

Symbiose/Endosymbiose

Sujet n°5

Mmes Seglas et Diarra

01/01/2015

Sommaire

Symbiose chez les vertébrés: une salamandre chlorophyllienne ?	3
Symbioses et diversité des êtres vivants	11
Diversification par association	13
Origine endosymbiotique	15
La structure du chloroplaste	22
Bibliographie et sitographie.....	26

Symbiose chez les vertébrés: une salamandre chlorophyllienne ?



Depuis 120 ans, on connaissait l'association entre l'algue *Oophila amblystomatis* et la salamandre fouisseuse *Ambystoma maculatum*. Jusqu'à aujourd'hui, les chercheurs pensaient que la relation entre l'algue et la salamandre était superficielle : on parlait alors d'ectosymbiose. Des études plus poussées ont été récemment réalisées et conduisent à revoir la nature de cette association unique entre un vertébré et une algue, relation beaucoup plus étroite qualifiée maintenant d'**endosymbiose**...



Photo d'*Ambystoma maculatum* reproduite avec la permission du Musée canadien de la nature, Ottawa, Canada

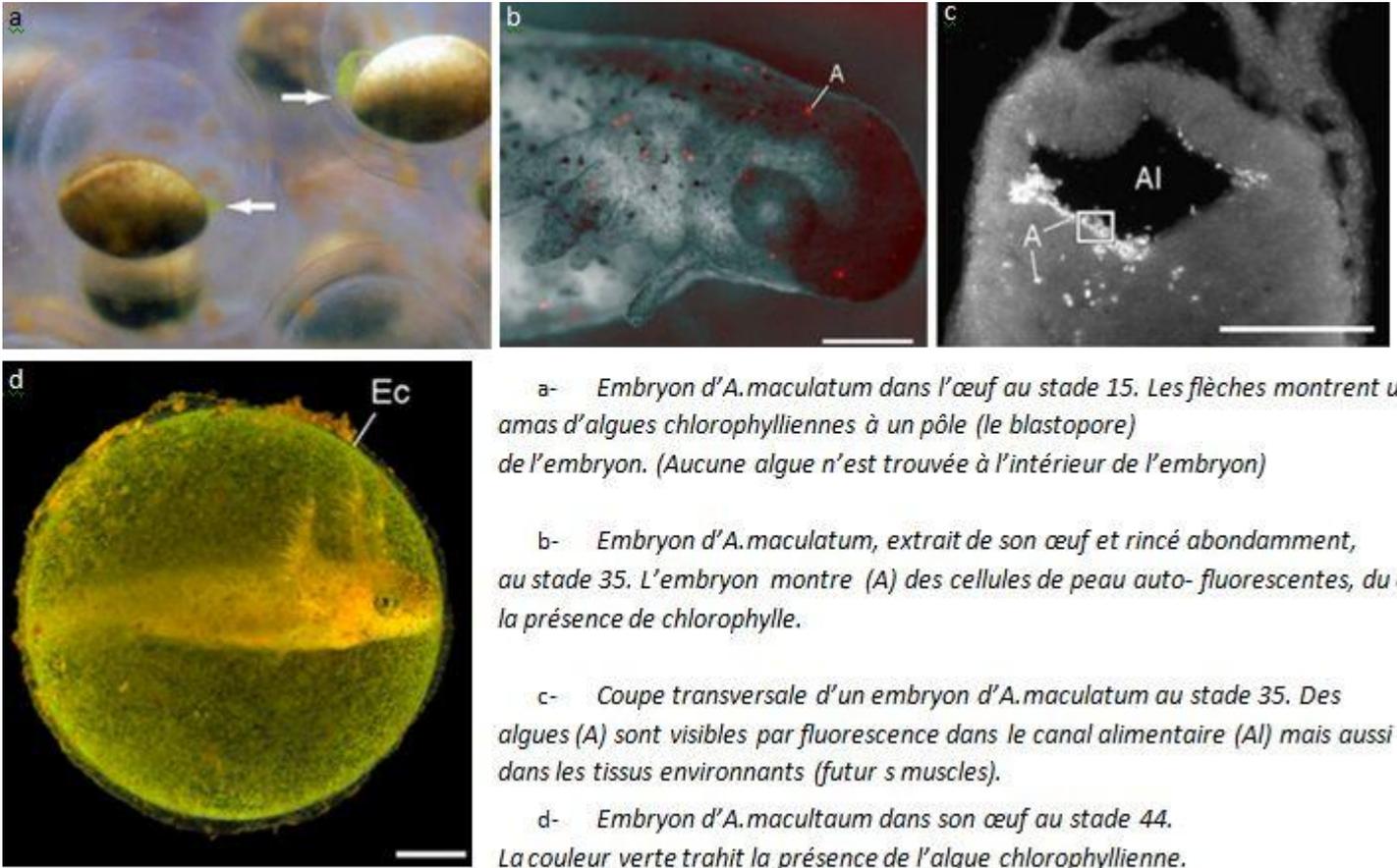
Ambystoma maculatum ou Salamandre ponctuée, est un vertébré amphibien, qui vit enfouie sous terre et ne sort qu'au printemps pour pondre dans une mare ou sur les bords d'un lac. Les différentes étapes de son développement sont numérotées et correspondent à celles décrites chez le Xenope, visibles sur ce site :

<http://www.bio.davidson.edu/people/balom/StagingTable/xenopushome.html>

Oophila amblystomatis, est une algue verte unicellulaire qui doit son nom au fait qu'elle se développe dans les oeufs des salamandres ponctuées (*Oophila* signifie en latin "qui aime les oeufs")

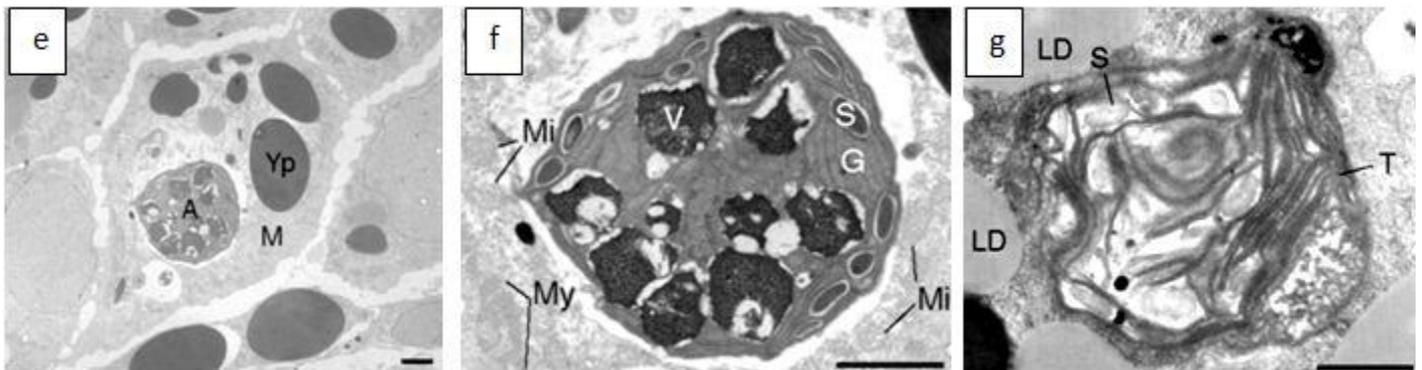
Document 1 : Une association très étroite :

Clichés montrant le développement de la salamandre *Ambystoma* et la présence de l'algue *Oophila* :



