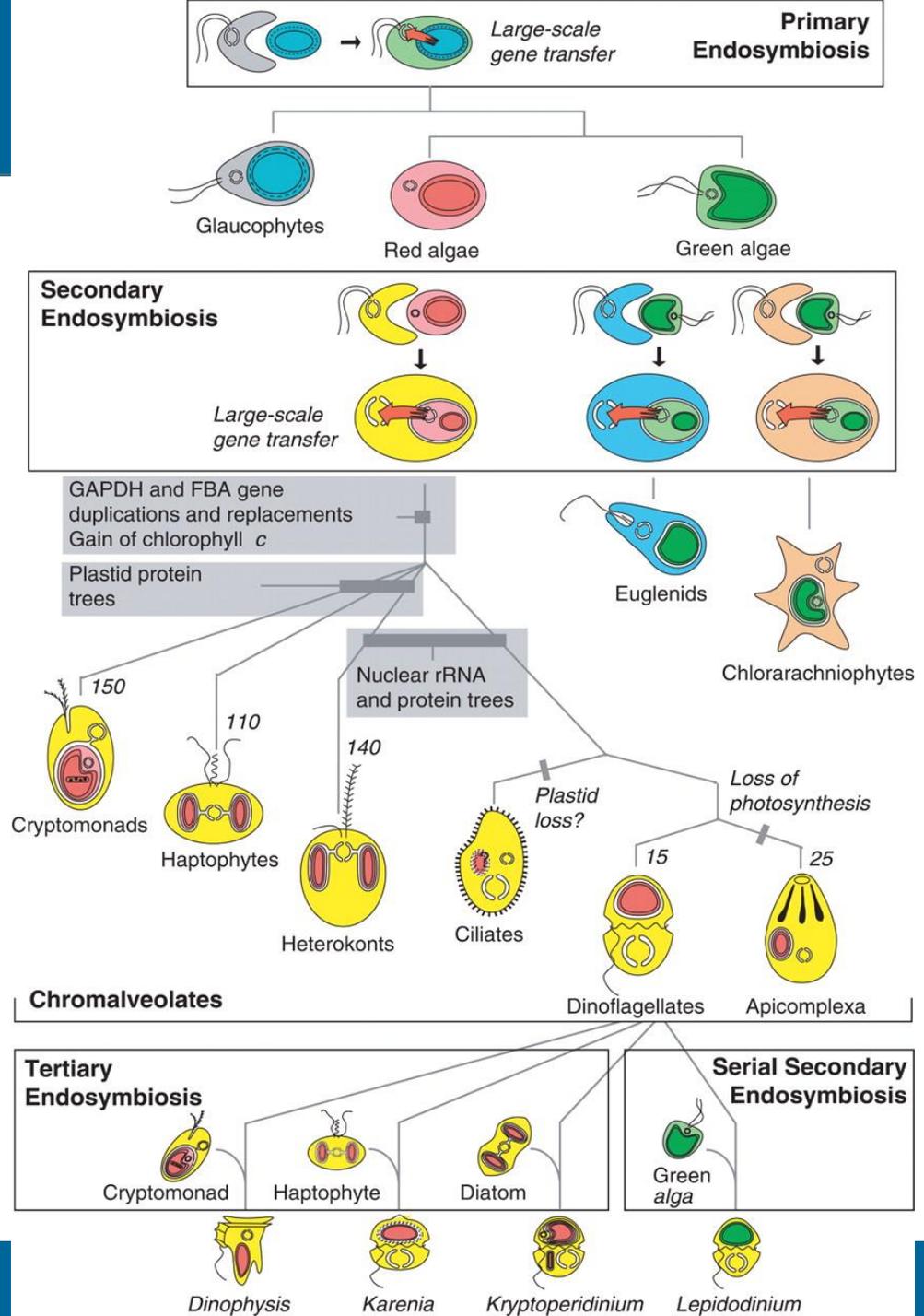
→ contrairement à la mitochondrie les plastes se sont introduit dans plusieurs lignées Eucaryotes via l'endosymbiose secondaire (voir tertiaire) – intégration par une cellule eucaryote d'une autre cellule eucaryote contenant les plastes



→ il n'est pas claire si l'endosymbiose secondaire est survenue une seule fois ou plusieurs fois au sein des différentes lignées

Stramenopila

- endosymbiose primaire entre une cyanobactérie et un eucaryote unicellulaire
- une seule endosymbiose secondaire entre une algue rouge et un eucaryote unicellulaire donne naissance à plusieurs lignées Eucaryotes tous membres du supergroupe SARP (hypothèse Chromalveolata)



Patrick J. Keeling et al. Science 2004;306:2191

Stramenopila

→ endosymbiose primaire et évolution vers organite : un évènement évolutif rare (ex. mitochondrie, chloroplaste)

MICROBIOLOGY

Nitrogen-fixing organelle in a marine alga

Tyler H. Coale^{1*†}, Valentina Loconte^{2,3*†}, Kendra A. Turk-Kubo¹, Bieke Vanslebrouck^{2,3}, Wing Kwan Esther Mak¹, Shunyan Cheung⁴, Axel Ekman², Jian-Hua Chen^{2,3}, Kyoko Hagino⁵, Yoshihito Takano⁵, Tomohiro Nishimura^{6,7}, Masao Adachi⁷, Mark Le Gros^{2,3}, Carolyn Larabell^{2,3}, Jonathan P. Zehr^{1*}

Découverte d'un organite « **nitroplaste** » ! en stade précoce d'évolution

Stramenopila

MICROBIOLOGY

Nitrogen-fixing organelle in a marine alga

Tyler H. Coale^{1*}†, Valentina Loconte^{2,3*}†, Kendra A. Turk-Kubo¹, Bieke Vanslebrouck^{2,3}, Wing Kwan Esther Mak¹, Shunyan Cheung⁴, Axel Ekman², Jian-Hua Chen^{2,3}, Kyoko Hagino⁵, Yoshihito Takano⁵, Tomohiro Nishimura^{6,7}, Masao Adachi⁷, Mark Le Gros^{2,3}, Carolyn Larabell^{2,3}, Jonathan P. Zehr^{1*}

Marine algae *Braarudosphaera bigelowii*
En endosymbiose avec une bactérie fixatrice d'azote
Atelocyanobacterium thalassa (**UCYN-A**)

Comment peut on faire la distinction entre un organite et un endosymbionte?

- (1) Division synchrone avec les organelles (mitochondries par exemple)
- (2) Import des protéines de l'hôte

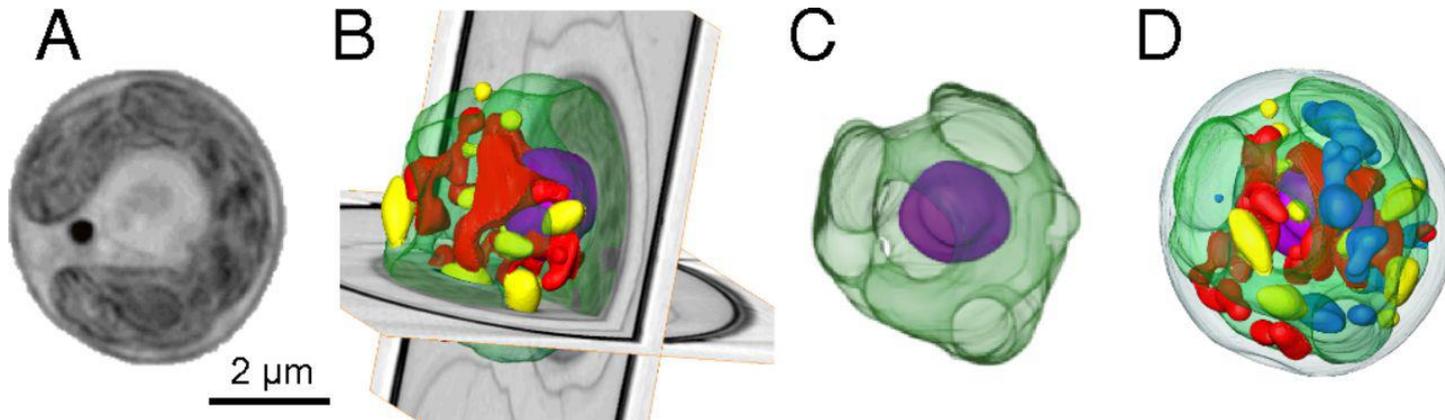
Stramenopila

Comment peut on faire la distinction entre un organite et un endosymbionte?

(1) **Division synchrone avec les organelles (mitochondries par exemple)**

(2) Import des protéines de l'hôte

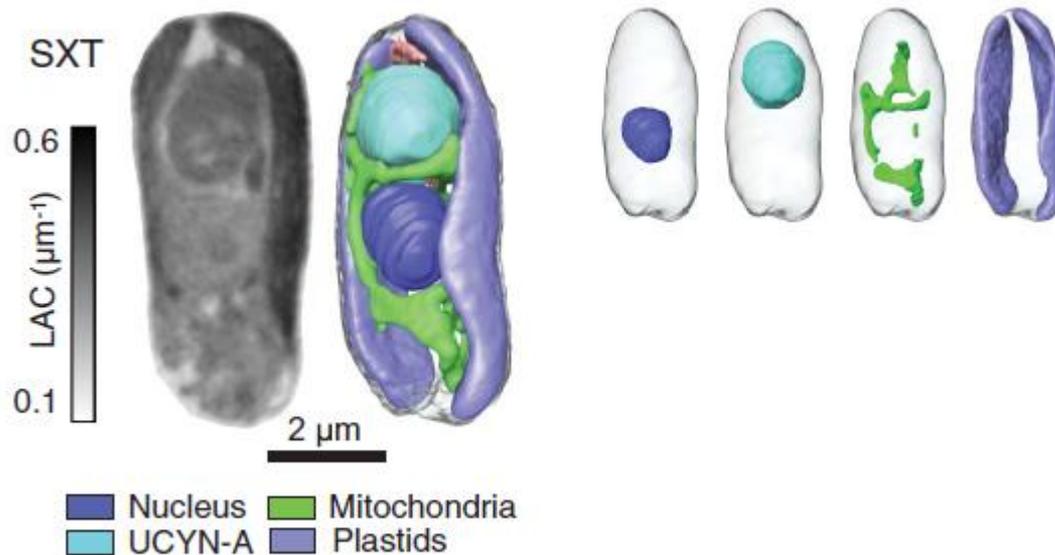
Soft x-ray tomography (SXT): l'absorbance des rayons X des différentes structures ultracellulaires depend de leur composition en matière organique



Stramenopila

Comment peut on faire la distinction entre un organite et un endosymbionte?

- (1) **Division synchrone avec les organelles (mitochondries par exemple)**
- (2) Import des protéines de l'hôte

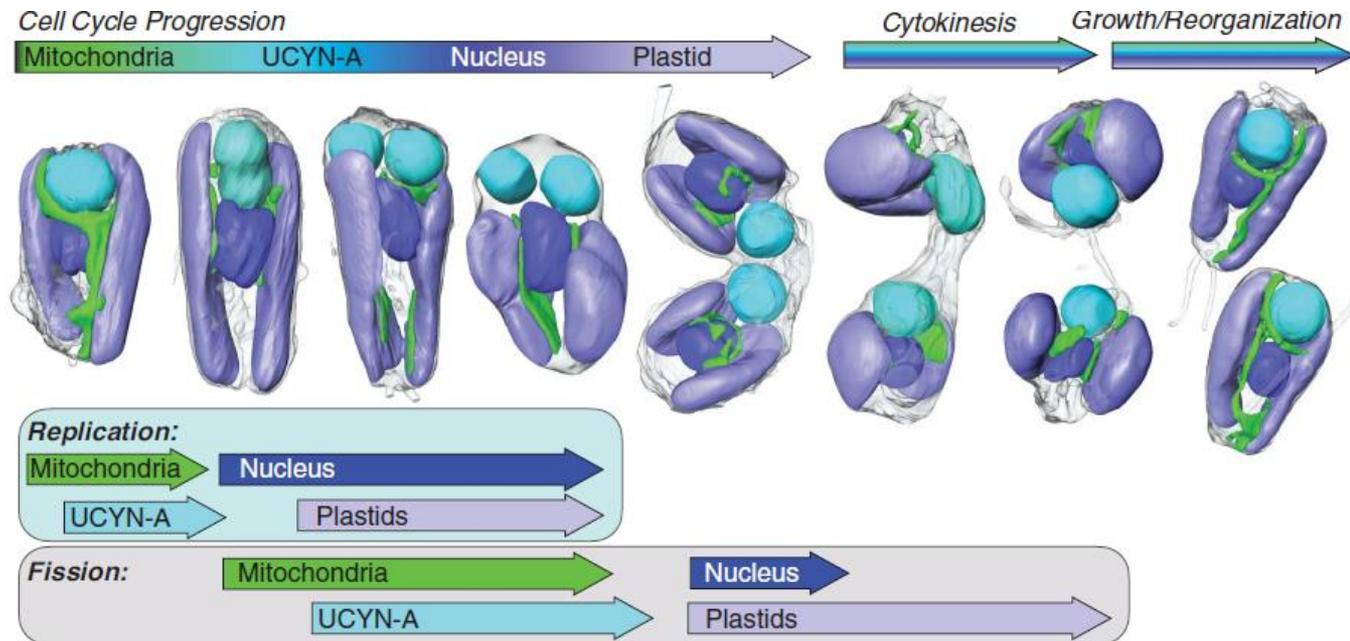


Stramenopila

Comment peut on faire la distinction entre un organite et un endosymbionte?

