

Engagement de non-plagiat

Je, soussigné(e), **MAZOUNI MYRIAM-MARIE**

déclare être pleinement conscient(e) que le plagiat de documents ou d'une partie d'un document publiés sur toutes formes de support, y compris l'internet, constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée.

En conséquence, je m'engage à citer toutes les sources que j'ai utilisées pour écrire ce rapport ou mémoire.

Nom-Prénom : **MAZOUNI MYRIAM-MARIE**



Université d'Angers
LPG – UMR CNRS 6112
Faculté des Sciences
2/11 boulevard Lavoisier
49045 Angers



UFR SCIENCES, TECHNOLOGIE, SANTÉ
Master 1 Biodiversité, Écologie et Évolution
Parcours MAD- Mer Anthropisation Diagnostic

**TRANSCRIPTOMIQUE ET
PHYLOGÉNOMIQUE CHEZ LES
RHIZAIRES**

! "#\$#%&'(&)*++\$,%%"\$&)(

MYRIAM-MARIE MAZOUNI
Mémoire présenté le 19 juin

Tutrice :
Magali Schweizer

- Année universitaire 2023-2025 -
- Promotion : 2023-2024 -

PAGE DE GARDE -

Université d'Angers Faculté des Sciences 2 boulevard Lavoisier 49045 Angers Cedex	Master 1 Biodiversité Écologie et Evolution Parcours Mer Anthropisation Diagnostic
Type de stage :	Bibliographique
MAZOUNI MYRIAM-MARIE	-
Année universitaire 2022-2023	-
TRANSCRIPTOMIQUE ET PHYLOGÉNOMIQUE CHEZ LES RHIZAIRES (États de connaissance)	
Résumé : Ce rapport présente l'état actuel des connaissances et les avancées récentes en transcriptomique et phylogénomique des Rhizaires, un groupe diversifié de protistes au sein du domaine des Eucaryotes. L'objectif principal de cette étude était de mettre en évidence les découvertes clés permettant de comprendre la diversité génétique et les relations évolutives des Rhizaires. L'importance des Rhizaires dans les écosystèmes marins et leur rôle dans les cycles biogéochimiques a également été mise en évidence. La phylogénomique a contribué à clarifier les relations évolutives entre différentes espèces de Rhizaires, en utilisant les données génomiques pour reconstruire des arbres phylogénétiques précis. Les résultats obtenus montrent que les avancées technologiques ont permis de découvrir de nouvelles espèces, ce qui a des implications importantes pour la recherche en écologie marine, en évolution et en biotechnologie. Les études en transcriptomique et phylogénomique des Rhizaires sont essentielles pour approfondir notre compréhension de la biodiversité marine et des processus évolutifs. Les technologies émergentes ouvrent de nouvelles voies pour la recherche future.	
Mots clés : Eucaryotes, Rhizaire, Transcriptomique, Phylogénomique, Séquençage.	
Abstract: This report presents the current state of knowledge and recent advances in transcriptomics and phylogenomic of Rhizaria, a diverse group of protists within the domain of Eukaryotes. The main objective of this study was to highlight key discoveries that have helped understand the genetic diversity and evolutionary relationships of Rhizaria. The importance of Rhizaria in marine ecosystems and their role in biogeochemical cycles has also been emphasized. Phylogenomic has contributed to clarifying the evolutionary relationships among different species of Rhizaria, using genomic data to reconstruct accurate phylogenetic trees. The results obtained show that technological advances have led to the discovery of new species, which has significant implications for research in marine ecology, evolution, and biotechnology. Studies in transcriptomics and phylogenomic of Rhizaria are essential for deepening our understanding of marine biodiversity and evolutionary processes. Emerging technologies are opening new avenues for future research. Keywords: Eukaryotes, Rhizaria, Transcriptomics, Phylogenomics, Sequencing.	

Table des matières

PAGE DE GARDE -	2
LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX -	4
PRÉAMBULE -	5
INTRODUCTION -	6
1- Présentation générale des Rhizaires (Rhizaria)	6
2- Contexte de la transcriptomique et de la phylogénomique	7
DISCUSSION -	7
1- Découvertes transcriptomique et phylogénomique chez les Rhizaires (méthodologies et technologies).	7
A. Les séquence d'ARN ribosomal et d'actine :	8
B. Les séquences de COI	8
C. Séquençage à haut débit	8
2- Impact des Avancées en transcriptomique et phylogénomique chez les rhizaires.	9
A. Nouveau taxon	9
B. Élaboration de cartes phylogénétiques	Erreur ! Signet non défini.
C. Études sur la Biodiversité Marine	9
CONCLUSION -	10
BIBLIOGRAPHIE -	11
ANNEXE -	13