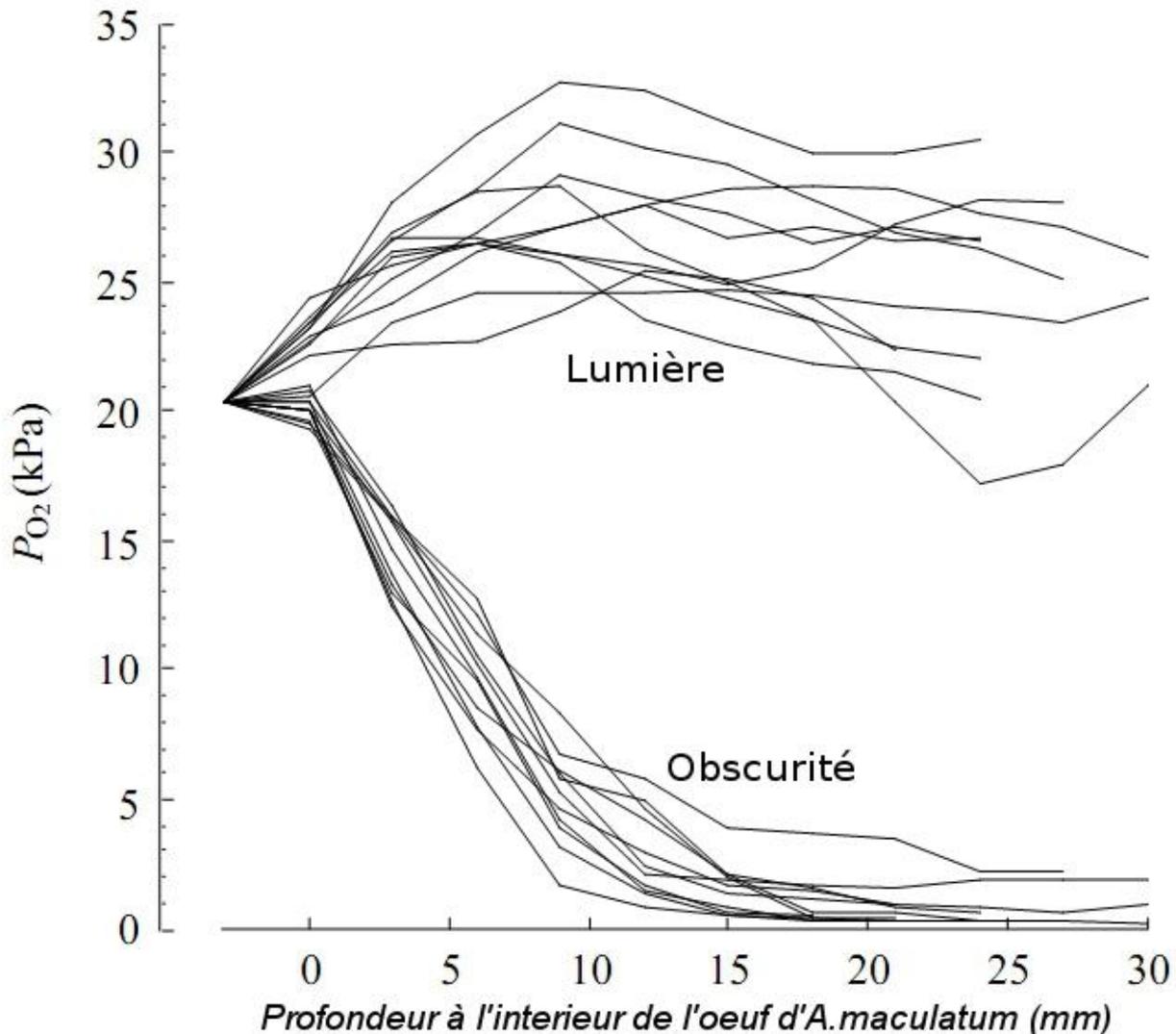
Les 3 clichés suivants montrent *Oophila* dans une relation encore plus étroite avec la salamandre

Ambystoma :



- La présence de l'algue chlorophyllienne *Oophila* dans l'œuf de la Salamandre en modifie les conditions physico-chimiques : les graphiques suivants traduisent les variations de la quantité de dioxygène (O₂) dans l'œuf.

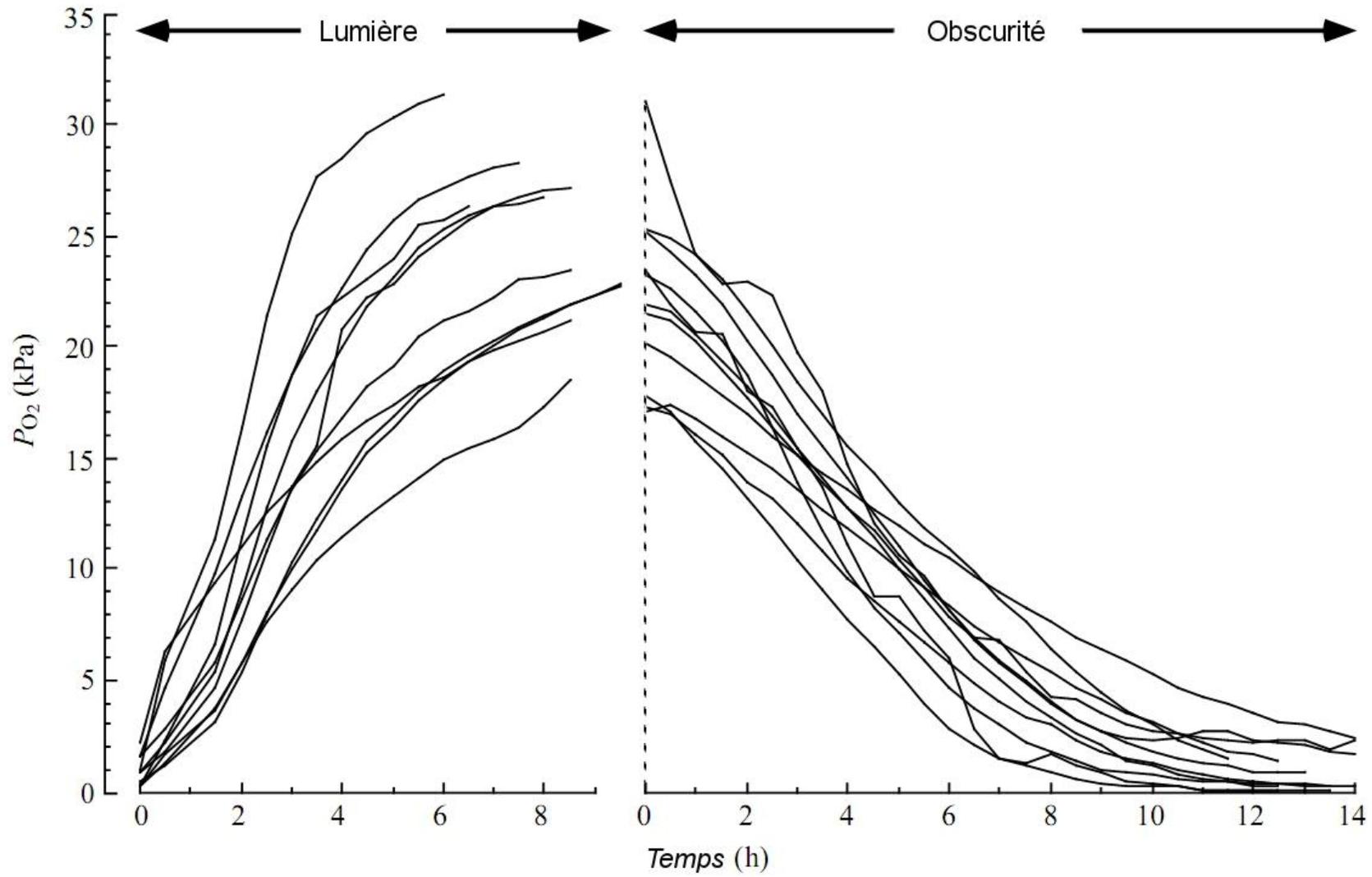
Graphe 1 :



Pression en dioxygène mesurée dans 11 oeufs d'*A. maculatum* aux stades 38 à 42 du développement après au moins 10H d'obscurité ou de lumière.

- En absence de l'algue chlorophyllienne *Oophila*, on enregistre aucune variation de la quantité de dioxygène (O₂) à l'intérieur des œufs de la Salamandre, quelque soient les conditions d'éclairage. On rappelle qu'un être vivant chlorophyllien éclairé est capable de réaliser la photosynthèse qui se traduit, sous l'action de la lumière, par les échanges gazeux suivants : consommation du dioxyde de carbone (CO₂) et dégagement de dioxygène (O₂).