(1) **Division synchrone avec les organelles (mitochondries par exemple)**

(2) Import des protéines de l'hôte



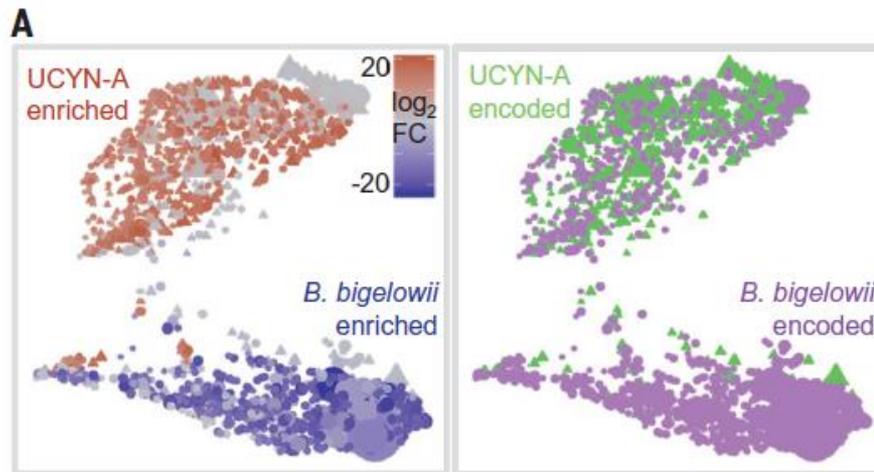
Stramenopila

Comment peut on faire la distinction entre un organite et un endosymbionte?

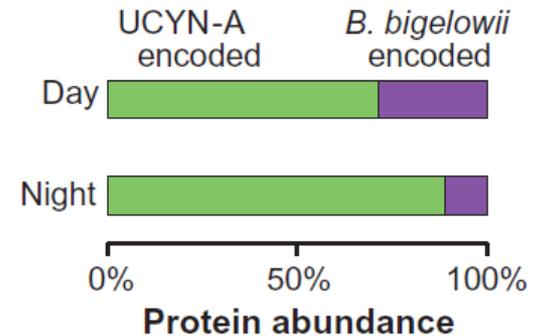
- (1) Division synchrone avec les organelles (mitochondries par exemple)
- (2) **Import des protéines de l'hôte**

Extraction des protéines totales, spectrometrie de masse, mesure d'abondance relative des protéines : UCYN-A isolé vs *B. bigelowii*

△ UCYN-A
○ *B. bigelowii*

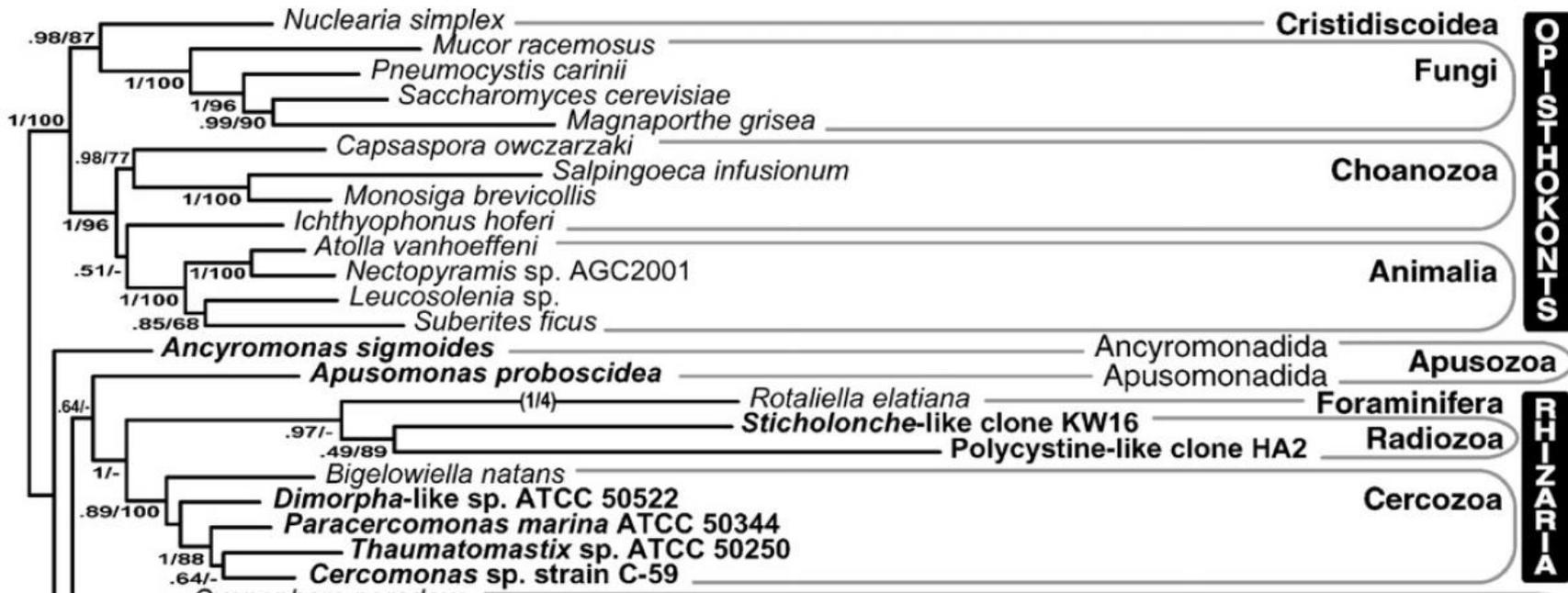


UCYN-A protéome



368 protéines codées par *B. bigelowii* sont plus abondantes dans UCYN-A – import des protéines de l'hôte

Rhizaria



- la phylogénie basé sur les séquences des 18S rARN + 28S rARN

Rhizaria

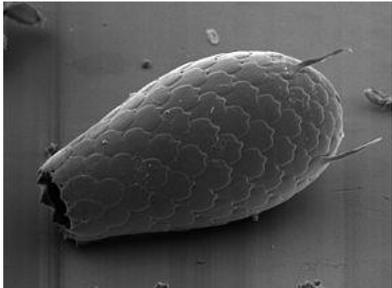
-large et très diversifié groupe d'amibes, flagellés et « amibo-flagellés »,
des importants prédateurs

Cercozoa



Gymnochlora

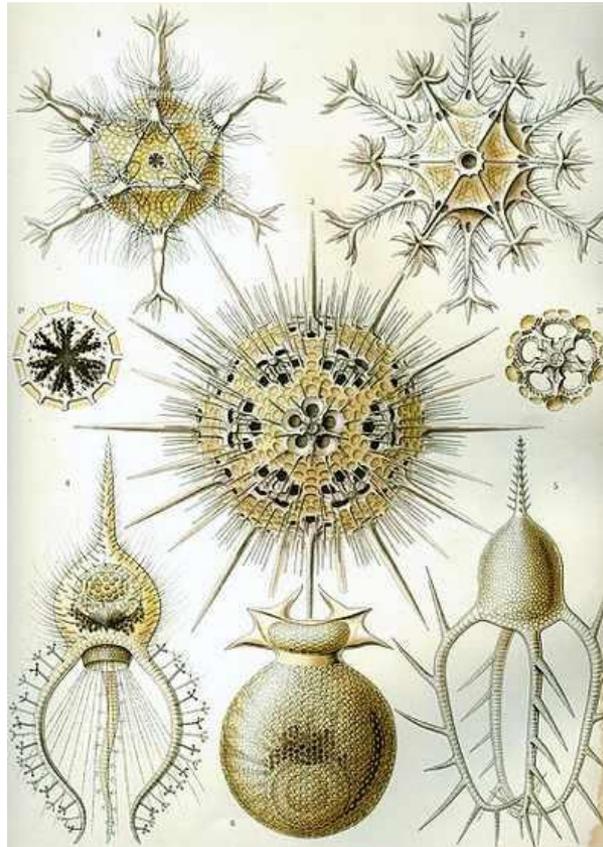
algues chlorarachniophytes



Euglypha sp.

Radiolaria (Radiozoa)

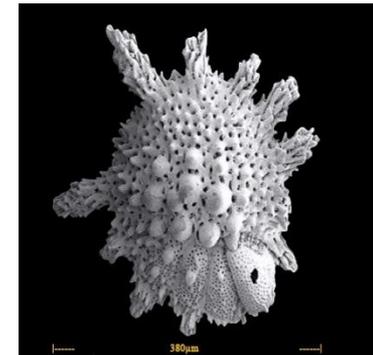
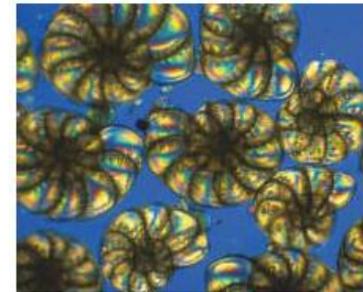
Plancton, exosquelette Si



Foraminifera

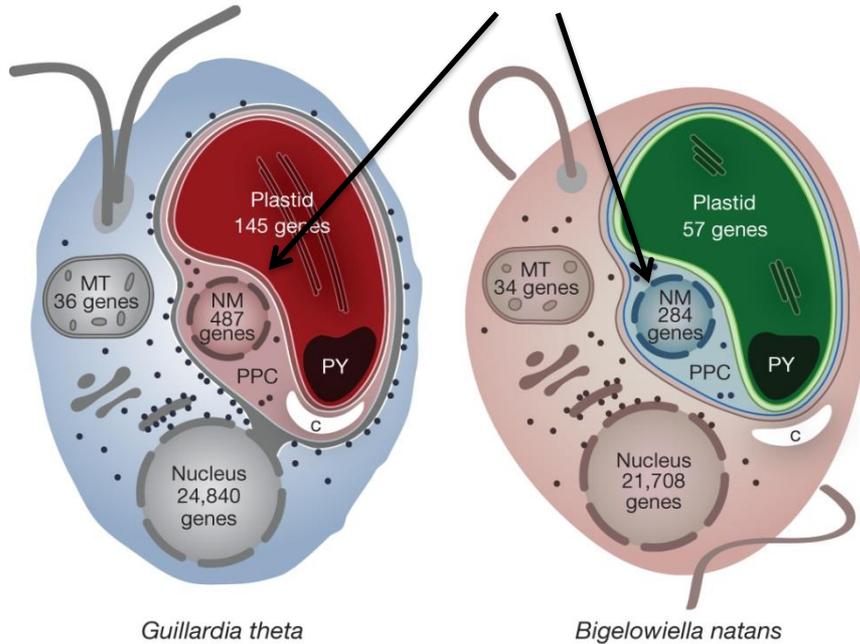
Plancton, exosquelette

Ca₂CO₃



Rhizaria

→ algues chlorarachniophytes et les cryptophytes possèdent 4 génomes: mitochondrial, plaste, nucléaire (hôte) et *nucléomorphe* (endosymbionte eukaryote, une algue)



→ génome vestigial de l'endosymbionte eukaryote très réduit

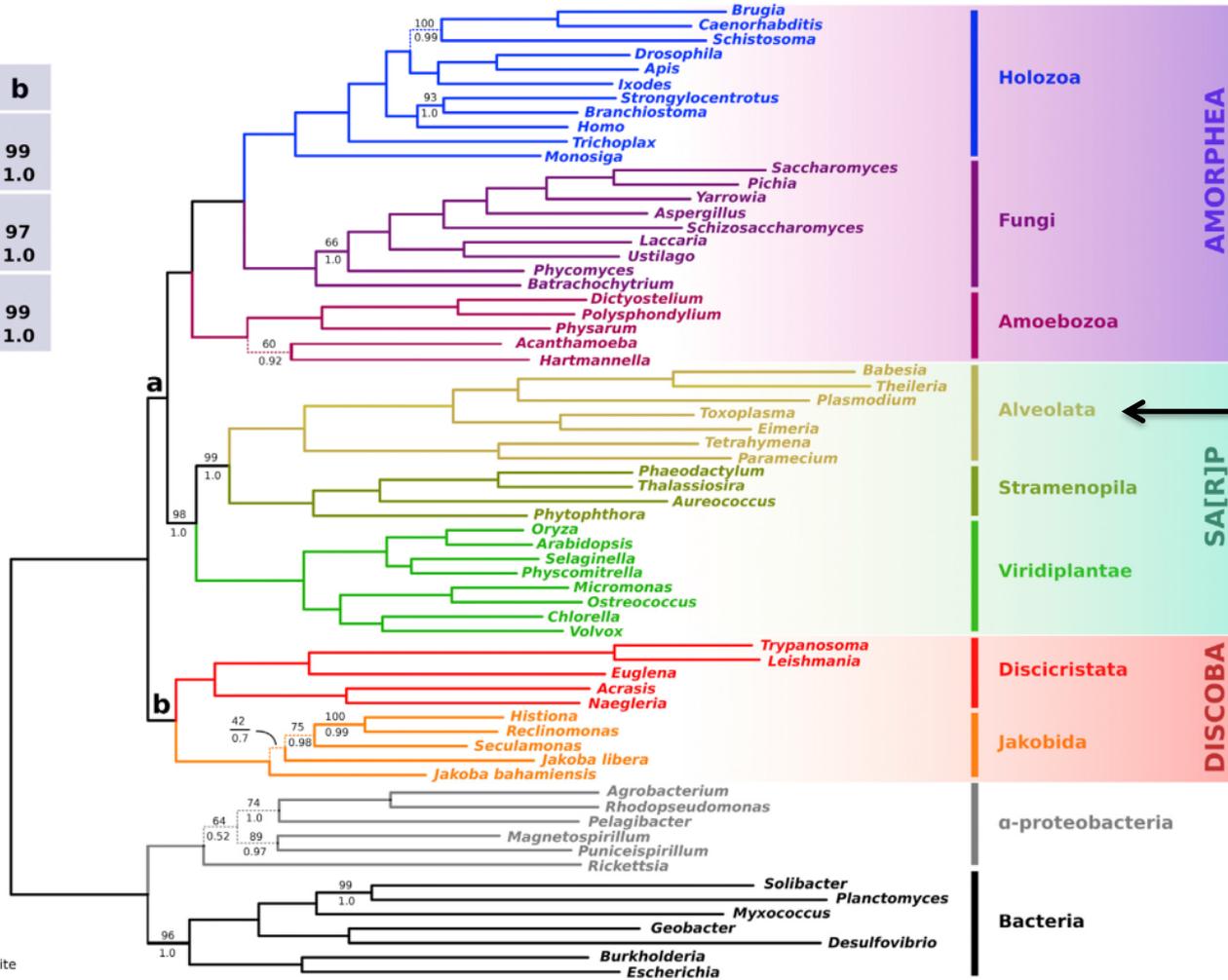
Pourquoi le nucléomorphe persiste?