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX -

- Figure 1:** Représentation schématique de la phylogénie des Rhizaires. Les Rhizaires comprennent trois groupes monophylétiques principaux (représentés par trois couleurs). (*Tristan Biard, 2023*) 7
- Figure 2 :** Une vue de 2020 de la phylogénie des eucaryotes, les traitant comme divisés en 8 « Supergroupes », à savoir CRuMs, Opisthokonta, Amoebozoa, Archaeplastida, Sar, Haptista, Cryptista et Excavates. Les Excavates ne sont cependant pas un clade. Dalhousie University (*Alastair Simpson, 2020*) 13
- Figure 3 :** Aperçu Figure 3de la diversité microbienne eucaryotique en milieu profond au niveau des super- groupes taxonomique. (A) Nombre de pyrotags par supergroupe (moyenne de l'abondance relative de chaque échantillon) (b) Nombre d'OTUs clustérisé à 97% de similarité par super- groupe (*Pernice et al., 2016 ; Richard Guillonneau,2018*). 13
- Figure 4 :** Représentation de la phylogénie complète des Rhizaires. (*Mazouni Myriam-Marie, 2024*) Erreur ! Signet non défini.

PRÉAMBULE -

Les données utilisées pour la réalisation de ce rapport bibliographique proviennent toutes d'articles scientifiques, trouver sur des bibliothèques, des bases de données scientifiques. Celles que j'ai le plus utilisé sont : PubMed, Google Scholar, ScienceDirect, These HAL science, Nature.com, Researchgate.

La réalisation de ce rapport n'a pas été facile. En effet la documentation sur les rhizaires est très limité. Ce rapport présente un état de connaissance de la transcriptomique et phylogénomique des Rhizaires.

INTRODUCTION -

1- Présentation générale des Rhizaires (Rhizaria)

Les Rhizaires (Rhizaria) constituent un groupe diversifié de protistes au sein du domaine des Eucaryotes, regroupant tous les organismes dont les cellules possèdent un noyau distinct et des organites membranaires, à l'inverse des Prokaryotes (bactéries et archées). (**Keeling et al., 2005 ; Tristan Biard, 2023 ; Burki F. 2014**). Les Rhizaires sont principalement caractérisés par des données moléculaires, c'est-à-dire qu'aucun caractère morphologique clairement homologue ne définit uniquement ce groupe (**Keeling et al., 2005**). Ces organismes jouent un rôle dans les écosystèmes marins en participant au cycle du carbone et en contribuant à la formation des sédiments marins. (**Tristan Biard, 2023**)

Les Rhizaires sont abondants dans la nature et sont écologiquement importants, mais peu d'entre eux sont réellement connus (**Keeling et al., 2005**). Ils interviennent dans les réseaux trophiques en tant que producteurs primaires, consommateurs et décomposeurs. Evolutionnairement, ils apportent de nouvelles perspectives sur la diversité des eucaryotes et les mécanismes de l'évolution cellulaire (**Pawlowski et al., 2012**).

À l'origine, la classification des Rhizaires reposait sur la morphologie de leurs pseudopodes (extensions cellulaires utilisées pour la locomotion et l'alimentation). Cependant, les avancées en séquençage moléculaire ont révélé que cette caractéristique morphologique n'était pas un trait conservé et qu'elle pouvait apparaître de manière convergente dans différentes lignées évolutives (**Tristan Biard, 2023**). Ces études ont montré que les Rhizaires forment un groupe monophylétique distinct au sein des SAR, ce qui signifie qu'ils partageant un ancêtre commun avec les Straménopiles et les Alvéolés (*Figure 2, Annexe*).

Les Rhizaires sont subdivisés en trois sous-groupe : les Endomyxaires, les Cercozoaires et les Rétaires (Radiolaire et foraminifère) : (*Figure 1*)