Graphe 2 :

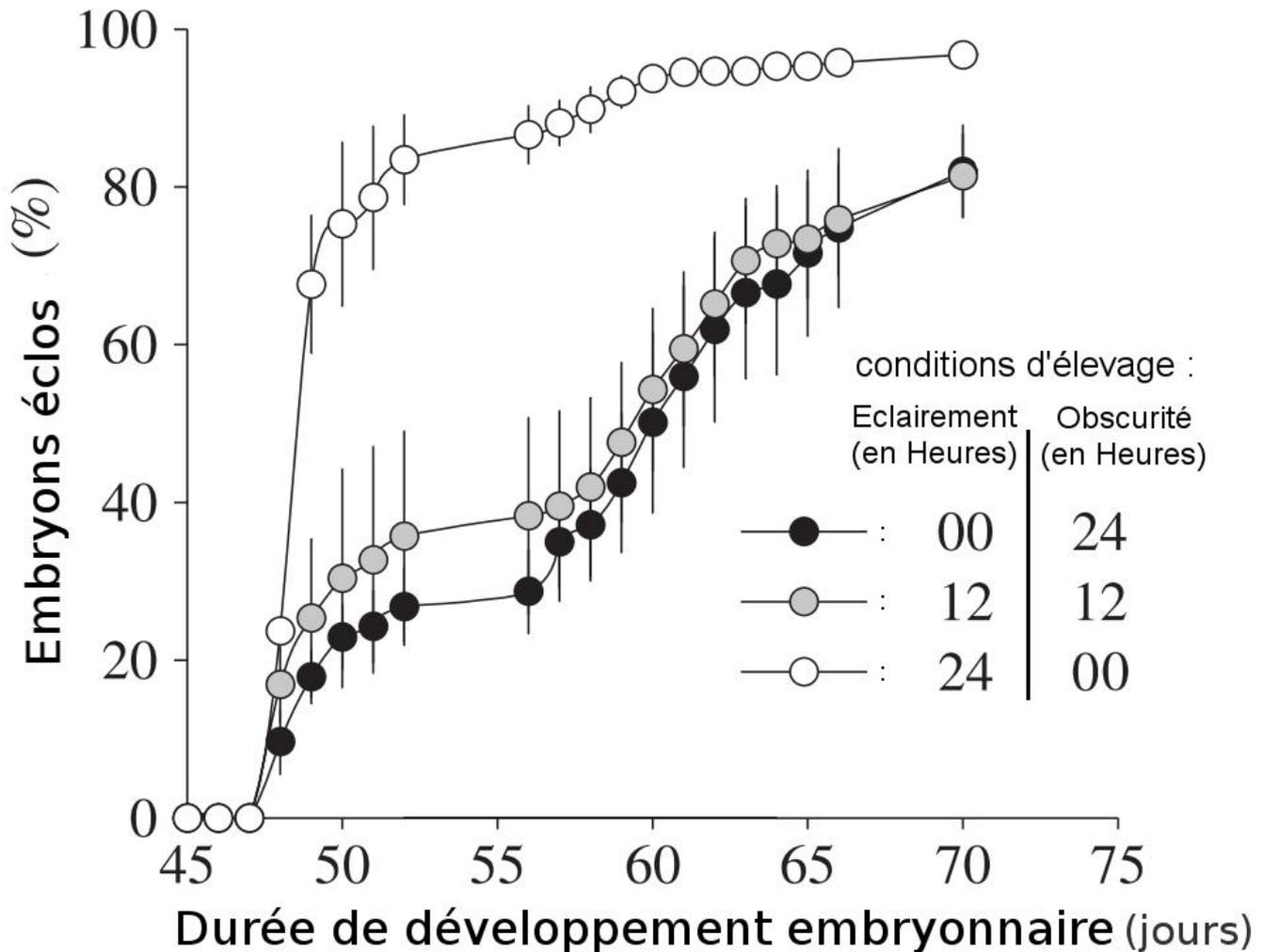


Pression en dioxygène au centre de l'oeuf en fonction du temps, une fois les conditions d'éclairage modifiées.

Graphiques issus de 'The Journal of Experimental Biology' : <http://jeb.biologists.org/>

Article : Pinder A, Friet S (1994) Oxygen transport in egg masses of the amphibians *Rana sylvatica* and *Ambystoma maculatum*. J Exp Biol 197:17-30 (accès à l'article entier en bas de cette page)

Document 3 : Des bénéfices pour l'algue et pour la salamandre :



- 3 lots de 300 œufs de Salamandre présentant l'association avec l'algue *Oophila* sont placés dans des conditions différentes : le premier lot est élevé en absence de lumière ; le second avec une alternance de 12 H de lumière et de 12 H d'obscurité ; le troisième lot est placé dans un environnement avec 24H de lumière par jour.

- Si l'embryon est extrait de l'œuf et qu'il ne reste que la masse gélatineuse, les algues ne se multiplient pas. Les chercheurs pensent que les algues *Oophila* ont besoin des déchets produits par l'embryon (déchets azotés, CO₂...) pour se multiplier.

Graphique issu du conseil National de Recherches Canada : <http://www.nrc-cnrc.gc.ca/fra/index.html>

Article : Tattersall G, Spiegelaar N (2008) Embryonic motility and hatching success of *Ambystoma maculatum* are influenced by a symbiotic alga. *Can J Zool* 86:1289-1298. (Accès à l'article entier en bas de cette page)

Document 4 : Une endosymbiose héritable : historique des recherches et actualité

Les chercheurs n'ont jamais pu décrire l'algue Oophila en tant qu'algue vivant librement dans une mare ou un étang. De plus il n'a jamais été possible de mettre en évidence l'acquisition de cette algue par les salamandres à partir de l'environnement.

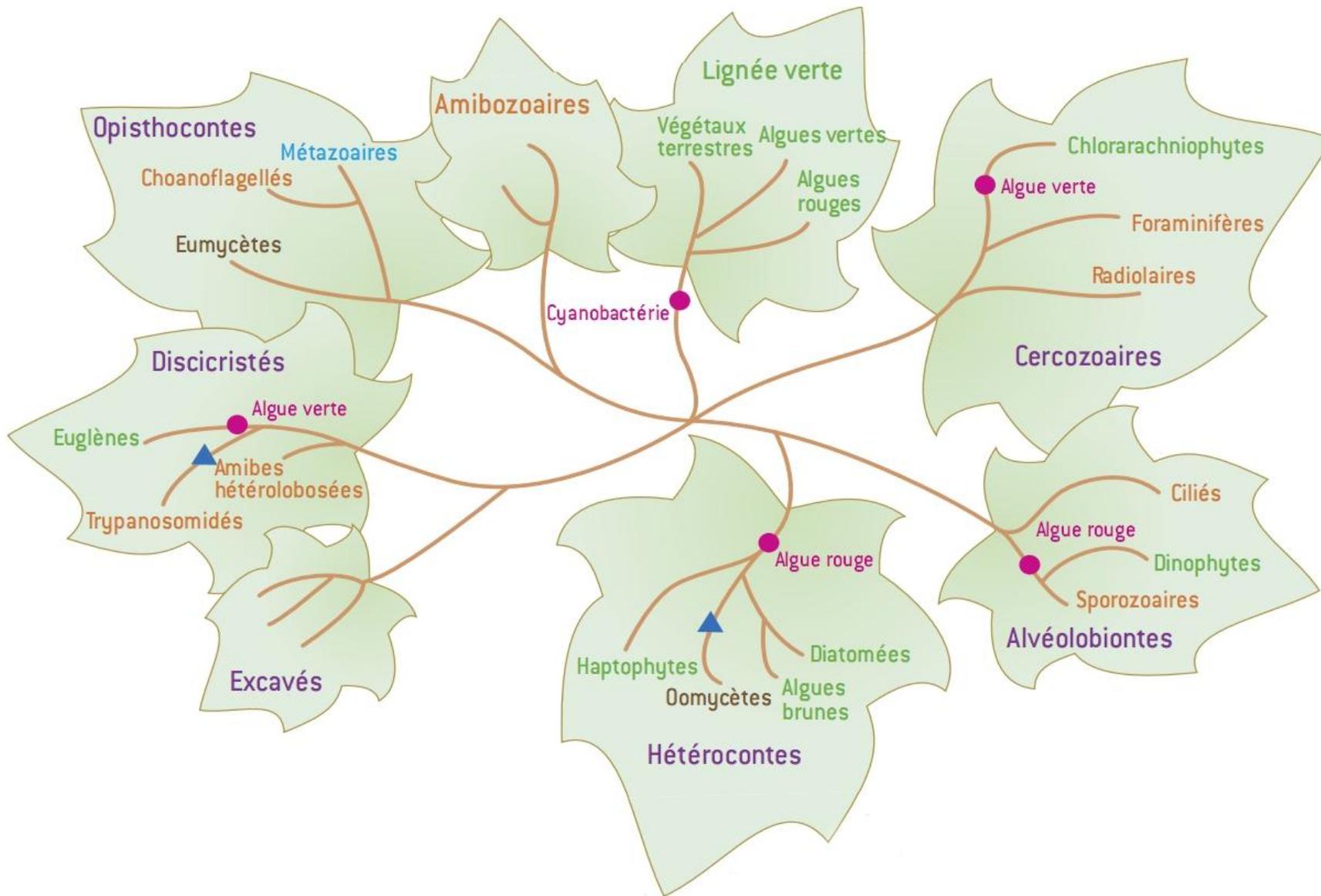
L'utilisation du microscope optique n'a jamais révélé la présence d'Oophila dans les oviductes, les oocytes ou les voies génitales mâles de la salamandre. Les cultures d'eau de lavage des oviductes n'ont jamais mis en évidence la présence de ces algues.