- séquençage des deux génomes et génomique comparative pour identifier les transferts des gènes entre les 4 génomes

→ les gènes mitochondriaux sont toujours transférés dans le noyau mais les gènes des plastes et du nucléomorphe ne le sont plus (ce qui explique leur persistance)!

Classification actuelle des Eucaryotes

	a	b
M		
miBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
miBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
miBP	100	99
biPP	0.99	1.0

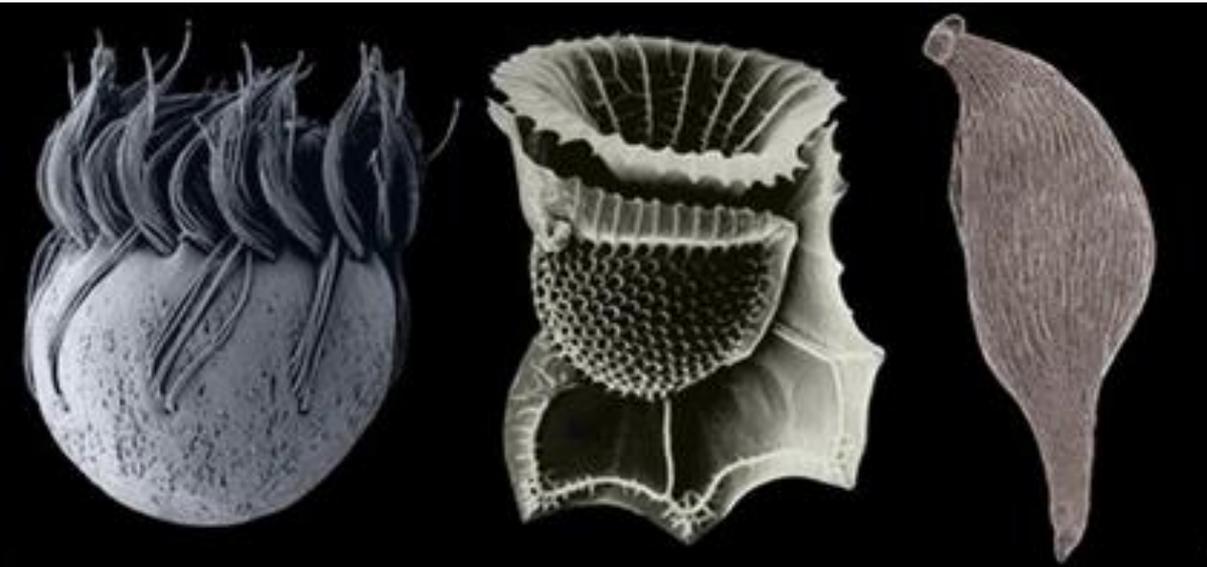


← Alveolata:
Babesia
Theileria
Plasmodium
Toxoplasma
Eimeria
Tetrahymena
Paramecium

0.2 substitutions/site

Alveolata

3 groupes majeurs: ciliées, dinoflagellés et apicomplexa



prédateurs

hétérotrophes
photosynthétiques

Parasites
(Plasmodium, Toxoplasma)

-caractères partagés dérivés (synapomorphies):

-alveoli, les sacs membranaires situés sous la membrane plasmique, vides ou contenant du matériel dérivé du cellulose

-micropores, fonction dans la pynocytose (« cell drinking »)

-mitose fermé (l'enveloppe nucléaire reste intacte)

Alveolata

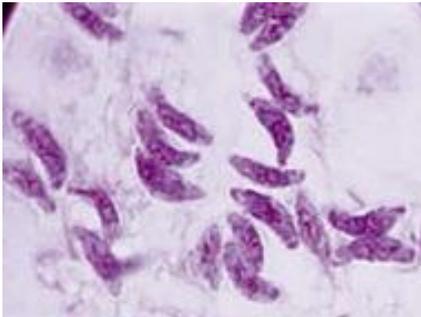
Les modes de vie et **structure génomique** très diversifiés:



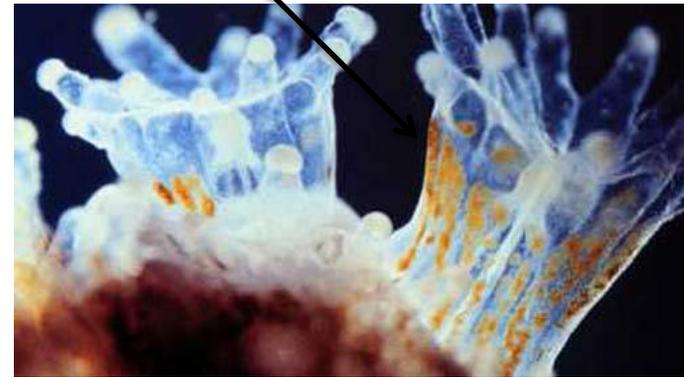
Ciliées – majoritairement prédateurs (bactéries)
ADN sépare en micronoyau (ADN fragmenté) et macronoyau (traduit),
ADN mitochondrial linéaire riche en gènes



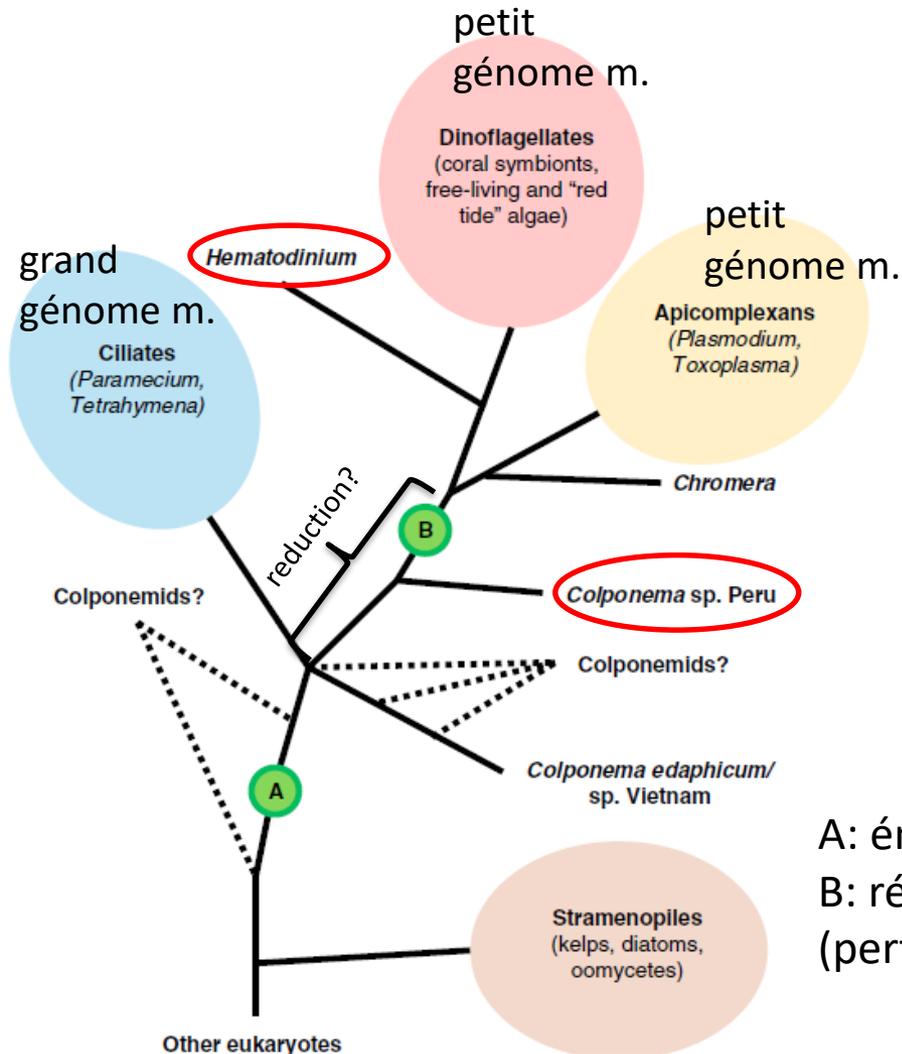
Dinoflagellés – hétérotrophes ou autotrophes (endosymbiose secondaire avec une algue rouge); un grand nombre forme des associations symbiotiques, ex. « zooxanthellae » des coraux
-l'ADN est condensé de manière permanente
ADN mitochondrial linéaire pauvre en gènes (3 protéines et ARN ribosomique)



Apicomplexa – parasites obligatoires
paludisme, toxoplasmose
-ADN « conventionnel »
ADN mitochondrial linéaire pauvre en gènes (3 protéines et ARN ribosomique)



Alveolata



-étude des événements évolutifs précoces conduisant aux alveolata compliqué par la longue période de séparation entre les ciliées (divergés il y a 1 milliard d'années) et les Dino/Api (divergés il y a 350 MA)

-isolation des nouvelles espèces: *Colponema* sp. et *Hematodinium* permet d'étudier l'évolution de la mitochondrie chez les alveolata et de comprendre l'origine de la condensation permanente de l'ADN chez les dinoflagellés

A: émergence de l'ADN linéaire chez la mitochondrie
B: réduction de la taille du génome mitochondrial (perte des gènes)

Alveolata

« dinokaryon »

- ADN chromosomique toujours condensé
- absence d'histones détectables



Dinoflagellés – hétérotrophes ou autotrophes (endosymbiose secondaire avec une algue rouge); un grand nombre forme des associations symbiotiques, ex. « zooxanthellae » des coraux

-l'ADN est condensé de manière permanente

ADN mitochondrial linéaire pauvre en gènes (3 protéines et ARN ribosomique)

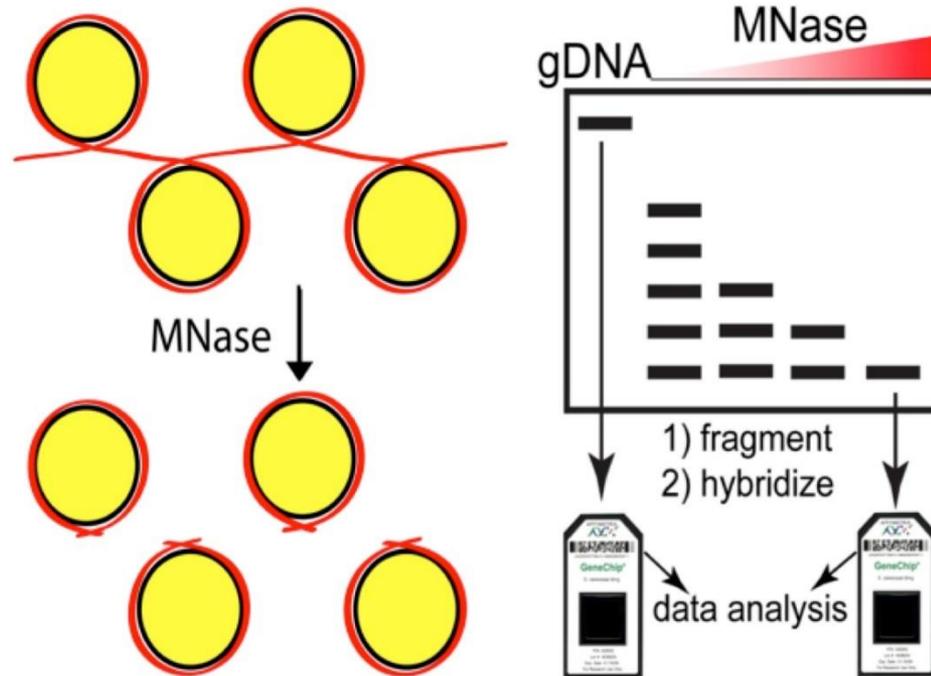
Comment les Dinoflagellés condensent leur ADN?

Alveolata

« dinokaryon »

- ADN chromosomique toujours condensé
- absence d'histones détectables

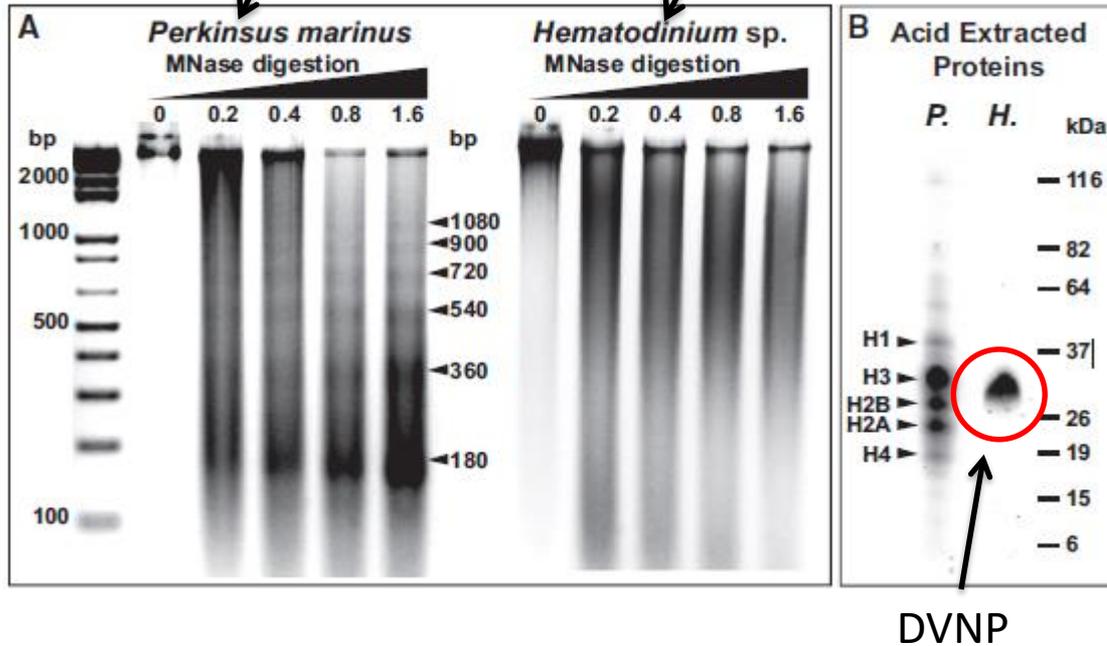
Micrococcus nuclease (MNase) protection assay



Alveolata

Un cousin des
dinoflagellées

condensation
permanente



-la protéine DVNP est trouvé uniquement chez les dinoflagellés et...