- Les Endomyxaires : Ce phylum inclut des organismes principalement hétérotrophes comme les Vampyrellides (prédateurs de microalgues), des parasites tels que les Phytozymides (parasites de plantes terrestres) et les Ascétospores (parasites d'invertébrés aquatiques). (**Tristan Biard, 2023**)
- Les Cercozoaires : Comprend plusieurs centaines d'espèces d'amibes et de flagellés dont la position phylogénétique a longtemps été incertaine. Ce sont principalement des protistes unicellulaires qui habitent des environnements terrestres et aquatiques. (**Laura Eme, 2011**)
- Les foraminifères : Sont un phylum d'eucaryotes unicellulaires. On peut diviser les foraminifères en quatre catégories selon la construction de leur test (coquilles) : agglutinés, calcaires hyalins, calcaires, porcelanés et organiques (**Marie Fouet, 2022**). Ils jouent un rôle dans le cycle du carbone grâce à la précipitation de carbonate de calcium dans leurs tests. (**Tristan Biard, 2023**)
- Les radiolaires : Sont des protistes marins qui possèdent des squelettes internes composés de silice. Ils se distinguent par leurs formes géométriques complexes et leur rôle dans le cycle biogéochimique du silicium. Ce sont des prédateurs actifs, chassant des proies avec leurs pseudopodes. (**Tristan Biard, 2015**)

Ceci peut également, comme ci-dessous être représenté sous forme d'arbre phylogénétique schématique.

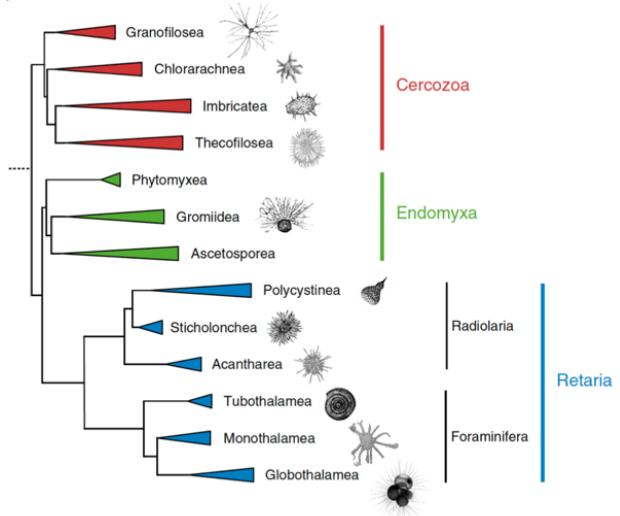


Figure 1: Représentation schématique de la phylogénie des Rhizaires. Les Rhizaires comprennent trois groupes monophylétiques principaux (représentés par trois couleurs). (**Tristan Biard, 2023**).

2- Contexte de la transcriptomique et de la phylogénomique

La transcriptomique est l'étude de l'ensemble des ARN transcrits dans une cellule ou un organisme à un moment donné, fourni des informations sur l'expression génique et les processus cellulaires dynamiques (**Wang et al., 2009**). La phylogénomique utilise les données génomiques pour reconstruire les relations évolutives entre les espèces, offrant une vision détaillée de l'histoire évolutive des organismes (**Delsuc et al., 2005**). Ces approches sont importantes pour l'étude des Rhizaires, car elles permettent de découvrir la diversité génétique et fonctionnelle de ce groupe, ainsi que leurs adaptations écologiques et évolutives.

L'objectif de cette étude est de présenter un état des connaissances actuel sur les avancées en transcriptomique et phylogénomique chez les Rhizaires.

DISCUSSION –

1- Découvertes transcriptomique et phylogénomique chez les Rhizaire (méthodologies et technologies).

Les avancées en séquençage moléculaire et en phylogénie ont permis de définir et de clarifier les relations évolutives au sein des Rhizaria. Ces techniques ont contribué à stabiliser les relations évolutives et à améliorer la classification de ce groupe. En 1999, Cavalier-Smith, un biologiste britannique connue pour ses travaux en biologie évolutive et en classification des organismes vivants, commence à parler des Retaria comme d'un groupe pouvant altérer les topologies phylogénétiques (**Miguel Méndez Sandín, 2019**). Depuis, les études phylogénétiques sur les Retaria ont produit des résultats variés souvent contradictoires, remettant en question la monophylie des Radiolaire, avec les Foraminifère placés comme groupe frère des Radiolaire (**Nikolaev et al., 2004 ; Ishitani et al., 2011**), tandis que d'autres analyses intègrent les Foraminifère parmi les Radiolaire (**Burki et al., 2013 ; Sierra et al., 2013**).