Les derniers travaux effectués par Ryan Kerney et ses collaborateurs de l'université d'Halifax (Canada) ont porté sur la recherche de l'ADN ribosomale 18S, spécifique de l'algue Oophila, dans les tissus reproducteurs de la salamandre.

Chez les 3 salamandres femelles testées, de l'ADNr 18S spécifique d'Oophila a été trouvé dans les parties postérieures et antérieures des oviductes et une seule fois dans les ovaires. Chez 3 salamandres mâles testées, de l'ADNr 18S d'Oophila a été repéré une fois dans la partie basse des spermiductes et une fois dans la partie haute de ces canaux.

Document 5 : D'autres endosymbioses dans le monde vivant

Arbre phylogénétique des eucaryotes (Pour La Science - "Animal ou végétal ? Une distinction obsolète" (2006) 350, 66-72) :



Cet arbre représente les 8 grands groupes d'eucaryotes reconnus aujourd'hui.

On constate que les termes végétaux, champignons et animaux ne correspondent pas à des groupes monophylétiques :

- Les animaux regroupent traditionnellement les métazoaires (en bleu) et les protozoaires (en marron clair).
- Les lignées qui présentent une photosynthèse sont écrites en vert. Les ronds roses pointent des endosymbioses réalisées avec un être vivant unicellulaire photosynthétique dont le nom est indiqué. Les triangles bleus montrent que certaines lignées sont issues d'un ancêtre commun ayant perdu leur chloroplaste.

auteur(s) :

[Franck Buron-Mousseau, Enseignant, Lycée Chevrollier - Angers](#)

Symbioses et diversité des êtres vivants

Une symbiose est une association durable et à bénéfice réciproque entre plusieurs êtres vivants. Cet assemblage est plus qu'une simple juxtaposition : des propriétés nouvelles propres à l'association peuvent émerger, participant ainsi à la diversification des êtres vivants.

A Les mycorhizes : une symbiose favorisant la croissance

La très grande majorité des végétaux présente des systèmes racinaires associés à des champignons du sol. Ces associations, appelées **mycorhizes**, bénéficient à la fois aux champignons et aux végétaux. En effet, le champignon bénéficie des matières organiques élaborées par la plante verte, tandis que cette dernière voit ses capacités d'absorption de l'eau et des éléments minéraux accrues grâce au **mycélium**. Il s'agit donc d'une association symbiotique.

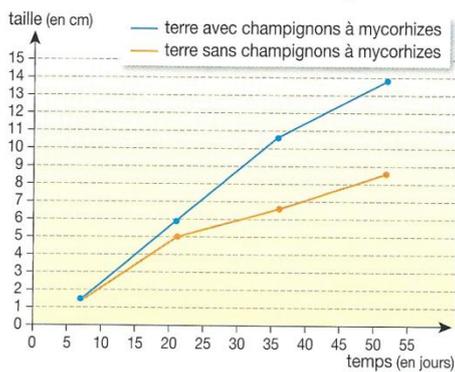
L'objectif de l'étude expérimentale présentée ici est de rechercher les effets de cette association sur la croissance d'un végétal.

■ PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

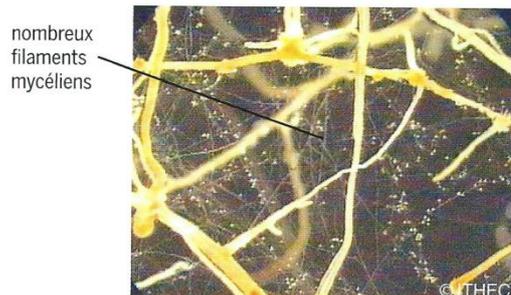
- Préparer des pots avec de la terre de jardin.
- Ajouter, à la moitié des pots, un mélange de champignons à mycorhizes (quelques grammes de granulés par pot).
- Semer, en les espaçant, une dizaine de graines de basilic dans chaque pot.
- Mettre les pots dans un environnement suffisamment éclairé et chaud (20 °C).
- Suivre la croissance des plants pendant environ deux mois, en effectuant régulièrement des mesures et en prenant des photographies.
- À la fin de l'expérience, isoler des mottes de terre contenant des racines. Dégager les racines sous un filet d'eau et observer à la loupe binoculaire.

■ RÉSULTATS

Croissance du basilic avec et sans mycorhizes



Aspect du basilic après croissance



nombreux filaments mycéliens

Racine mycorhizée



racine avec poils absorbants

Racine non mycorhizée

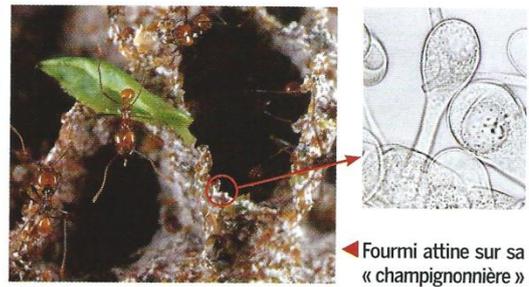
Doc. 1 Une étude expérimentale de l'influence des mycorhizes sur la croissance.

B Des propriétés propres à l'association symbiotique



Un **lichen** est une association symbiotique entre une algue et un champignon. Ce dernier produit, uniquement en présence de l'algue, des substances dites lichéniques. Ainsi, la pariétine est un pigment jaune produit par le lichen *Xanthoria parietina* (photographie ci-dessus). La production de ce pigment joue un rôle de protection vis-à-vis du soleil, permettant ainsi à cet organisme de s'installer dans des conditions extrêmes. La synthèse de telles substances implique des voies métaboliques propres à l'association symbiotique.

Doc. 2 Production de nouvelles molécules.

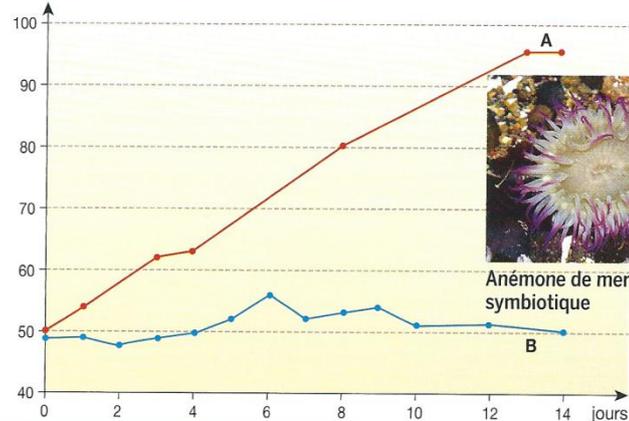


Les fourmis « coupeuses de feuilles » (attines) sont également qualifiées de « champignonnistes ». En effet, elles cultivent des champignons dans leur fourmilière et les « taillent » à l'aide de leurs mandibules. Cette taille améliore la croissance du champignon de 30 % et provoque l'apparition de structures en boules (photographie ci-dessus), très riches en sucres et en protéines, dont les fourmis se nourrissent. Le champignon ainsi cultivé bénéficie d'une protection contre les contaminations par des bactéries et autres champignons. Lorsque le champignon pousse en absence des fourmis, les boules ne se développent pas.

Doc. 3 Production de nouvelles structures.