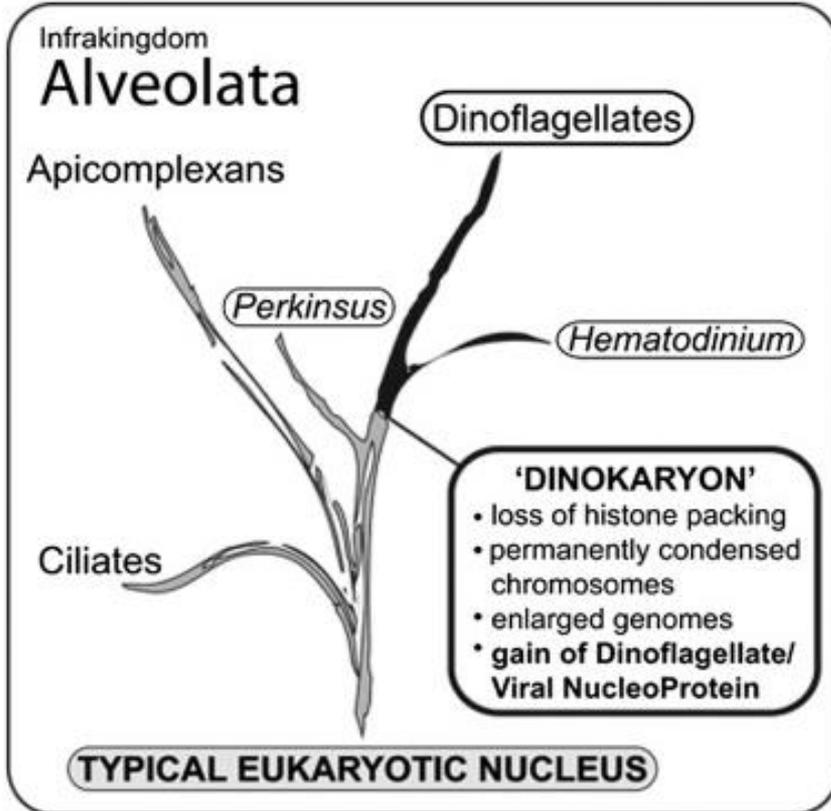
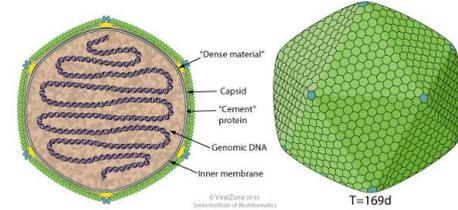
Alveolata

... les virus (*Phycodnaviridae*)!



Alveolata

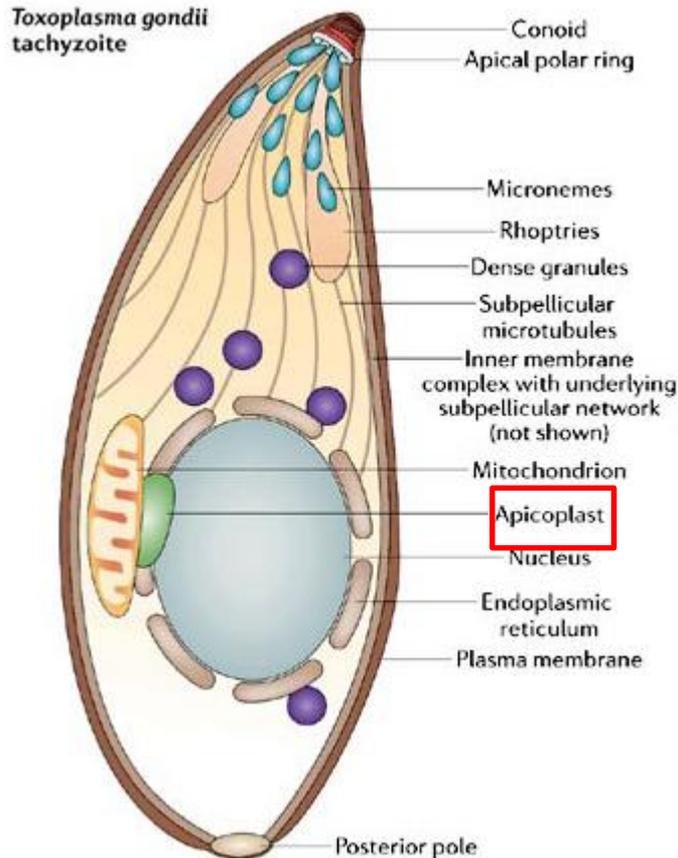
Phycodnaviridae infectent les algues unicellulaires!



→ la protéine DVNP a été peut être acquise par HGT à partir d'un virus

Alveolata

Apicomplexa (Toxoplasma, Plasmodium): évolution d'apicoplaste (ancien chloroplaste, absence de photosynthèse)



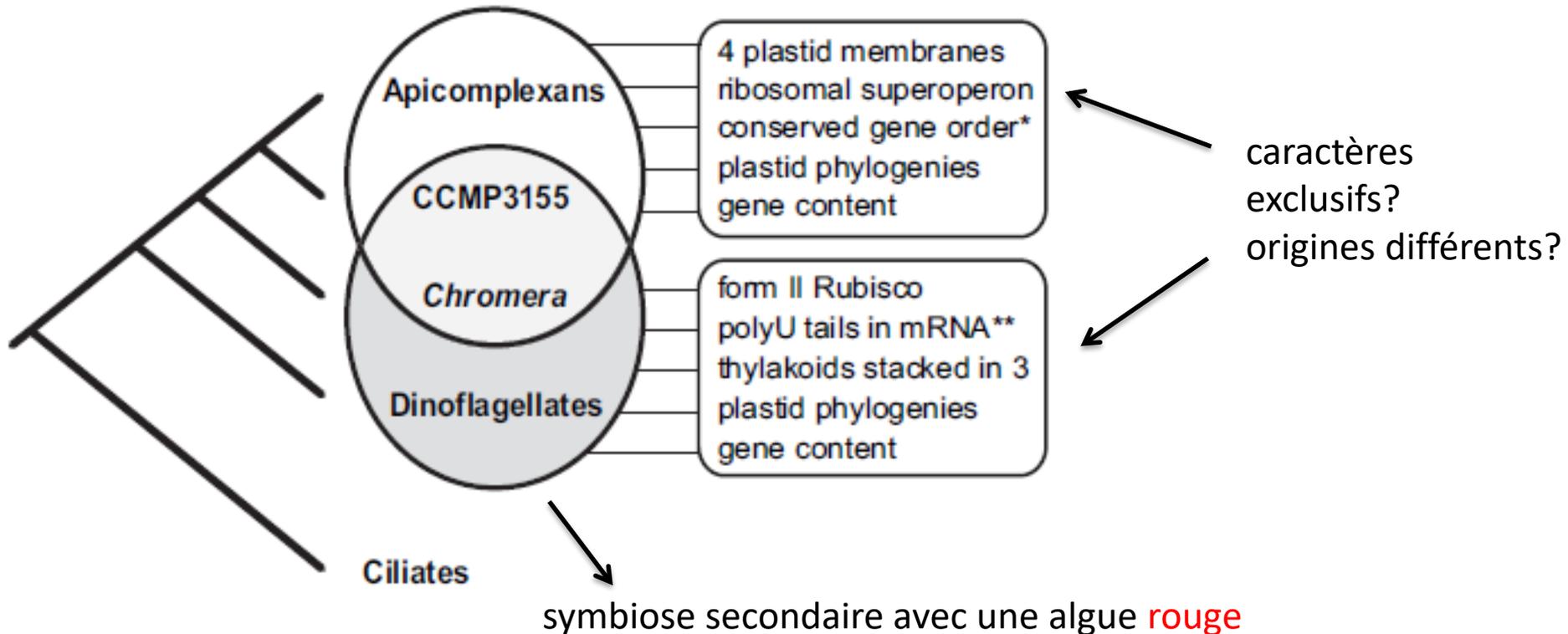
-apicoplaste est important pour la survie du parasite: perturbation du métabolisme et/ou de la réplication du apicoplaste → « delayed death » → survit dans le hôte mais n'est plus infectieux (Production d'une molécule nécessaire pour l'infection?)

-apicoplastes sont des cibles thérapeutiques pour le traitement du paludisme

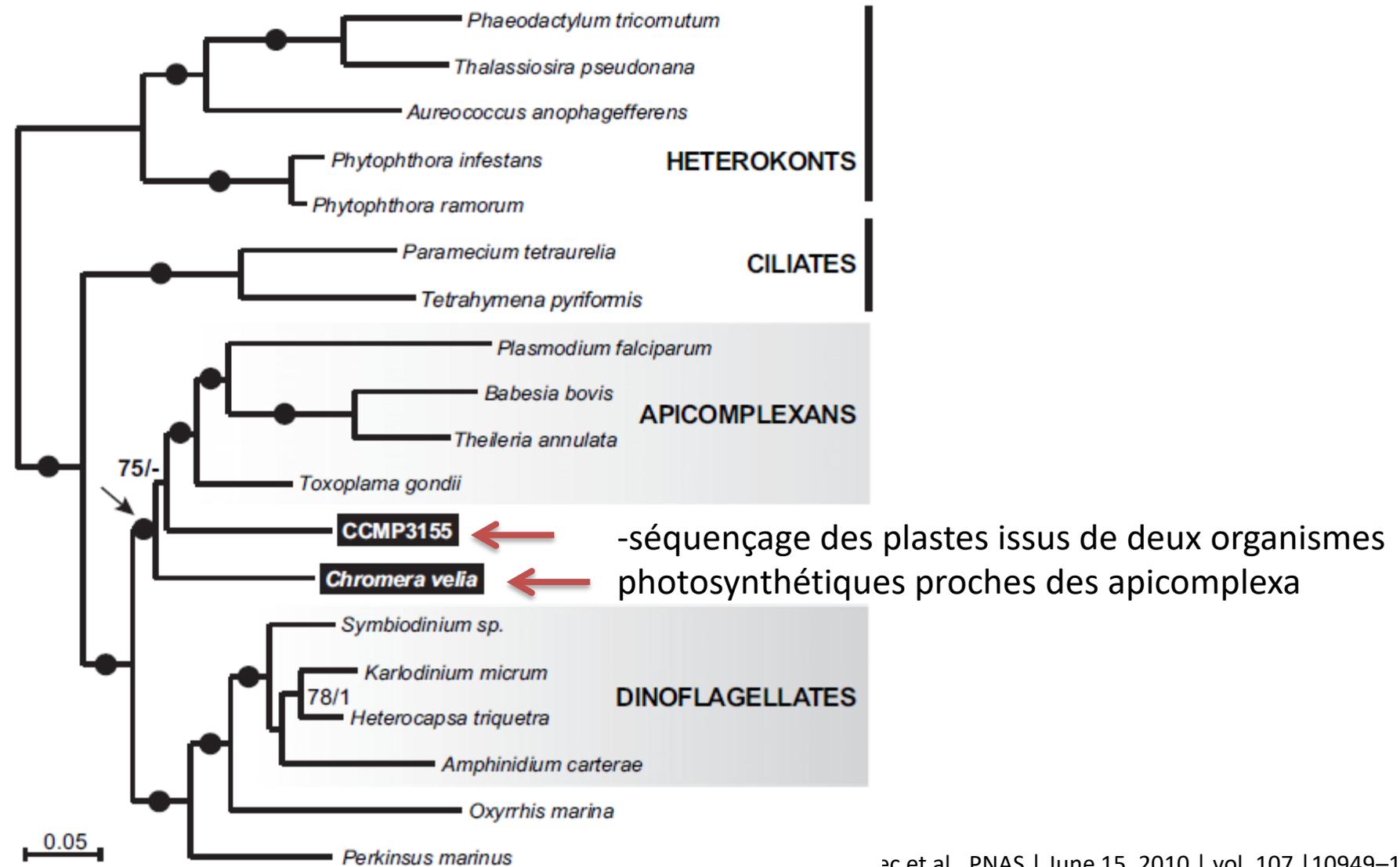
-origine? symbiose secondaire avec une algue verte ou rouge?