Les premières analyses moléculaires et phylogénétiques basées sur le codage à barres au sein des Retaria ont principalement été réalisées chez les foraminifères en raison de leur plus grande taille cellulaire comparée au Radiolaire (**Pawlowski et Holzmann, 2002**). Ces études ont contribué à la compréhension de l'évolution des foraminifères. En revanche, l'étude de la

diversité moléculaire des Radiolaire a toujours pris du retard et nos connaissances actuelles sur leur diversité et leur évolution reposent principalement sur des approches morphologiques, basées sur les archives fossiles, les sédiments et les échantillons de plancton. (**Miguel Méndez Sandín, 2019**)

En 2002, Cavalier-Smith introduit le terme "Rhizaria". Il propose ce groupe en se basant sur des analyses phylogénétiques de l'ADN ribosomal, qui ont révélé que plusieurs protistes amiboides et flagellés, auparavant dispersés dans diverses classifications, formaient un clade cohérent. Au départ les Rhizaria sont classés comme un infraroyaume au sein du royaume Protozoa. (**Cavalier-Smith, T. 2002 ; Burki F. 2014**)

A. Les séquence d'ARN ribosomal et d'actine :

Les analyses de séquences d'ARN ribosomal (ARNr) ont été parmi les premières à révéler la diversité et les relations évolutives des Rhizaria. (**Cavalier-Smith, T. 2002**). Le gène 18S, sont des marqueurs précieux pour le barcoding des eucaryotes et leur classification phylogénétique. Ces gènes ont des régions variables et apparaissent chez tous les eucaryotes, ce qui les rend utiles pour les études environnementales moléculaires. (**Ríos-Castro R. et al., 2021**). Il possède des régions suffisamment conservées permettant des comparaisons entre des taxons distants. (**Cavalier-Smith, T. 2002**).

Les données sur les séquences d'ARNr et d'actine montre la relation entre les Foraminifera et les Cercozoa, renforçant la monophylie des Rhizaria. De plus, les études phylogénétiques basées sur les arbres de l'ARNr montrent que les Cercozoa et les Radiolaria sont proches, soutenant l'idée qu'ils sont probablement apparentés. Les analyses des séquences d'actine confirment également cette relation, montrant que les Foraminifera sont apparentés aux Cercozoa. Cela renforce la monophylie des Rhizaria, c'est-à-dire qu'ils forment un groupe naturel unique descendant d'un ancêtre commun. (**Cavalier-Smith, T. 2002**). Les séquences d'ARNr fournissent une base solide pour la reconstruction phylogénétique.

B. Les séquences de COI

En complément des analyses basées sur les séquences d'ARNr, l'utilisation des séquences de COI donne une vue plus complète de la diversité génétique et de l'évolution des Rhizaires. Les séquences de COI (Cytochrome Oxidase I) font référence à une région de l'ADN mitochondrial qui code pour la sous-unité I de la cytochrome c oxydase, une enzyme clé dans la chaîne de transport des électrons, essentielle à la production d'énergie cellulaire chez les eucaryotes. (**Minoru Nakao et al., 2000**).

L'étude menée par **Thierry J. Heger et al. en 2011**, montre l'efficacité des séquences de l'ADN mitochondrial de la sous-unité 1 de la cytochrome oxydase (COI) et de l'ARNr 18S (ou séquence SSU) pour l'identification des espèces et l'inférence phylogénétique des amibes à thèque euglyphida (embranchements des Cercozoa). Les résultats montrent que les séquences de COI donnent une variabilité génétique supérieure et une meilleure résolution phylogénétique par rapport aux séquences SSU. Le COI aide à distinguer différents types d'organismes, même s'ils sont très similaires, cela rend la classification des Rhizaires, plus précise.

C. Séquençage à haut débit

Le séquençage à haut débit (HTS) chez les Rhizaria permet d'identifier et d'analyser une grande diversité d'espèces eucaryotes en séquençant l'ADNe, comme l'eau et les sédiments marins. Le HTS utilise des marqueurs génétiques comme les régions V4 et V9 du gène 18S rDNA (**Ríos-Castro R. et al., 2021**). Le HTS a permis de générer des ensembles de données génomiques massives pour les Rhizaria, facilitant la reconstruction des arbres phylogénétiques et l'identification des gènes associés à des caractéristiques spécifiques. Par exemple, la réévaluation de la relation entre les Radiolaires et les Cercozoaires par HTS a

révélé qu'ils partagent un ancêtre commun ce qui a permis de clarifier leur position dans l'arbre. (*Tristan Biard, 2023*)

2- Impact des Avancées en transcriptomique et phylogénomique chez les rhizaires.

A. Élaboration de cartes phylogénétiques

Les données de séquençage phylogénétique ont permis l'élaboration de cartes phylogénétiques détaillées qui montrent les relations entre différentes espèces de Rhizaria. Ces cartes aident les chercheurs à visualiser les trajectoires évolutives et à comprendre comment les Rhizaria ont divergé au fil du temps.