Les **anémones de mer** sont des animaux qui vivent en adhérence à la surface des rochers ; elles peuvent néanmoins se déplacer. Certaines anémones vivent en symbiose avec des algues unicellulaires hébergées dans leurs tentacules. Les résultats d'une étude expérimentale démontrent l'effet de cette symbiose sur le déplacement des anémones de mer. Au début de l'expérience, les anémones sont placées dans un aquarium de telle sorte que la moitié se trouve dans un environnement éclairé et l'autre moitié dans un environnement non éclairé. Au cours de l'expérience, on détermine le pourcentage d'anémones situées du côté de la lumière. L'expérience est réalisée d'une part avec des anémones symbiotiques (tracé A), d'autre part avec des anémones non symbiotiques (tracé B).

anémones du côté de la lumière (en %)



Doc. 4 Production de nouveaux comportements.

Diversification par association

Activité 3

Diversification par associations

Certains végétaux issus du clonage d'un plant initial peuvent malgré tout être très différents selon les organismes présents dans leur environnement.

→ **Comment des organismes génétiquement identiques peuvent-ils être très différents ?**

Guide d'exploitation

1 (Doc 1) Indiquez les nouveaux caractères phénotypiques acquis par les deux organismes lorsqu'ils sont associés.

2 (Doc 2) Précisez les modifications du métabolisme du Cnidaire et des Zooxanthelles lorsqu'ils sont associés.

3 (Doc 2) Indiquez les façons d'obtenir de la matière organique par les Cnidaires lorsqu'ils sont seuls ou associés à une algue.

4 En conclusion, expliquez le rôle des associations dans la diversité des organismes.

VOCABULAIRE

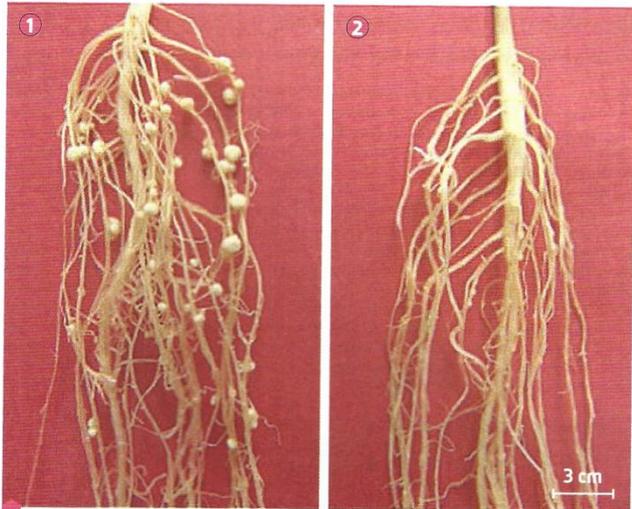
Nodosité : renflement sur les racines de certaines plantes contenant des bactéries.

Cnidaire : animal aquatique possédant des filaments urticants.

Inoculer : introduction volontaire d'un micro-organisme dans un corps ou une culture.

1 Une association bactérie/plante

▸ Les plantes de la famille des Fabacées comme le Haricot, le Soja, le Trèfle ou la Luzerne, possèdent fréquemment sur leurs racines des **nodosités** qui produisent un liquide rougeâtre lorsqu'on les écrase. Ces nodosités contiennent des bactéries du genre *Rhizobium*.

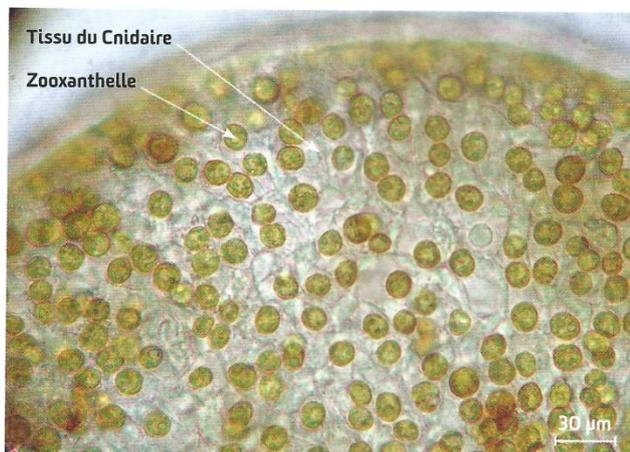


a Des racines de plants de Soja cultivés en champ normal **1** ou stérile **2**.

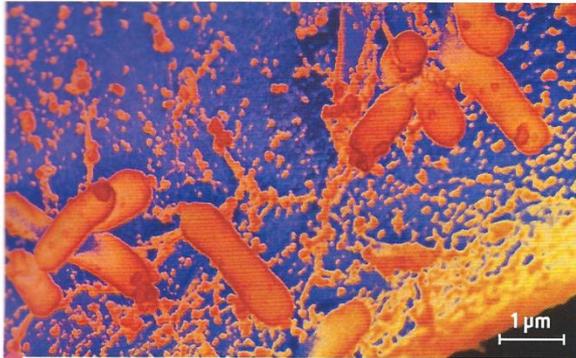
2 Une association animal/algue

▸ Les **Cnidaires** sont des organismes capables de se nourrir en capturant des proies grâce à des filaments urticants. Certains vivent en colonies et forment les coraux.

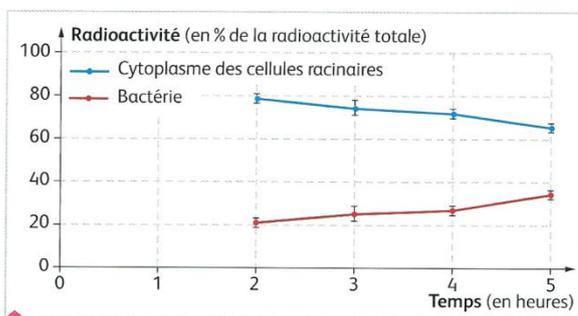
▸ Ces coraux ont très souvent une couleur jaune-brune qui résulte de la présence d'un deuxième organisme, une algue unicellulaire nommée Zooxanthelle. L'absence de cette algue entraîne un blanchiment du corail.



a Coupe dans un corail.



b La bactérie du genre *Rhizobium* dans les nodosités d'une Fabacée.



c Teneur en saccharose marqué radioactivement.

Des plants de Soja contenant des nodosités ont été cultivés dans un milieu contenant du carbone radioactif (^{14}C) sous la forme de CO_2 .

Ce carbone est absorbé par la plante qui le transforme ensuite en saccharose. La radioactivité est recherchée dans les racines et dans les bactéries.

La croissance de plants **inoculés** ou non avec des bactéries du genre *Rhizobium* a été mesurée. La masse totale d'azote dans ces plants a été également déterminée.

Plant	Longueur totale des pousses (en cm)	Masse de la plante sèche (en mg)	Masse totale d'azote (en mg)
Sans nodules	68,5	0,42	0,0034
Avec nodules	225,5	9,51	0,1012

d Comparaison de la croissance après un an de culture d'un plant de corroyère du Japon seule ou en association avec une bactérie du genre *Rhizobium*.

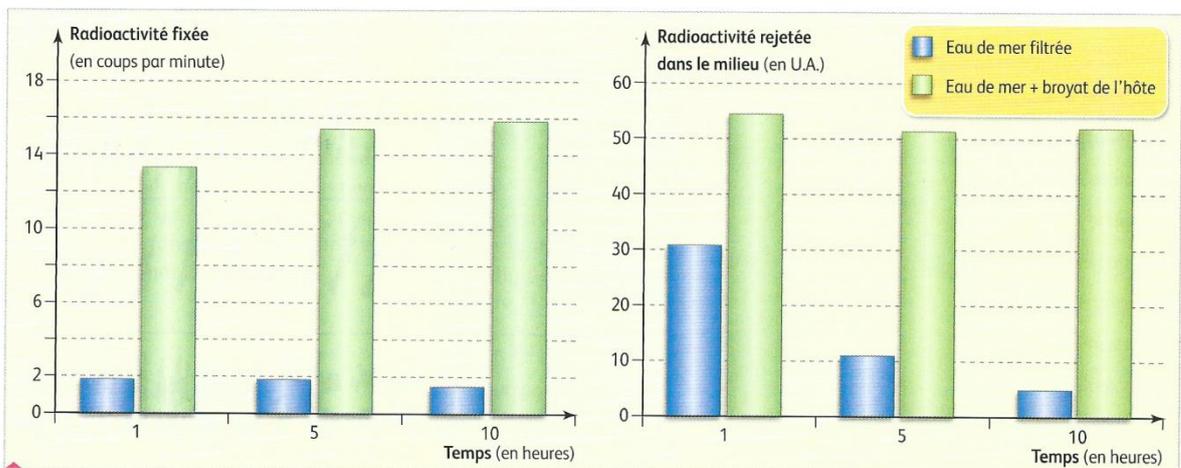
La bactérie produit une protéine dans les nodosités, la nitrogénase, qui est capable de transformer l'azote atmosphérique en une forme utilisable par la plante. La nitrogénase n'est pas produite lorsque la bactérie vit seule dans le sol. Sans cette protéine, la plante ne prélève l'azote que sous la forme de nitrates présents dans le sol.