Alveolata

-comparaison du contenu des gènes des plastes entre les Apis et Dino: quasiment pas de gènes en commun – impossible de savoir si ils ont un ancêtre en commun



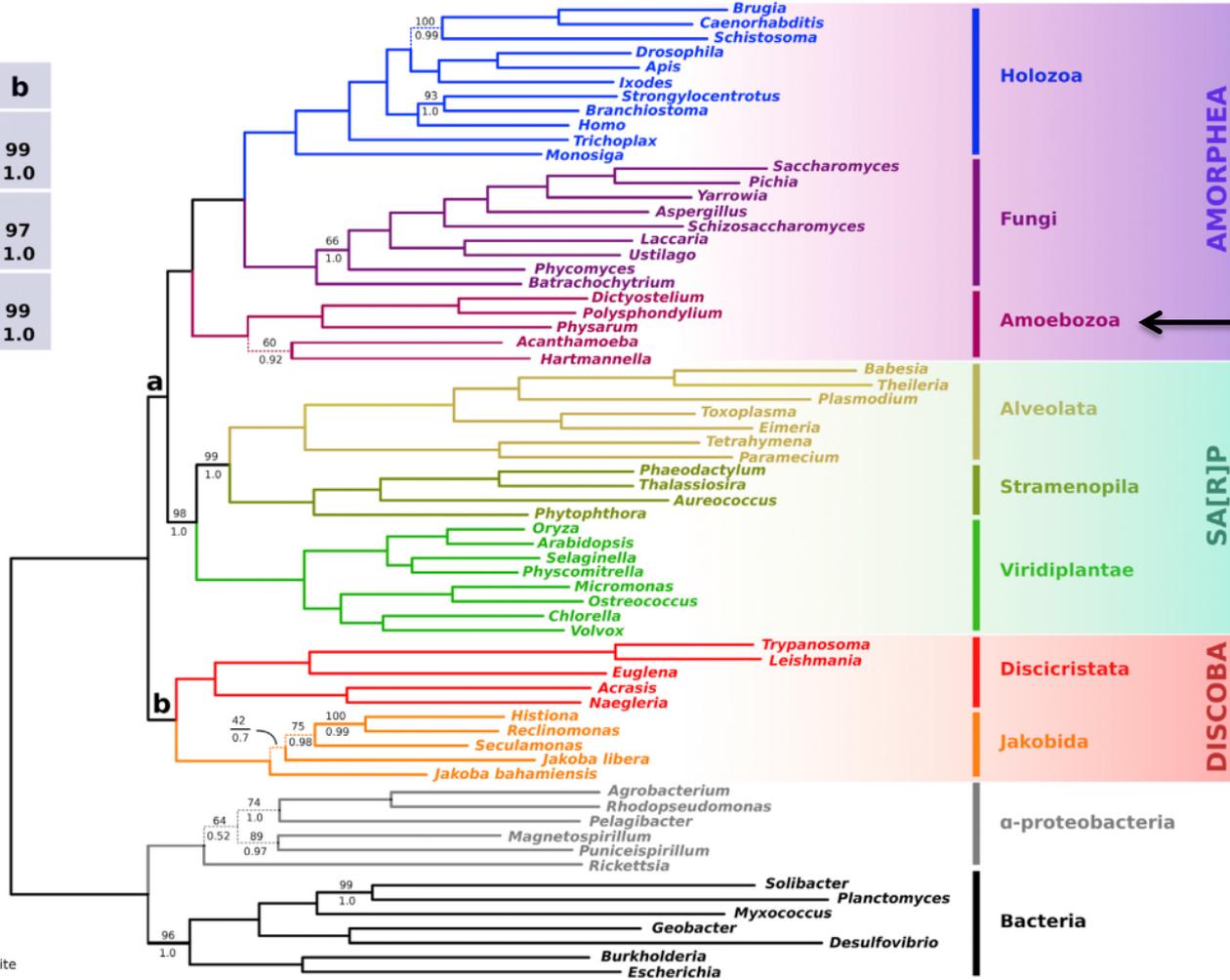
Alveolata



et al., PNAS | June 15, 2010 | vol. 107 | 10949–10954

Classification actuelle des Eucaryotes

	a	b
M		
miBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
miBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
miBP	100	99
biPP	0.99	1.0



Amoebozoa:
Dictyostelium
Polysphondylium
Physarum
Acanthamoeba
Hartmannella

Amebozoa

- les cellules utilisent les pseudopodes pour la locomotion (au moins durant une phase du cycle reproductif) et n'ont pas de flagelles
- les organismes qui utilisent les pseudopodes sont aussi présents chez les discoba et les rhizaria (les organismes ameboides sont polyphylétiques)



« moisissures glaireuses »



amibes « lobose »
(pseudopodes
larges) avec une
carapace (test)

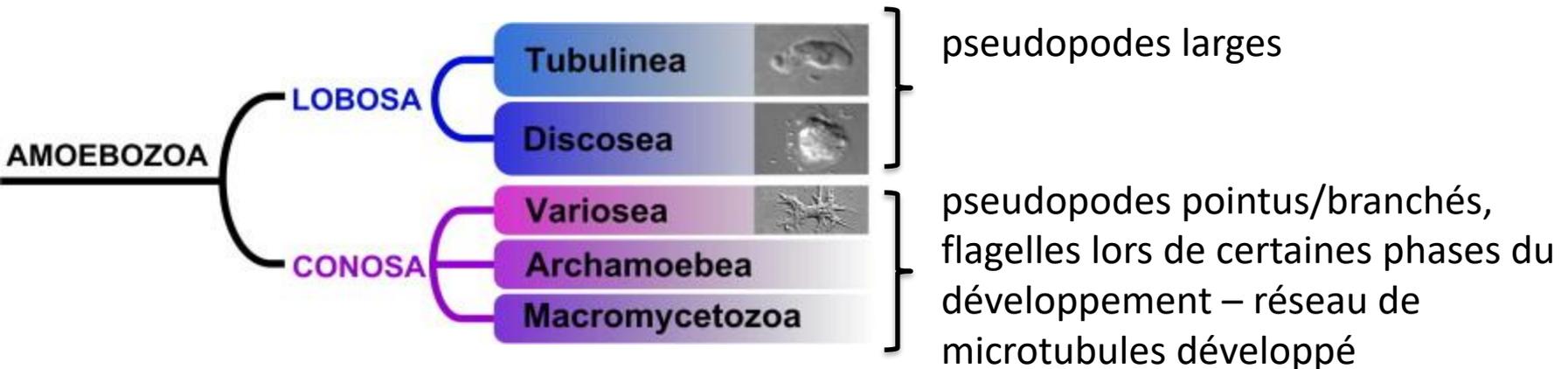


amibes « lobose »
sans carapace

- un groupe très diverse – la topologie « interne » de l'arbre des Amebozoa n'a pas pu être résolue en utilisant les séquences 18S rDNA

Amebozoa

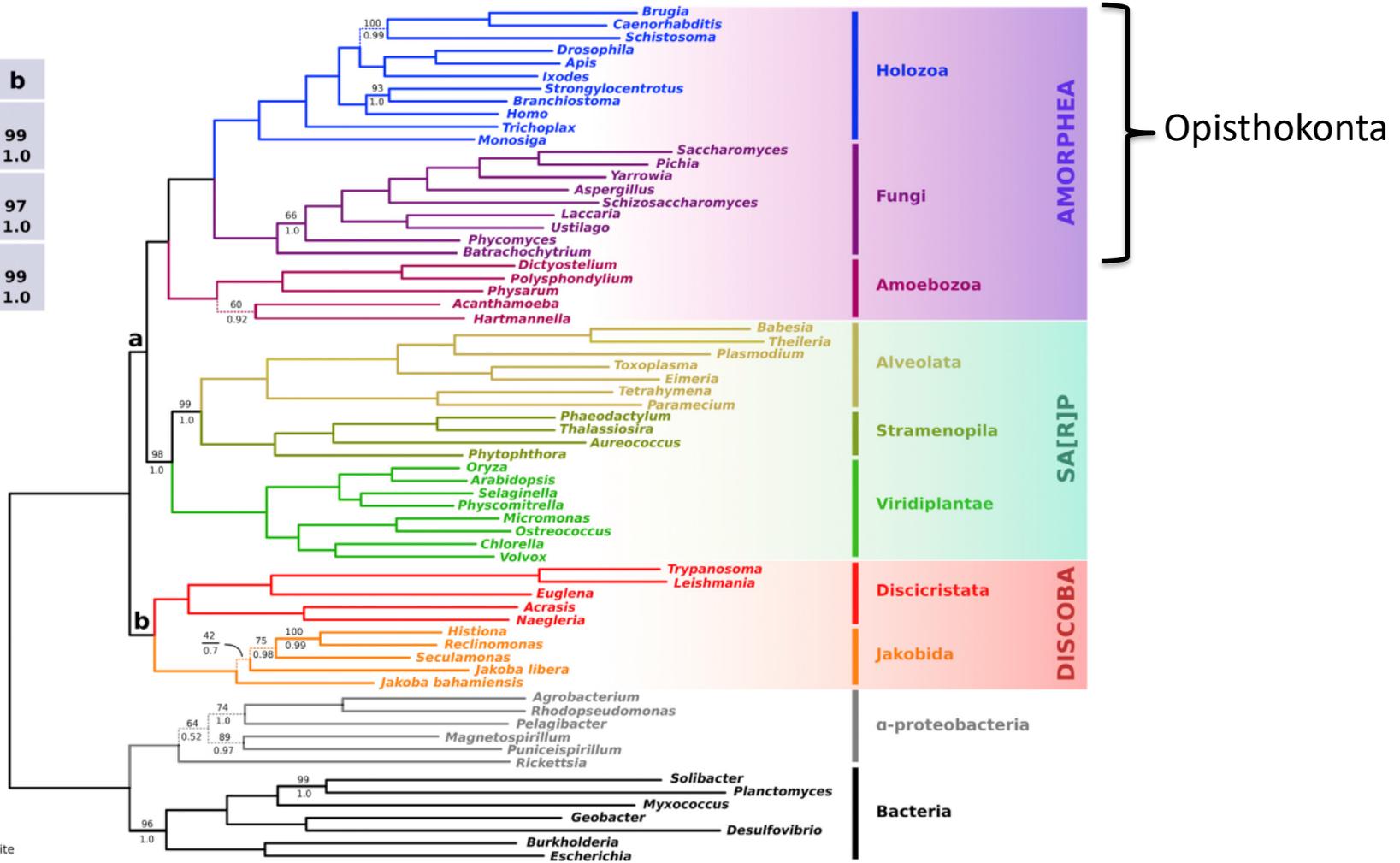
→ analyse phylogénétique en utilisant les protéines conservés confirme la monophylie et suggère une division primaire en deux sub-phyla



→ cette phylogénie est congruente avec la classification des Amoebozoa basé sur la nature de la locomotion, les caractéristiques des pseudopodes et ultrastructure cellulaire

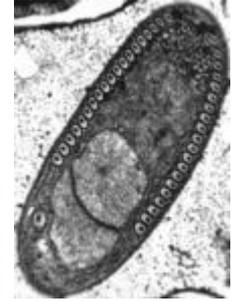
Classification actuelle des Eucaryotes

	a	b
M		
miBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
miBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
miBP	100	99
biPP	0.99	1.0



Opisthokonta

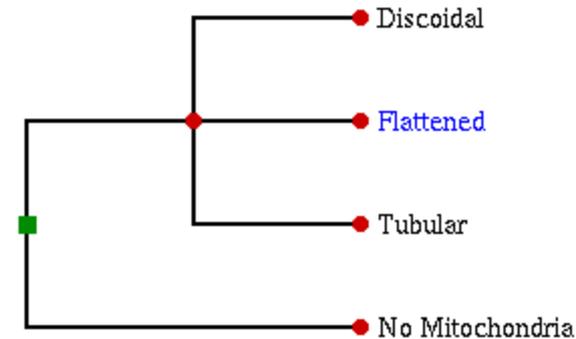
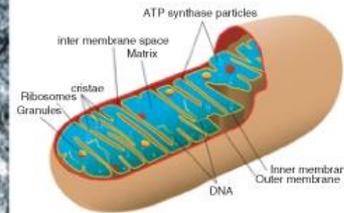
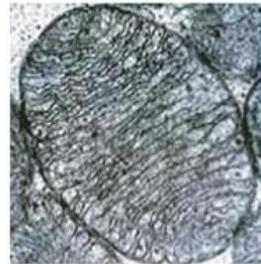
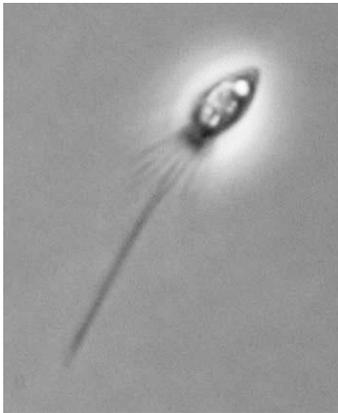
Animaux (Metazoa)
Champignons



choanoflagellé
Salpingoeca

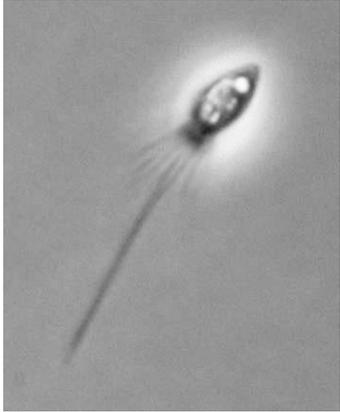
microsporidia

caractères en commun: - les mitochondries avec les cristae aplaties



- Opistho (postérieur) kont (flagelle) un flagelle postérieur

Monosiga brevicollis – organisme unicellulaire le plus proche des animaux



Monosiga brevicollis

Evolution of sodium channels predates the origin of nervous systems in animals

Benjamin J. Liebeskind^a, David M. Hillis^{a,1}, and Harold H. Zakon^{a,b,c,1}

^aSection of Integrative Biology and Center for Computational Biology and Bioinformatics and ^bSection of Neurobiology, University of Texas, Austin, TX 78712; and ^cJosephine Bay Paul Center, Marine Biological Laboratory, Woods Hole, MA 02543