Par exemple, des études phylogénomique ont montré que les Foraminifères sont plus étroitement liés aux Radiolaires qu'on ne le pensait auparavant, formant ensemble le supergroupe des Retaire. De plus, des études de séquençage ont permis d'identifier des lignées phylogénétiques jusqu'ici méconnues, comme les Endomyxa, un groupe de parasites intracellulaires apparentés aux Foraminifères. Ces découvertes ont enrichi notre compréhension de la diversité des Rhizaria. (*Anders K. Krabberød et al., 2017 ; Burki F. et al., 2010*)

B. Nouveau taxon

Les techniques de séquençage ont permis de redéfinir des taxons entiers. Par exemple, des espèces qui étaient considérées comme appartenant à des groupes différents ont été regroupées en fonction de leurs similarités génétiques. Cela a conduit à la création de nouveaux taxons ou à la fusion de taxons existants. En 2016, les Rhizaria étaient classés en 10 niveaux taxonomiques, mais grâce aux nouvelles données, ce nombre est passé à plus de 18 niveaux en 2018, montrant une classification plus détaillée et précise. (*Tristan Biard, 2023*)

En 2016, les Phaeodaires (groupe de protiste marin appartenant au radiolaire) étaient classifiés en seulement trois groupes morphologiques. Grâce aux données obtenues par séquençage et à des analyses approfondies, la classification a évolué pour inclure douze groupes taxonomiques distincts en 2018. Cette révision a conduit à une classification plus détaillée et précise. Cela démontre l'importance de la réévaluation basée sur les similarités génétiques plutôt que sur des critères morphologiques seuls. (*Tristan Biard, 2023*)

C. Études sur la Biodiversité Marine

Des programmes de recherche comme Tara Océans et les expéditions Malaspina ont séquencé divers organismes marins, mettant en évidence l'importance des protistes amiboides. Les expéditions Malaspina ont révélé que les Rhizaria dominent la zone bathypélagique, représentant 35 % des pyrotags (*Pyrotags = Une séquence dérivée de 454 pyroséquençage d'amplicônes d'ARN ribosomique de petite sous-unité à base de PCR (RhymeZone.com)*), (*Figure3, Annexe*). Dans la zone photique, les Rhizaria dominent la diversité du plancton (*Richard Guillonneau, 2018*)

De plus, le Marine Microbial Eukaryote Transcriptome Sequencing Project (MMETSP) a permis de caractériser l'expression génique de divers taxons de Rhizaires dans différents environnements (*Keeling et al., 2014*).

Les Foraminifère et les Radiolaire, jouent un rôle crucial dans les cycles biogéochimiques marins, en particulier le cycle du carbone. Dans les couches supérieures de l'océan, ils représentent un stock de carbone important, équivalent à 5,2 % du réservoir total de carbone biotique de l'océan. Ils contribuent à la séquestration du CO₂ atmosphérique grâce à leurs squelettes minéraux, aidant ainsi à la régulation du climat. (*Richard Guillonneau, 2018*)

De plus, les foraminifères benthiques servent de bio-indicateurs pour évaluer la qualité des écosystèmes marins actuels et passés. Ces organismes sont sensibles aux changements

environnementaux, ce qui les rend efficaces pour surveiller la pollution et les impacts du changement climatique. (**Mojtahid et al., 2008**)

La transcriptomique a également révélé des interactions hôte-symbionte chez les Rhizaires. Dans leur étude sur les foraminifères, **Janouskovec et al. en 2015** ont identifié des gènes impliqués dans les interactions avec les symbiontes photosynthétiques.

CONCLUSION -

Les Rhizaires sont des protistes diversifiés et importants dans les écosystèmes marins, notamment pour le cycle du carbone et la formation des sédiments. Cependant, notre compréhension de ces organismes reste limitée, en grande partie parce qu'ils sont difficiles à maintenir en culture (**Burki et Keeling, 2014**).

Les récentes avancées en transcriptomique et en phylogénomique ont enrichi notre compréhension de ces organismes. Les techniques de séquençage, comme les analyses d'ARNr, de COI et le séquençage à haut débit, ont permis de clarifier les relations évolutives au sein de ce groupe et d'amélioré leur classification. Par exemple, les séquences de COI, permettent une meilleure résolution phylogénétique pour distinguer de manière plus précise les différentes espèces.

Ces techniques ont permis de découvrir de nouveaux taxons, de redéfinir des groupes existants et d'élaborer des cartes phylogénétiques détaillées, clarifiant les relations entre différents sous-groupes de Rhizaires. Cela montre à quel point la génétique peut affiner notre connaissance des organismes. Les études phylogénomique ont révélé des relations évolutives importante et complexes, indiquant que les Foraminifères et les Radiolaires sont plus étroitement liés qu'on ne le pensait auparavant.