Des expériences ont été menées pour connaître les effets de la présence des Zooxanthelles sur l'absorption ou le rejet d'ions comme l'ammonium (NH_4^+) ou le phosphate (PO_4^{3-}). Un flux négatif traduit une absorption d'ions plus élevée que le rejet tandis qu'un flux positif signifie que le rejet d'ions est plus élevé que l'absorption.

L'activité photosynthétique de l'algue a été déterminée lorsqu'elle est seule ou en présence d'un broyat de corail. Le carbone rejeté dans le milieu est sous forme de matière organique.

Organisme étudié	Animal avec Zooxanthelle	Animal sans Zooxanthelle
Flux d'ions		
Ammonium (en unité arbitraire)	-0,05	0,32
Phosphate (en unité arbitraire)	-100	276

b Flux d'ions entre les Cnidaires et le milieu en présence ou non de Zooxanthelles.



c Estimation du carbone absorbé et rejeté par les Zooxanthelles seules ou en présence de broyat de Cnidaire.

Origine endosymbiotique

Mitochondries et chloroplastes possèdent leur propre génome, qui est répliqué et exprimé, mais sont incapables d'existence indépendante. Deux théories se sont longtemps disputées l'origine autogène ou xénogène des organites et de leur génome.

L'hypothèse de la filiation progressive soutient que les organites d'eucaryotes proviendraient du compartimentage physique et d'une spécialisation fonctionnelle d'un génome protoeucaryote originellement unique. Le processus aurait pu se dérouler en plusieurs étapes, des séquences détachées du génome ou produites par duplication s'étant associées à des membranes après invagination (hypothèse aussi connue sous l'appellation séquestration membranaire d'ADN épisomal). Ce processus aurait pu être favorisé par la sélection, des besoins croissants en énergie entraînant l'expansion des systèmes membranaires photosynthétiques ou oxydatifs.

La théorie endosymbiotique (terme désignant une symbiose intracellulaire) soutient que les organites ont une origine exogène et descendent de procaryotes entrés en endosymbiose avec une cellule protoeucaryote dotée de noyau. Cette théorie est généralisée à l'ensemble des organites, y compris ceux qui n'ont plus de génome : elle avance que le noyau, les mitochondries, les chloroplastes ainsi que les fuseaux et les flagelles auraient été progressivement rassemblés pour constituer la cellule eucaryote (fig. 6.15).

Ces deux théories sont résumées schématiquement figure 6.16. Dans le cas de la filiation directe, la comparaison des génomes des divers compartiments d'une même cellule eucaryote doit faire apparaître une plus grande similitude entre les gènes communs à la mitochondrie, au chloroplaste et au noyau qu'entre l'un quelconque de ces compartiments et une cellule procaryote. En revanche, la théorie endosymbiotique permet de prévoir une plus grande similitude entre un organite et sa racine procaryote (ou plutôt ses représentants actuels) qu'entre cet organite et le noyau de la même cellule.

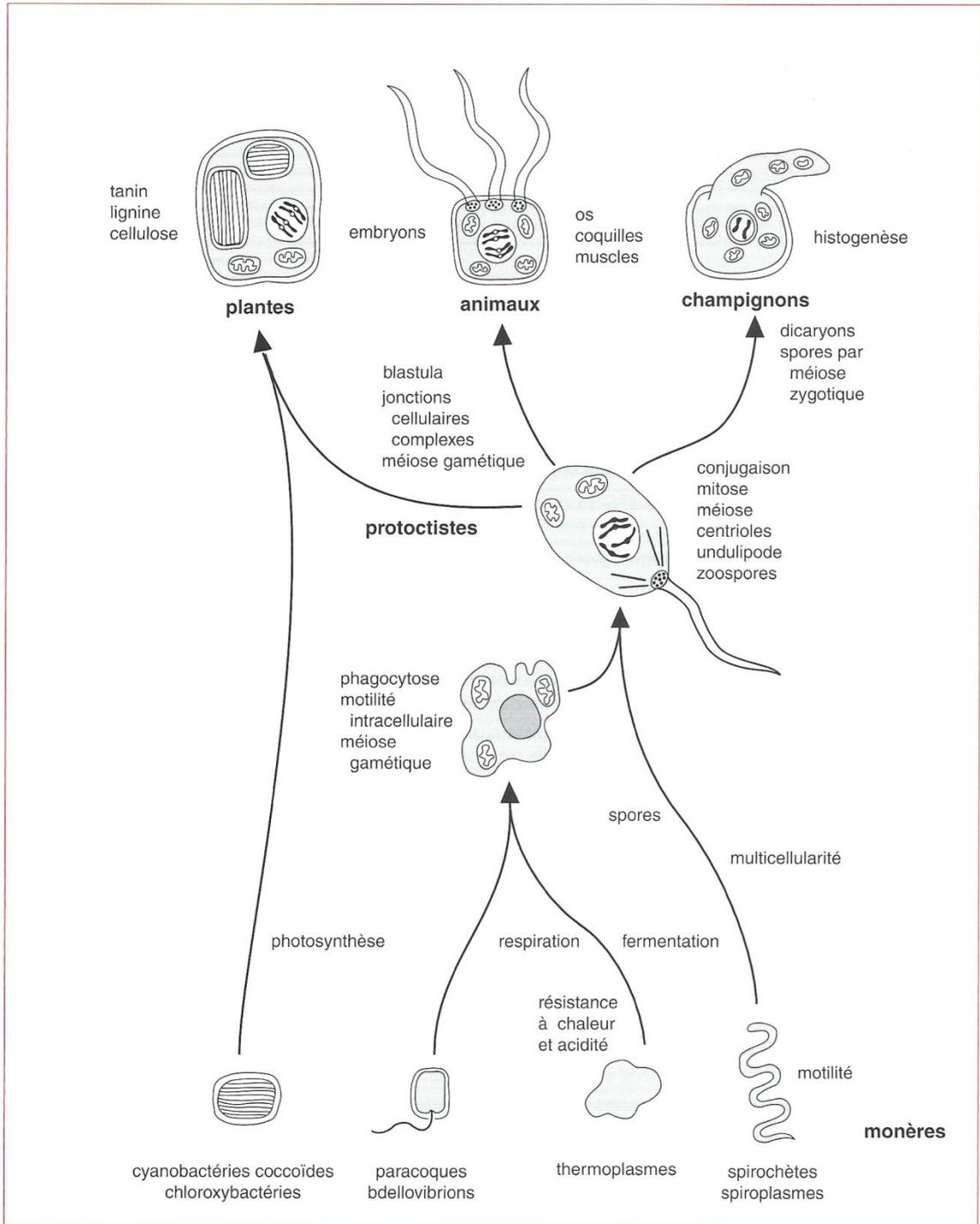


Figure 6.15 : Mode d'origine de la cellule eucaryote par endosymbiose.
(D'après Margulis 1993.)

>
Figure 6.16 : Les deux schémas présentent l'origine des génomes des organites conformément aux théories (A) de la filiation progressive (compartimentage d'un génome proto-eucaryote) et (B) endosymbiotique (ingestion par le cytoplasme proto-eucaryote de cellules procaryotes). Les prévisions et les observations sont indiquées dans le texte. mt, mitochondrie ; cp, chloroplaste ; nuc, noyau.

Il existe maintenant de nombreux arguments en faveur de la théorie endosymbiotique. Les résultats de l'étude des séquences d'ARN ribosomiques, molécules très conservées et dont la distribution est universelle (procaryotes, noyau et organites des eucaryotes) en sont l'un des piliers. Les données obtenues avec cette molécule permettent en outre de préciser dans quels groupes de procaryotes les organites ont trouvé leur origine. Le réseau de la figure 6.17, construit à partir de l'analyse des séquences de la petite sous-unité d'ARN ribosomique, illustre leur origine eubactérienne et leur enracinement dans deux groupes différents.