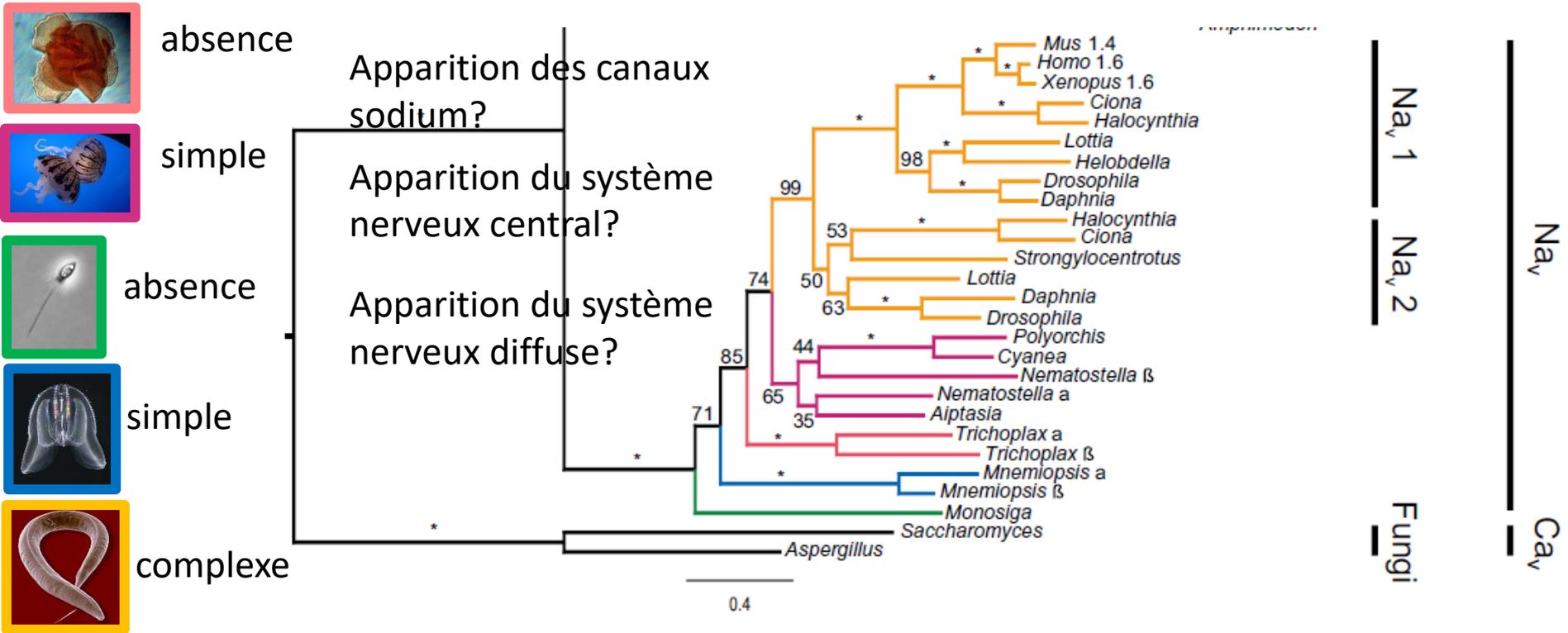
Contributed by David M. Hillis, April 21, 2011 (sent for review February 15, 2011)

- l'étude des lignées basales – choanoflagellé, lignée sœur des animaux – permet d'étudier l'évolution des animaux (ex. multicellularité, apparition du système nerveux chez les animaux)

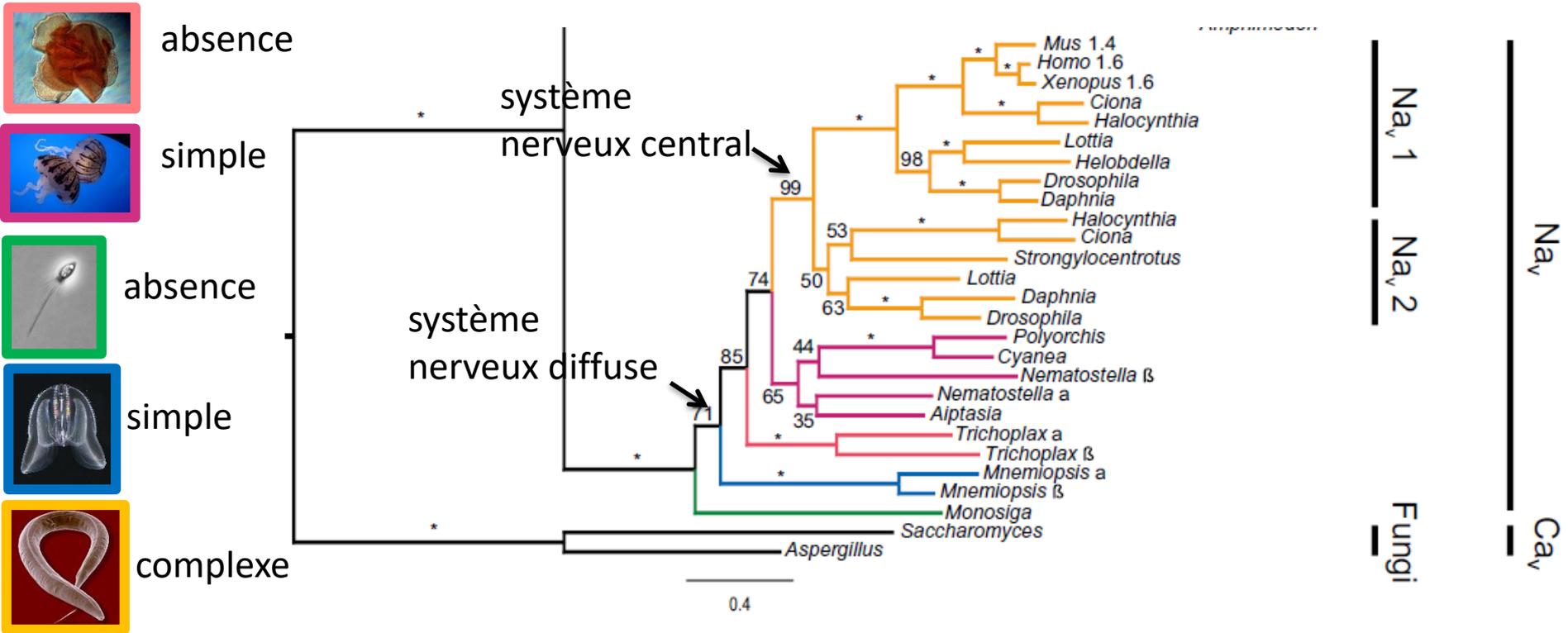
- les canaux sodium sont des composants essentiels du système nerveux des animaux – génération des potentiel d'action – transmission de message

- identification des gènes codant pour les canaux sodium chez les animaux « basals » ayant un système nerveux simple et leur cousins unicellulaires → analyse phylogénétique

Opisthokonta



Opisthokonta



→ apparition de canaux sodium avant l'apparition du système nerveux et avant la multicellularité

→ les caractères complexes peuvent évoluer de manière progressive, souvent par cooptation de gènes existants pour des nouvelles fonctions → quel est le rôle des ces gènes chez le *Monosiga*?

Provora - un nouveau supergroupe

Article Microbial predators form a new supergroup of eukaryotes

<https://doi.org/10.1038/s41586-022-05511-5>

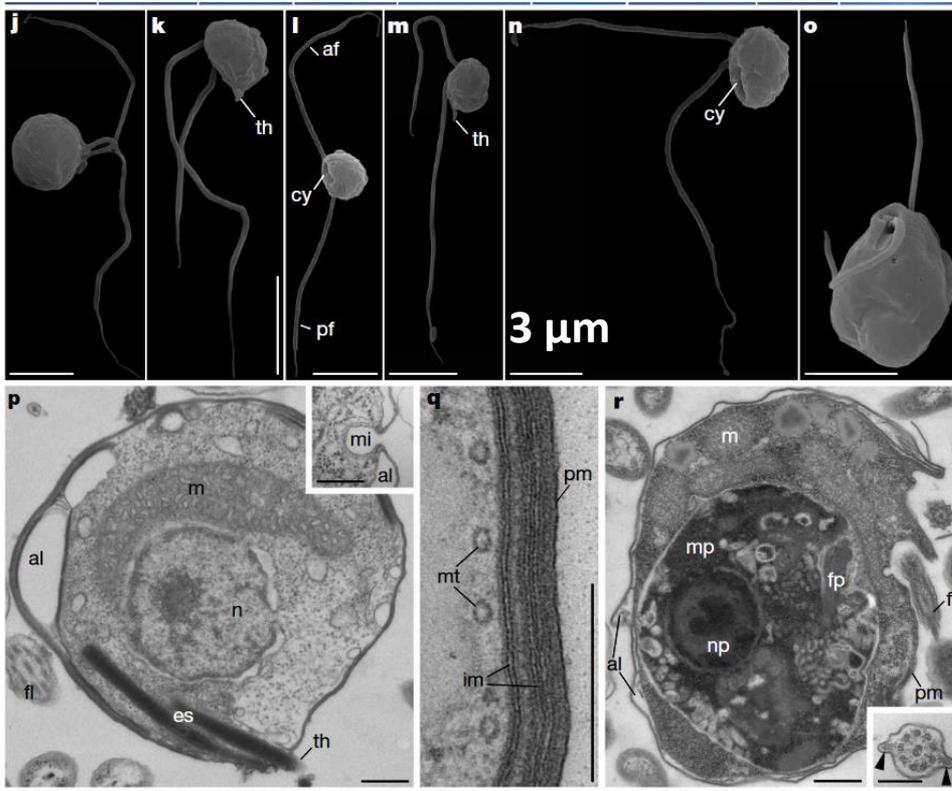
Received: 20 June 2022

Accepted: 2 November 2022

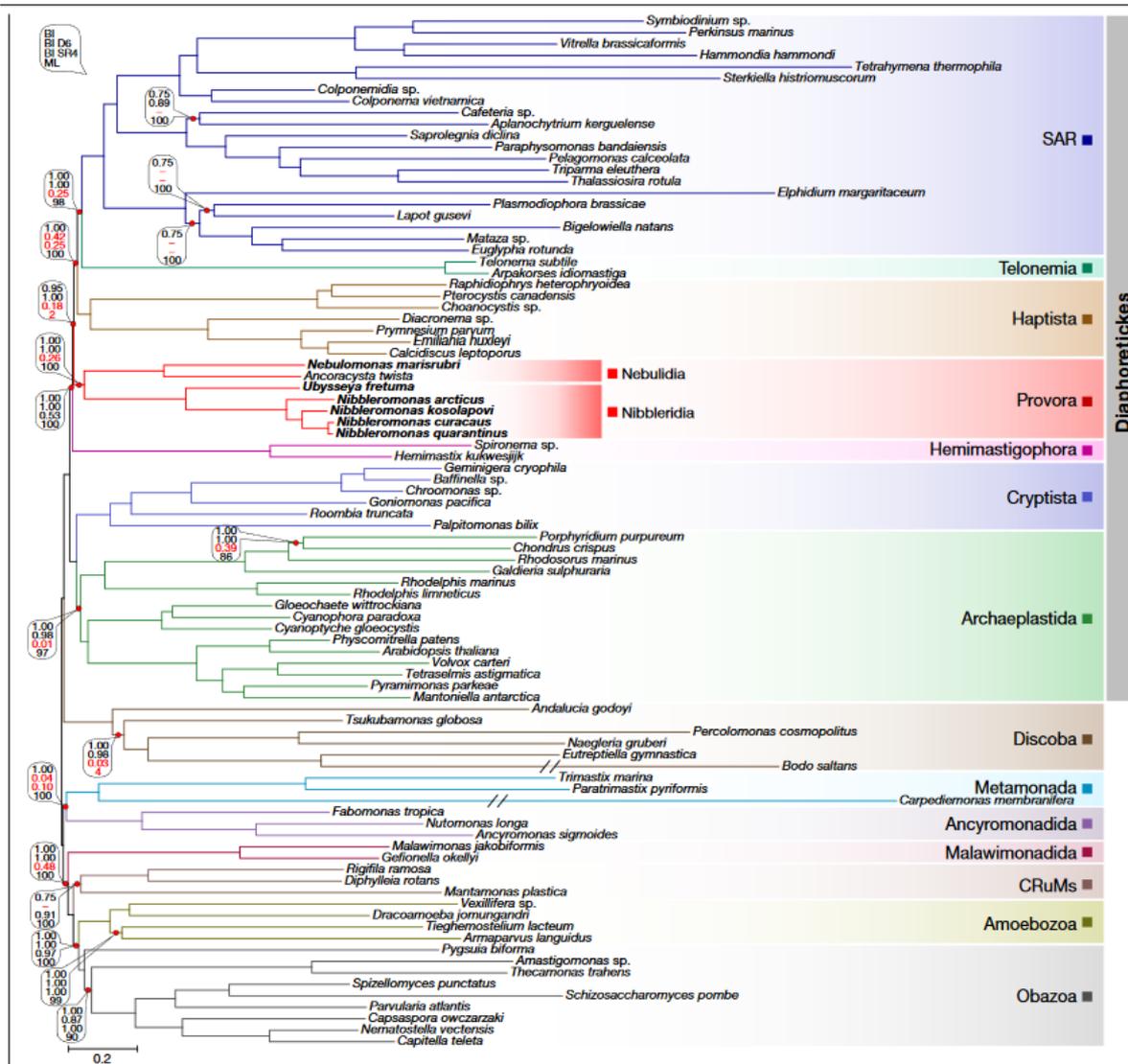
Denis V. Tikhonenkov^{1,2,3,4,5}, Kirill V. Mikhailov^{3,4,5}, Ryan M. R. Gawryluk^{6,7}, Artem O. Belyaev^{1,6},
Varsha Mathur⁸, Sergey A. Karpov^{9,10}, Dmitry G. Zagumyonny^{1,2}, Anastasia S. Borodina¹¹,
Kristina I. Prokina¹², Alexander P. Mylnikov¹³, Vladimir V. Aleoshin^{3,4} & Patrick J. Keeling⁷

→ Isolation de ces microorganismes à partir de l'environnement

→ N'ont pas été détectés par des approches métagénomiques, car leur nombre est faible comparé aux autres protistes



Provora - un nouveau supergroupe



→ Un groupe ancestral qui rivalise en terme de divergence avec les animaux ou champignons