De plus, les études sur la biodiversité marine ont montré le rôle crucial des Rhizaires dans les cycles biogéochimiques, en particulier dans le cycle du carbone, ainsi que leur importance en tant que bioindicateurs environnementaux.

Au fil des années plusieurs perspective ont été envisager pour mieux comprendre les Rhizaires et leurs utilités dans notre environnement. **Cavalier-Smith en 2002**, demandais d'établir une base de données de génomes de référence avec un plus grand nombre d'espèces pour permettant des analyses comparatives détaillées. **Keeling et al. en 2005** voulais explorer les interactions trophiques des Rhizaires, leur rôle en tant que prédateurs, consommateurs et décomposeurs dans les réseaux alimentaires marins. **Burki et Keeling, en 2014**, voulait développer des méthodes innovantes pour cultiver des Rhizaires en laboratoire afin de permettre des études plus détaillées sur leur biologie et leur métabolisme. **Richard Guillonneau en 2018** voulait que des études à grande échelle soit mené, sur la distribution et l'abondance des Rhizaires dans différents environnements marins en incluant les zones profondes et les environnements extrêmes. Enfin, **Tristan Biard en 2023**, proposait de développer des modèles prédictifs pour anticiper les réponses des Rhizaires aux changements environnementaux globaux et leurs conséquences sur les écosystèmes marins.

En poursuivant sur ces axes de recherche dans le futur, notre compréhension des Rhizaires et de leur diversité pourra être approfondi. En apprendre plus sur leur phylogénie et leur transcriptome est important pour comprendre leur évolution, leur adaptation à divers environnements.

BIBLIOGRAPHIE –

- Anders K. Krabberød, Russell J.S. Orr, Jon Bråte, Tom Kristensen, Kjell R. Bjørklund, Kamran Shalchian-Tabrizi.** 2017, “Single Cell Transcriptomics, Mega-Phylogeny, and the Genetic Basis of Morphological Innovations in Rhizaria”, *Molecular Biology and Evolution* Volume 34, Issue 7, Pages 1557–1573, <https://doi.org/10.1093/molbev/msx075>
- Burki, F., Kudryavtsev, A., Matz, M.V. et al.** 2010 “Evolution of Rhizaria: new insights from phylogenomic analysis of uncultivated protists.” *BMC Evol Biol* 10, 377. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-377>
- Burki, F., Corradi, N., Sierra, R., Pawlowski, J., Meyer, G.R., Abbott, C.L., Keeling, P.J., 2013,** “Phylogenomic of the intracellular parasite mikrocytos mackini reveals evidence for a mitosome in rhizaria.” *Curr. Biol.* 23, 1541–1547.
- Burki F, Patrick J. Keeling.** 2014, “Rhizaria”. Current Biology, Volume 24, Issue 3, Pages R103-R107, ISSN 0960-9822. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.025>.
- Cavalier-Smith, T., 1999.** “Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree”. *J. Eukaryot. Microbiol.* 46, 347–366.
- Cavalier-Smith, T., 2002.** “The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification on protozoa”. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52, 297–354.
- Delsuc F, Brinkmann H, Philippe H, 2005.** “Phylogenomic and the reconstruction of the tree of life.” *Nat Rev Genet.* May ;6(5) :361-75. Doi: 10.1038/nrg1603. PMID: 15861208
- Heger TJ, Pawlowski J, Lara E, Leander BS, Todorov M, Golemansky V, Mitchell EA.** 2011. “Comparing potential COI and SSU rDNA barcodes for assessing the diversity and phylogenetic relationships of cyphoderiid testate amoebae (Rhizaria: Euglyphida).” *Protist.* Jan;162(1):131-41. doi: 10.1016/j.protis.2010.05.002. Epub 2010 Aug 10. PMID: 20702136.
- Ishitani Y, Ishikawa SA, Inagaki Y, Tsuchiya M, Takahashi K, Takishita K.** 2011. Multigene phylogenetic analyses including diverse radiolarian species support the “Retaria” hypothesis—the sister relationship of Radiolaria and Foraminifera. *Mar Micropaleontol.* 81 :32–42.
- Janouskovec, J., Tikhonenkov, D. V., Burki, F., et al.** 2015. Factors mediating plastid dependency and the origins of parasitism in apicomplexans and their close relatives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(33), 10200-10207.
- Keeling, P.J., et al.** 2005, "The tree of eukaryotes." *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12), 670-676.
- Keeling, P. J., Burki, F., Wilcox, H. M., et al. (2014).** The Marine Microbial Eukaryote Transcriptome Sequencing Project (MMETSP): illuminating the functional diversity of eukaryotic life in the oceans through transcriptome sequencing. *PLoS Biology*, 12(6), e1001889.
- Laura Eme.** 2011, “Phylogénomique des structures multiprotéiques eucaryotes impliquées dans le cycle cellulaire et contribution à la phylogénie des eucaryotes.” *Évolution (q-bio.PE)*. Université de la Méditerranée.
- Marie Fouet.** 2020, « Répartition des communautés de foraminifères dans les estuaires de la façade atlantique ». Sciences de la Terre. Université d’Angers. Français. NNT : 2022ANGE0064. tel-04092200
- Miguel Méndez Sandín.** 2019, “Diversity and Evolution of Nassellaria and Spumellaria (Radiolaria)”. Protistology. Sorbonne Université. English. NNT: 2019SORUS549. tel-03137926
- Minoru Nakao, Yasuhito Sako, Noriko Yokoyama, Masahito Fukunaga, Akira Ito.** 2000, « Mitochondrial genetic code in cestodes ». *Molecular and Biochemical Parasitology*, Volume 111, Issue 2, Pages 415-424. ISSN 0166-6851.
- Mojtahid, M., Jorissen, F., and Pearson, T.H.** 2008, Comparison of benthic foraminiferal and macrofaunal responses to organic pollution in the Firth of Clyde (Scotland). *Mar. Pollut. Bull.* 56 : 42–76.