L'origine des plastides des algues eucaryotes et des plantes supérieures n'est pas définitivement établie. Notamment, s'il est à peu près certain qu'il y a eu au moins une endosymbiose primaire (entre une cellule eucaryote et une cyanobactérie) et une autre secondaire (entre une cellule eucaryote et une algue photosynthétique), leur nombre exact n'est pas définitivement arrêté.

On distingue ces plastides selon la nature des pigments photosynthétiques et le nombre des membranes qui les délimitent (tabl. 6.VI). L'existence de deux membranes est considérée comme résultant d'une endosymbiose primaire avec une cyanobactérie, avec perte de la paroi de

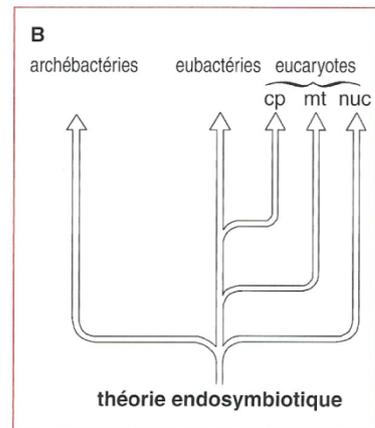
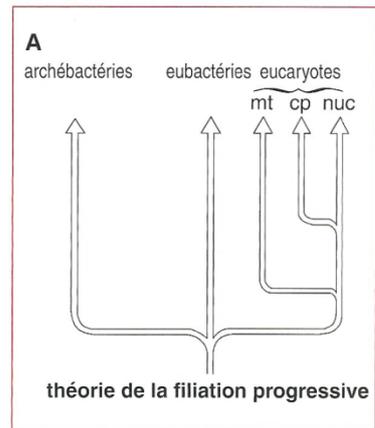


Tableau 6.VI : Membranes et pigments des algues eucaryotiques.

PB, phycobiliprotéines ; chl, chlorophylle de type a/b, a ou a/c ;

***, contiennent aussi des phycobilines.**

(D'après Gray, in Wolstenholme & Jeon 1992.)

Types de plastides	Nombre de membranes		
	2	3	4
Verts (chl a/b)	Chlorophytes	Euglenophytes Gamophytes	
Rouges (chl a/PB)	Rhodophytes		
Jaune Brun (chl a/c)		dinoflagellés	Chrysophytes Haptophytes Cryptophytes* Xanthophytes
	Eustigmatophytes*		Bacillariophytes Phaeophytes

un corps appelé nucléomorphe, qui serait le reste de son noyau. Ailleurs ne subsisteraient plus que les quatre membranes.

Les ARNr des plastes s'enracinent clairement dans les cyanobactéries et sont très apparentés entre eux, quelque soit leur contenu en pigments (la plupart des cyanobactéries sont à chlorophylle *a* et phycobiline). Les ARNr des plastes à chlorophylle *a/b* ne sont pas plus proches de ceux des Prochlorophytes (cyanobactéries qui ont ces deux pigments), ce qui implique une acquisition indépendante ou un transfert horizontal pour l'aptitude à produire la chlorophylle *b*, pas plus que l'ARNr des Chrysophytes (à pigments *a/c*) ne se rapproche des bactéries (*Helio bacterium chlorum*) ayant ces deux pigments.

Le rameau mitochondrial s'enracine dans les protéobactéries (anciennement bactéries pourpres non sulfureuses) du groupe α , groupe dans lequel on trouve nombre de bactéries actuelles (rhizobactéries, agrobactéries, rickettsies) ayant une association intime, souvent endocellulaire, avec les eucaryotes. La longueur comparativement démesurée du rameau ADNmt est à mettre au compte de son taux d'évolution très élevé. Seul le rameau conduisant aux plantes supérieures est très court. Outre sa brièveté, il apparaît non seulement séparé de celui des algues vertes – branchement en contradiction avec les données du noyau et du chloroplaste qui attestent tous deux le monophylétisme des chlorobiontes – mais encore en position beaucoup trop profonde dans l'arbre. Le génome mitochondrial végétal pourrait avoir une double origine, rendue possible par sa capacité à intégrer des séquences étrangères. À cette exception près, la monophylie de la mitochondrie est généralement admise, l'un des arguments étant la nature très semblable des gènes mitochondriaux dans les différents taxons.

Une protéobactérie du groupe α , *Paracoccus denitrificans*, possède un ensemble de fonctions de la chaîne respiratoire et de la phosphorylation oxydative qui, étant très proche de celui de la mitochondrie (John & Whatley, 1975, *Nature* 254, 495), fait de son ancêtre un bon candidat pour l'origine des mitochondries. Le cytochrome *c*₅₅₀ de cette bactérie soutient cette filiation : il est également apparenté au cytochrome *c* du noyau eucaryote, observation qui s'explique par le transfert du gène de l'endosymbionte au noyau.

Les génomes primitifs procaryotes ingérés par les cellules protoeucaryotes étaient certainement beaucoup plus volumineux que ne le sont ceux des organites actuels. Par exemple, les cyanobactéries actuelles ont un génome au moins 10 fois plus grand que celui des chloroplastes qui en dérivent. Certaines structures génétiques, redondantes avec celles de l'hôte, ont pu être tout simplement perdues dans les organites, les fonctions correspondantes étant dévolues au noyau seul. D'autres gènes ont pu être transférés au noyau, notamment ceux des sous-unités des protéines appartenant à des complexes dont l'édification dépend d'un double codage, nucléaire et cytoplasmique, mais aussi beaucoup d'autres. C'est pourquoi les organites actuels sont, pour leur biogenèse et leur régulation, si dépendants des synthèses gouvernées par le noyau : 95 % des 300