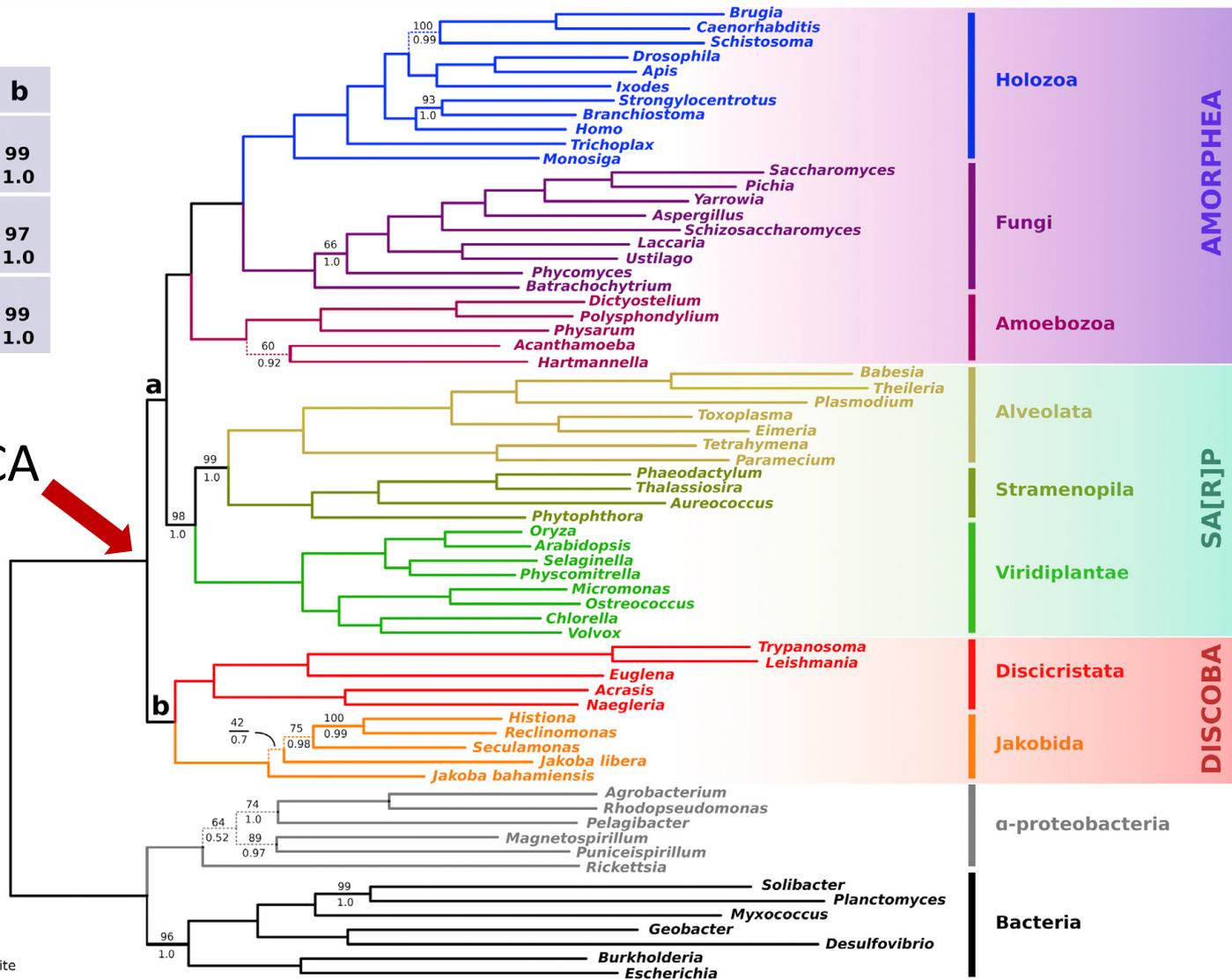
“their rarity relative to other microbes is not surprising and does not indicate a lack of ecological impact any more than a lion’s rarity compared to wildebeest does”



Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)

	a	b
M		
mlBP	90	99
biPP	1.0	1.0
M'		
mlBP	92	97
biPP	0.99	1.0
M''		
mlBP	100	99
biPP	0.99	1.0

LECA



Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)

The Genome of *Naegleria gruberi* Illuminates Early Eukaryotic Versatility

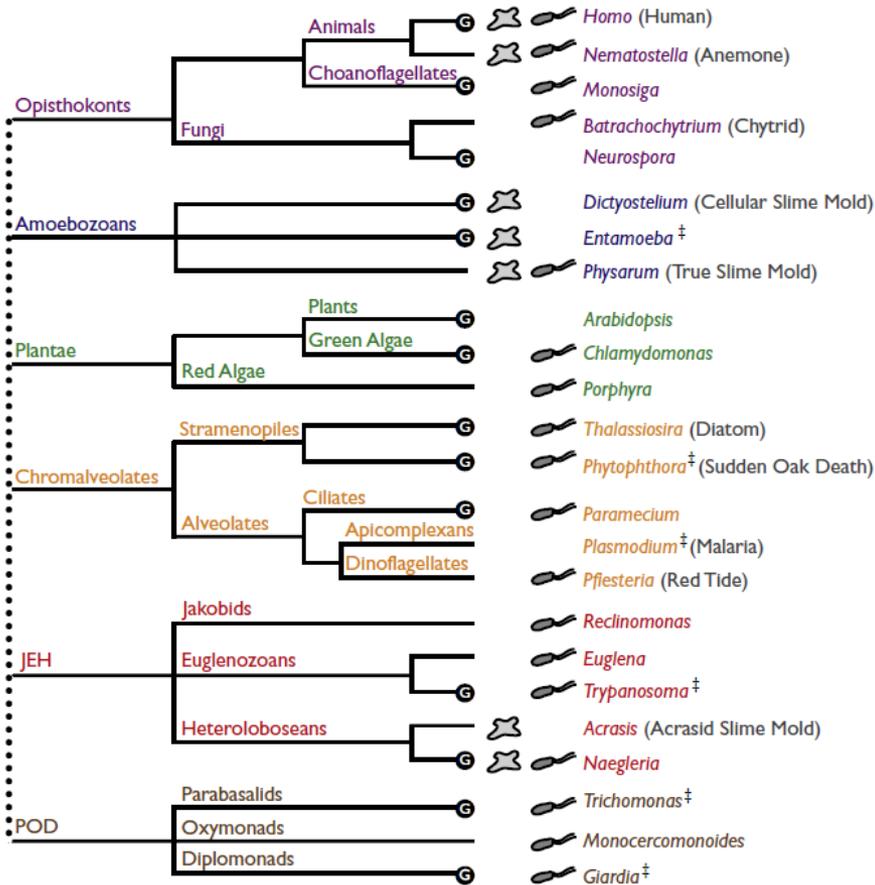
Lillian K. Fritz-Laylin,^{1,10} Simon E. Prochnik,^{3,10} Michael L. Ginger,⁴ Joel B. Dacks,^{5,6} Meredith L. Carpenter,¹ Mark C. Field,⁶ Alan Kuo,³ Alex Paredez,¹ Jarrod Chapman,³ Jonathan Pham,⁷ Shengqiang Shu,³ Rochak Neupane,² Michael Cipriano,⁷ Joel Mancuso,⁸ Hank Tu,^{3,11} Asaf Salamov,³ Erika Lindquist,³ Harris Shapiro,³ Susan Lucas,³ Igor V. Grigoriev,³ W. Zacheus Cande,¹ Chandler Fulton,⁹ Daniel S. Rokhsar,^{1,3,*} and Scott C. Dawson^{7,*}

-41 Mbp, comparaison de contenu en gènes entre génomes issus de 6 groupes majeurs d'Eucaryotes

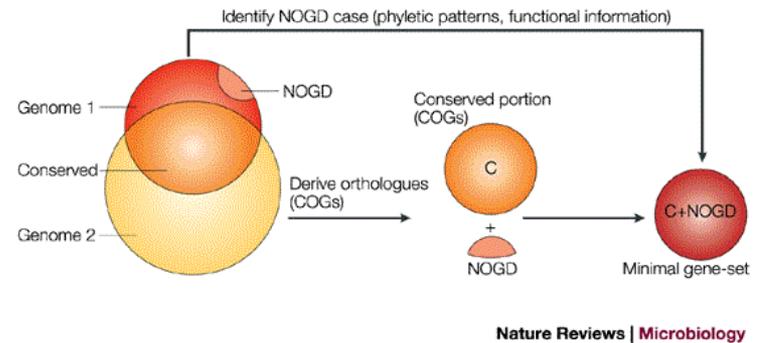
-le positionnement basal de *Naegleria* et son caractère non-pathogénique (à priori absence d'évolution réductive du génome) permettent d'identifier les gènes présents chez l'ancêtre de tous les Eucaryotes et d'identifier les gènes perdus par les parasites obligatoires (ex. *Trypanosoma*)

→ L'évolution précoce des Eucaryotes est importante pour comprendre l'origine de la complexité biologique

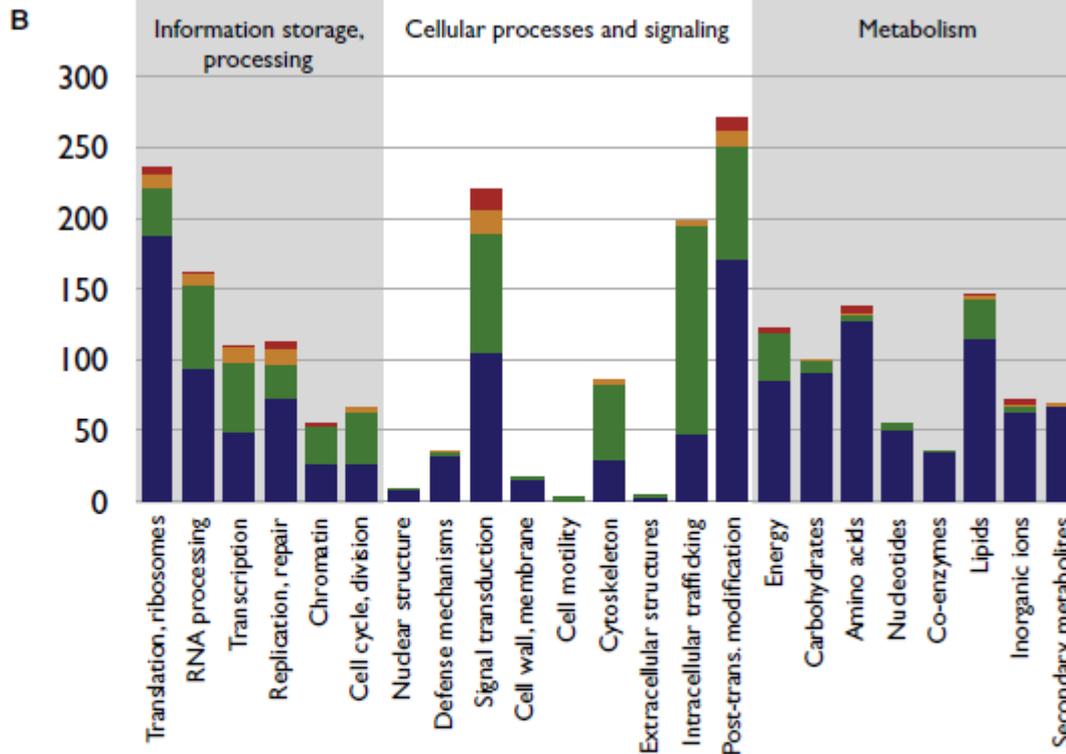
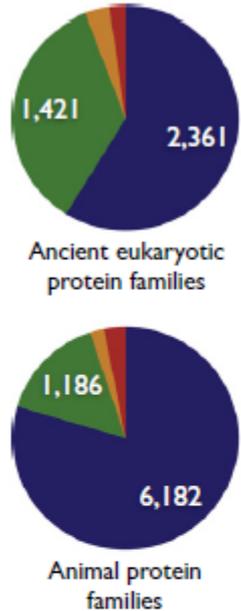
Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)



→ Génomique comparative: comparaison de contenu en gènes entre génomes issus de 6 groupes majeurs d'Eucaryotes

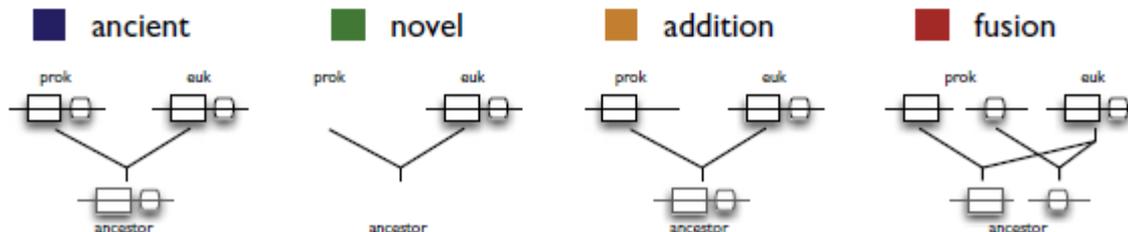


Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)



4133 familles de protéines:
 40% (1421) n'ont pas de homologues chez les procaryotes (chez Giardia seulement 347)

1421 → trafic intracellulaire, signalisation, dégradation des protéines (ubiquitine)



Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)

-un ancêtre remarquablement complexe comprenant un grand nombre de caractères Eucaryotes:

cytosquelette

méiose et mitose (sex)

traduction

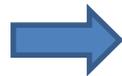
transcription

organites (mitochondrie, golgi)

spliceosome (introns)

→ transition procaryote – eucaryote « primitif » a nécessité l'introduction de bien plus de gènes comparativement à la transition eucaryote unicellulaire - eucaryote multicellulaire (animaux)

“All the essential problems of living organism[s] are already solved in the one-celled . protozoan and these are only elaborated in man” (Simpson, 1949).



“It was a giant step to an amoeba, yet a small step to man.”