Nikolaev SI, Berney C, Fahrni JF, Bolivar I, Polet S, Mylnikov AP, Aleshin VV, Petrov NB, Pawlowski J. 2004, « Le crépuscule des Heliozoaires et la montée de Rhizaria, un supergroupe émergent d'eucaryotes amoeboides ». Proc Natl Acad Sci U S A. 25 mai 2004; 101(21) :8066-71. Doi : 10.1073/pnas.0308602101. Epub 2004 17 mai. PMID: 15148395; PMCID: PMC419558.

Pawlowski, J., Holzmann, M., 2002. “Molecular phylogeny of Foraminifera” - A review. Eur. J. Protistol. 38, 1–10.

Pawlowski, J., et al. 2012. "The evolution of early Foraminifera." Proceedings of the National Academy of Sciences, 109(23), 7662-7667.

Richard Guillonneau. 2018, « Diversité des interactions microbiennes au sein de l'environnement marin : De biofilms multi-spécifiques à multi-organismes ». Biologie moléculaire. Université de Toulon, 2018. Français. NNT : 2018TOUL0009. tel-03721987

Ríos-Castro R, Romero A, Aranguren R, Pallavicini A, Banchi E, Novoa B and Figueras A. 2021, « High-Throughput Sequencing of Environmental DNA as a Tool for Monitoring Eukaryotic Communities and Potential Pathogens in a Coastal Upwelling Ecosystem ». Front. Vet. Sci. 8 :765606. Doi : 10.3389/fvets.2021.765606

Sierra, R., Matz, M. V, Aglyamova, G., Pillet, L., Decelle, J., Not, F., Vargas, C. De, Pawlowski, J., 2013. « Deep relationships of Rhizaria revealed by phylogenomics: A farewell to Haeckel's Radiolaria” Mol. Phylogenet. Evol. 67, 53–59.

Tristan Biard. 2015, « Diversité, biogéographie et écologie des Collodaires (Radiolaires) dans l'océan mondial. » Océanographie. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI

Tristan Biard. 2023, « Les Rhizaires : organismes non-modèles pour l'étude, à partir de données d'imagerie in situ, de l'écologie planctonique et des cycles biogéochimiques. » Océanographie. Université du Littoral côte d'Opale, 2023. tel-04524881

Wang Z, Gerstein M, Snyder M. 2009, “RNA-Seq: à revolutionary tool for transcriptomics.” Nat Rev Genet. Jan ;10(1) :57-63. Doi: 10.1038/nrg2484. PMID: 19015660; PMCID: PMC2949280.