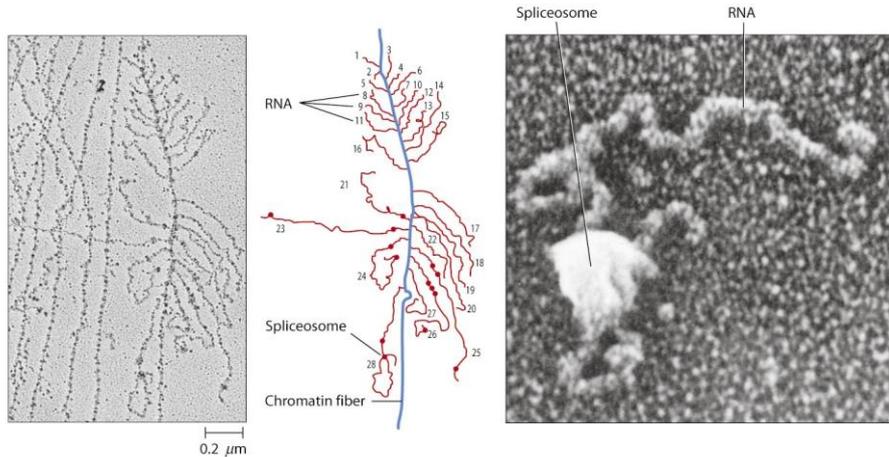
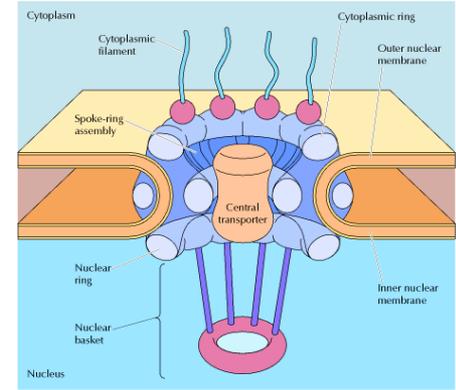
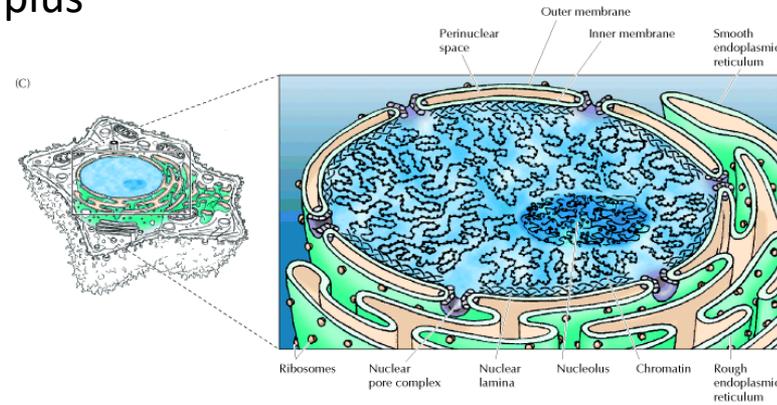
Fritz-Layline et al.

This is one small step for a man, one giant leap for mankind, N. Armstrong

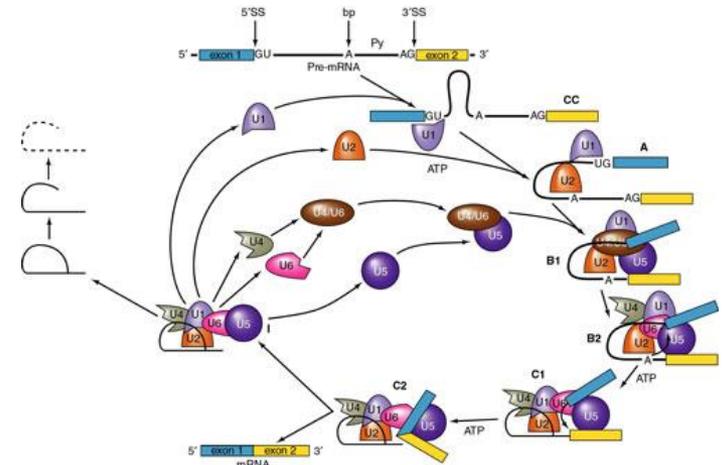
Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)

Les processus évolutifs conduisant à des structures complexes chez LECA?

L'une des questions parmi les plus difficiles en biologie !



Copyright © 2009 Pearson Education, Inc.



Le portrait du LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor)

Current Biology

Volume 31, Issue 4, 22 February 2021, Pages R193-R196



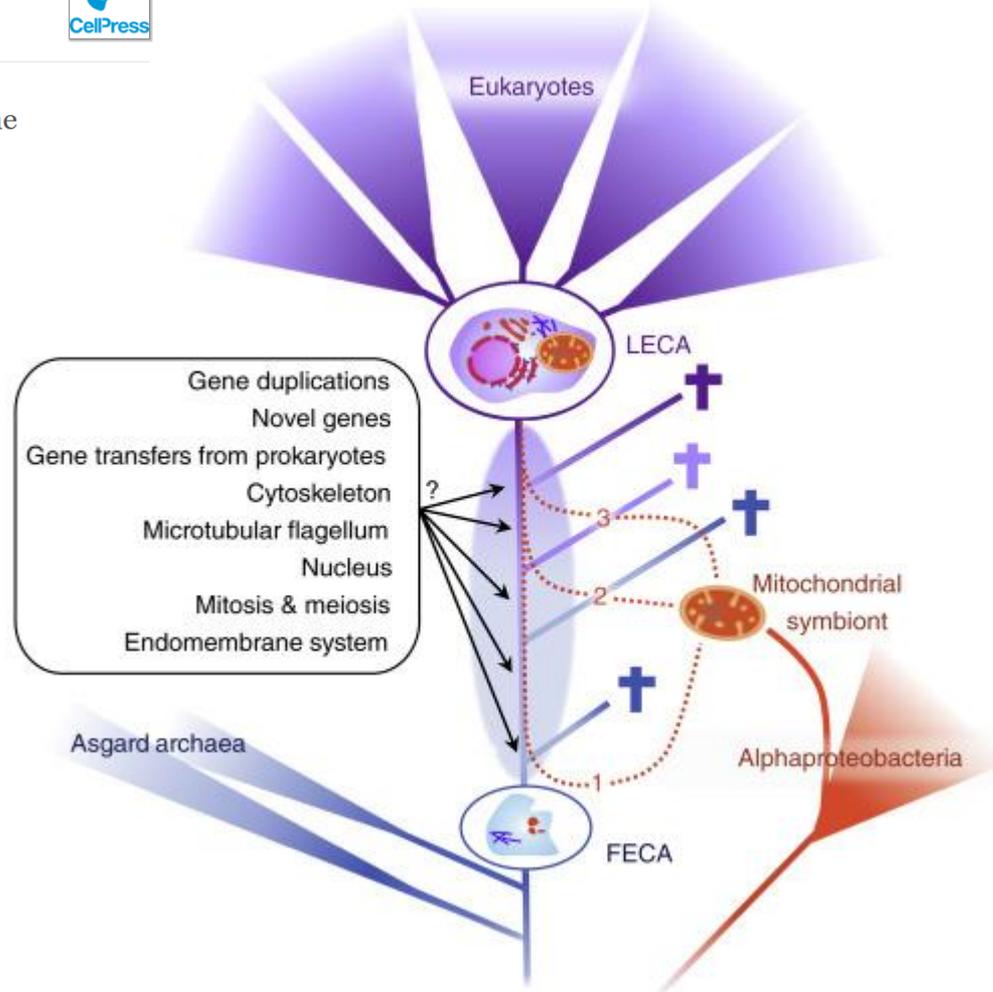
Dispatch

Evolution: Reconstructing the Timeline of Eukaryogenesis

Andrew J. Roger^{1,2}, Edward Susko^{1,3}, Michelle M. Leger⁴

Show more

+ Add to Mendeley Share Cite

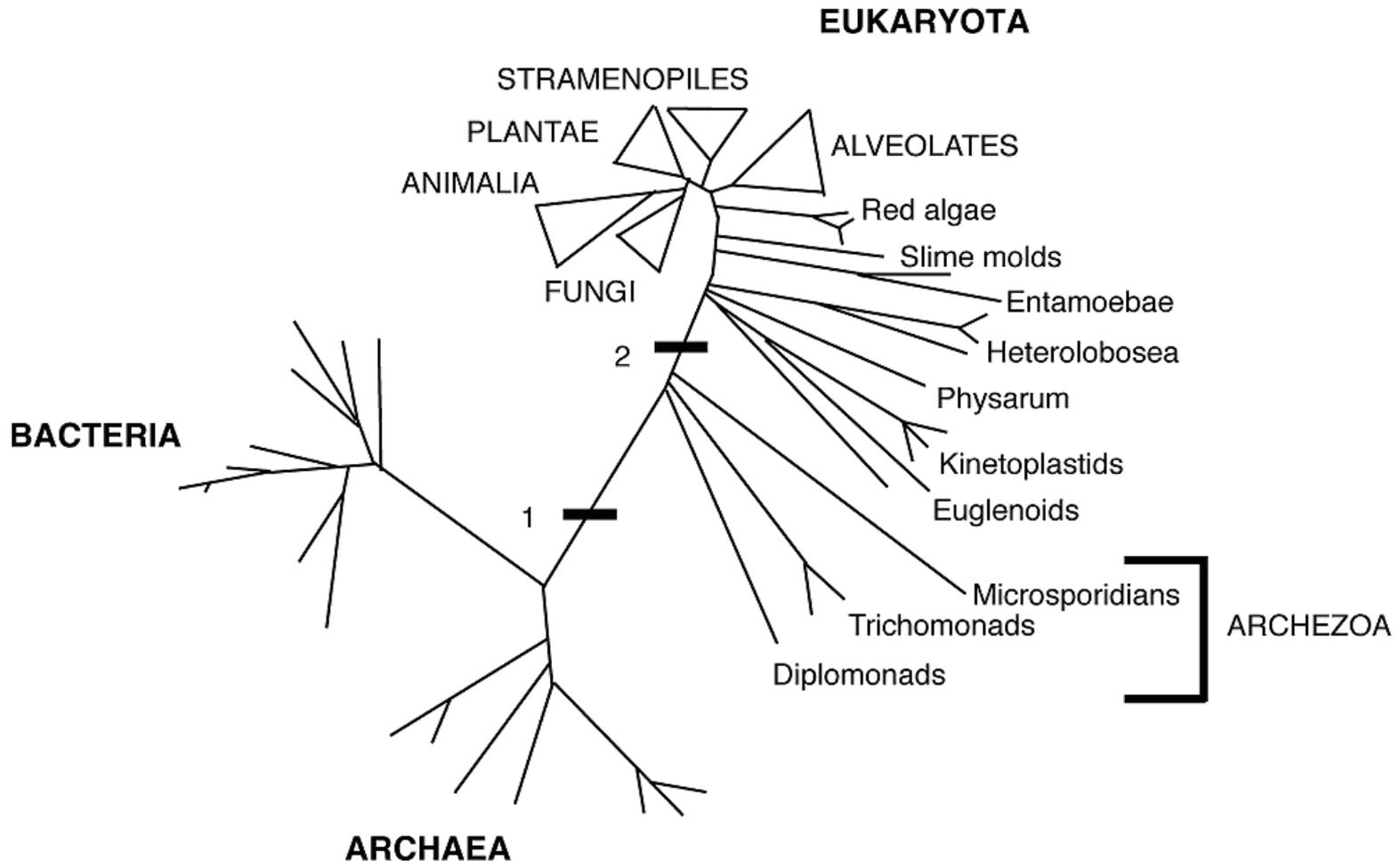


Current Biology

Roger et al. 2021, Current Biology

Questions de révision

1. Voici l'un des premiers arbres des Eucaryotes basé sur les séquences 18S rDNA, publié en 1991. Que pouvez vous déduire sur l'évolution des Eucaryotes. Quelles sont les critiques que l'on peut soulever à regard de cet arbre?



2. Donnez la définition d'un indél. Les indéls peuvent être utilisés pour la classification cladistique. Expliquez pour quelle raison. Identifiez sur l'alignement ci-dessous la synapomorphie qui permet de regrouper la microsporidie (*Glugea*) et les champignons.

		A	B
Eukaryotes	E.a.	AAGVGEFEAGISKNGQTRH	WFKGWKPTRKDGNASGTTLL
<i>Saccharomyces</i>	<u>Y.c.</u>	<u>AGGVGEFEAGISKDGGQTRH</u>	<u>WYXGWKPKTKAGVYKQKTL</u>
	KL	DSTYGGFEAGISKDGGQTRH	WYKG-----PTLL
	T.c.	ASPQGEFEAGISKDGGQTRH	WYKG-----PILV
	P.f.	PADVGGFDAAFPSKEGQTKH	WYKG-----RTL
	E.b.	AAGTGEFEAGISKNGQTRH	WYKG-----PTLI
	G.l.	AAGQGEFEAGISKDGGQTRH	WYEG-----PCLI
<i>Glugea</i>	<u>G.p.</u>	<u>PCATGEFKSCISG=GTLKDH</u>	<u>WFKGWKPVSGAGDSI=PTLE</u>
Archaeobacteria	S.a.	SAKKGEYEAGMSAEGQTRH	WYNG-----PTLE
	E.a.	AADD-----GVQP--QTQEH	WYDG-----EILL
	M.v.	NVDDAKS--GIQP--QTRH	WYKG-----PTIA
Eubacteria	E.c.	AATD-----GPMP--QTRH	WEAK-----ILELA
	T.a.	AATD-----GPMP--QTRH	AYKP-----IQELL
	A.a.	SAAD-----GPMP--QTRH	WVDK-----ILKLM
Organelle	S.c. (mit)	AATD-----GQMP--QTRH	GEQA-----MKLLL
	A.t. (chl)	SGAD-----GPMP--QTKEH	GEQA-----IYELM
		120 130	210 220

insertion spécifique
des champignons!



3. Une longue branche sépare le dernier ancêtre commun des Eucaryotes et les procaryotes. En phylogénie moléculaire, à quoi correspond la longueur d'une branche? Comment peut on expliquer la longue branche qui sépare les eucaryotes des procaryotes? Aidez vous de la figure ci-dessous.