ANNEXE –

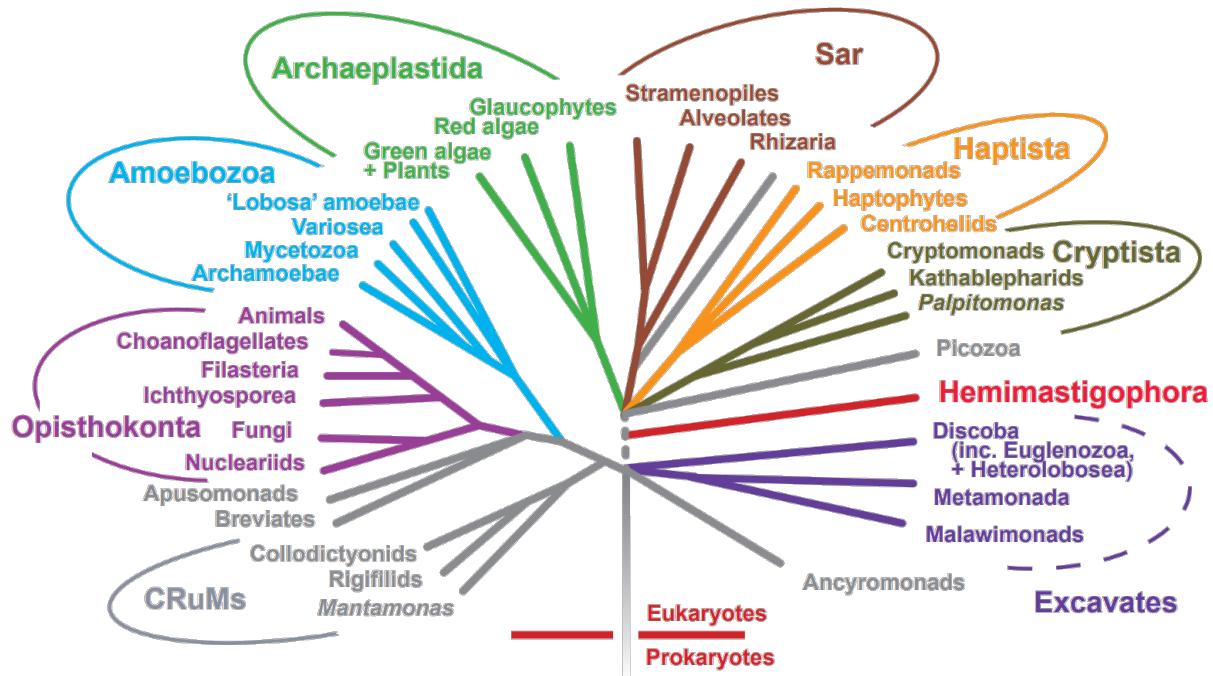


Figure 2 : Une vue de 2020 de la phylogénie des eucaryotes, les traitant comme divisés en 8 « Supergroupes », à savoir CRuMs, Opisthokonta, Amoebozoa, Archaeplastida, Sar, Haptista, Cryptista et Excavates. Les Excavates ne sont cependant pas un clade. Dalhousie University (*Alastair Simpson, 2020*)

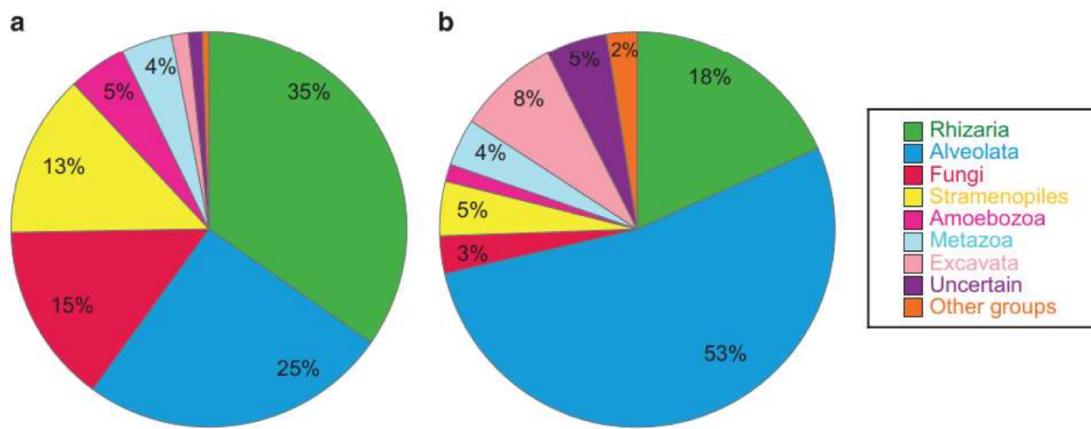


Figure 3 : Aperçu Figure 3de la diversité microbienne eucaryotique en milieu profond au niveau des super-groupes taxonomique. (A) Nombre de pyrotags par supergroupe (moyenne de l'abondance relative de chaque échantillon) (b) Nombre d'OTUs clustérisé à 97% de similarité par super-groupe (*Pernice et al., 2016 ; Richard Guillonneau, 2018*).