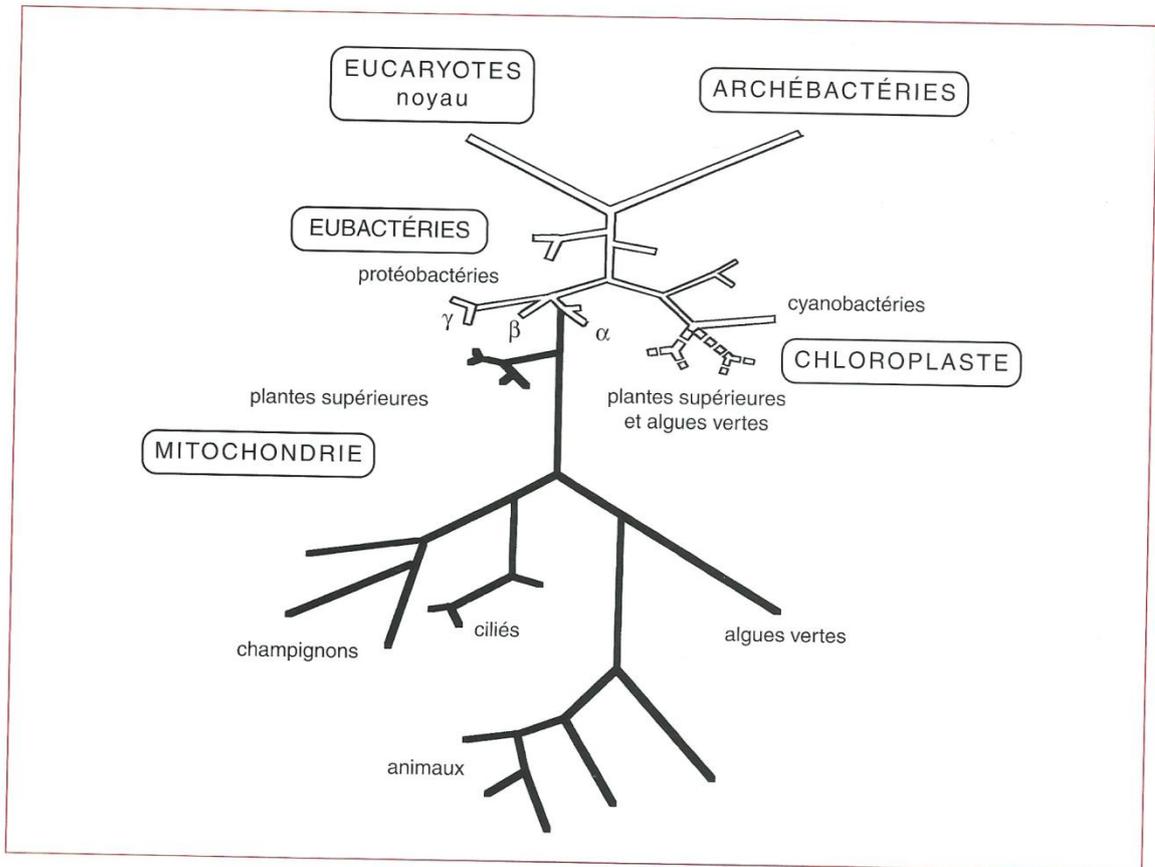


Figure 6.17 : Réseau phylogénétique fondé sur l'analyse de 76 séquences de la petite sous-unité de l'ARNr (toutes ne sont pas figurées) montrant l'enracinement des gènes chloroplastiques des algues vertes et des plantes supérieures dans les cyanobactéries et celui des mitochondries dans les protéobactéries pourpres non sulfureuses du groupe α . La longueur des rameaux est proportionnelle au nombre de substitutions survenus dans les lignées. Le rameau de l'ARNr de l'ADNmt des plantes est considérablement plus court que celui des autres organismes et il est séparé de celui de l'algue verte *Chlamydomonas*, en contradiction avec les données du chloroplaste et du noyau (ce dernier n'est pas montré sur la figure).

(D'après Gray *et al.*, 1989, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 86, 2267.)

peptidoglycane (dont on retrouve des traces dans la cyanelle de *Cyano-phora paradoxa*). La membrane du phagosome de l'hôte aurait disparue, alors qu'elle aurait persisté chez les plastes pourvus de trois membranes (euglénophytes et dinoflagellés). Néanmoins, une autre hypothèse est que les euglénophytes résultent d'une endosymbiose secondaire avec une algue à chlorophylle *a* et *b*, la troisième membrane étant celle de l'endosymbionte précédent. L'existence de quatre membranes correspond à une endosymbiose secondaire : les deux membranes internes sont celles de la cyanobactérie d'origine, la troisième celle de l'endosymbionte eucaryote et la quatrième celle du phagosome. L'endosymbionte eucaryote a subi une réduction plus ou moins poussée : il subsiste chez les cryptomonades

ou 400 polypeptides majeurs de la mitochondrie sont importés ; le chloroplaste qui code pour 60 à 100 produits importe les 80 à 90 % restants. Une autre conséquence importante est que des protéines localisées dans la mitochondrie, présentement codées par le noyau mais primitivement codées par l'ADNmt (le cytochrome *c* et beaucoup d'autres), montrent des similitudes importantes avec les protéines homologues des groupes bactériens dont elles sont issues.

Les transferts d'ADN entre les divers compartiments cellulaires sont des événements qui se produisent encore à l'heure actuelle (fig. 6.18). On trouve dans le noyau de nombreuses espèces des copies de gènes mitochondriaux (et chloroplastiques chez les végétaux) ainsi que des séquences chloroplastiques et nucléaires dans la mitochondrie végétale. Le gène de l'ATPase 9 est présent dans la mitochondrie chez la levure, dans la mitochondrie et le noyau chez *Neurospora* où seule la copie nucléaire, certainement transférée récemment, est fonctionnelle. Ce transfert a probablement été rendu possible par le fait que l'ATPase 9 est le seul polypeptide mitochondrial qui ne comporte pas de tryptophane, et donc de codon UGA, terminateur dans le noyau. Un autre exemple, très instructif, est fourni par les légumineuses où le gène *cox2*, ailleurs régulièrement présent dans l'ADNmt, a été transféré au noyau voilà 60 à 200 MA. La copie mitochondriale a disparu chez certaines espèces mais a été conservée et semble fonctionnelle chez d'autres. Comme la copie nucléaire est plus semblable à la séquence de l'ARNm édité qu'à la copie du gène, le transfert de ce gène s'est probablement déroulé par transcription inverse d'un ARNm édité. Un

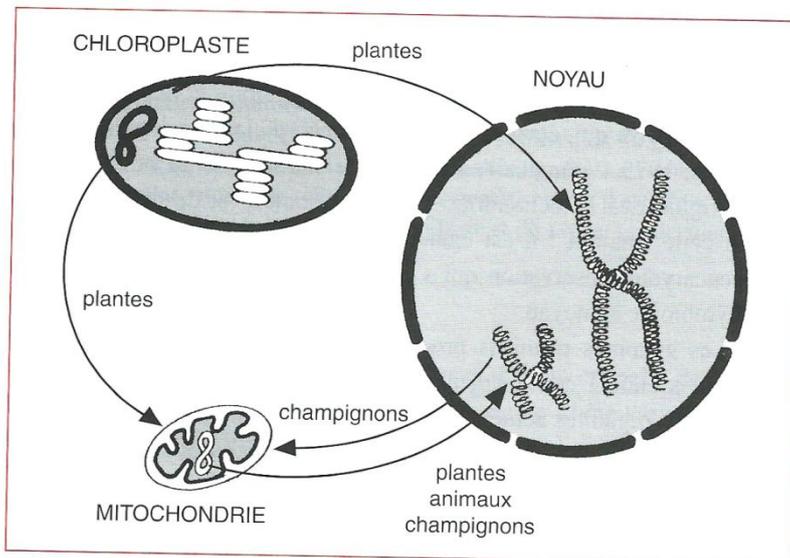


Figure 6.18 : Transfert de gènes entre les organites d'une cellule (noyau et mitochondrie, ainsi que chloroplaste pour les plantes). La direction des transferts est indiquée par des flèches accompagnées du nom des groupes où ces transferts surviennent.
(D'après Gellissen, 1987, *Biol. in unserer Zeit* 1, 15.)

dernier exemple évident de transfert ancien est donné par les gènes des deux sous-unités de la ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygénase (rubisco) qui sont adjacents chez la cyanobactérie *Anabaena*, l'ADNcp de quelques algues et le génome de la cyanelle, tandis que la petite sous-unité est nucléaire et la grande est codée par l'ADNcp chez les plantes. Il existe également quelques preuves que des ARN (ARN de transfert et ARN de complexes ribonucléoprotéiques responsables du clivage de transcrits mitochondriaux) traversent les membranes mitochondriales. Enfin, l'importation des produits protéiques du cytoplasme dans les organites a évidemment nécessité la mise en place de transports transmembranaires spécifiques.

La raison pour laquelle, après s'être vidés d'une grande partie de leur contenu génétique, les organites ont conservé un génome résiduel n'est pas bien comprise. Parmi les hypothèses avancées, on peut citer les difficultés d'importer des polypeptides très hydrophobes, la capture des produits importés du cytoplasme par des produits synthétisés *in organello*, la divergence des machineries d'expression (notamment de code génétique) ; mais aucune de ces raisons n'est pleinement satisfaisante.

La perte non réversible des plastes est compatible avec la survie chez les euglènes. Les plantes devenues non photosynthétiques ont conservé leurs plastes, mais chez la plante parasite *Epiphagus virginiana*, les gènes intervenant dans les processus photosynthétiques, devenus inutiles, ont été perdus (de Pamphilis & Palmer, 1990, *Nature* 348, 337). En revanche, au cours de l'évolution, de nombreux protozoaires et quelques champignons ont perdu leurs mitochondries ; comme des espèces apparentées en possèdent, cette perte apparaît secondaire. Cependant, l'absence mitochondries pourrait être primaire chez les archézoa : les microsporidies et les métamonadines, que leur structure cellulaire et la séquence de leurs ARNr désignent comme appartenant aux lignées eucaryotes les plus primitives (cf. chap. II.10), n'ont probablement jamais eu de mitochondries ; elles se seraient individualisées des autres eucaryotes après l'acquisition du noyau et avant l'endosymbiose mitochondriale.

Récemment, la présence d'ADN a été détectée dans les corpuscules de base des flagelles de *Chlamydomonas*. Cet ADN serait le support du dix-neuvième groupe de linkage (en plus des 18 chromosomes), groupe ne comportant que des gènes affectant la biogenèse du flagelle. Une telle spécialisation du génome ne serait pas sans rappeler celle du génome des mitochondries et des chloroplastes. Néanmoins, ce résultat n'a pas été confirmé par d'autres laboratoires.

Les autres éléments génétiques qui existent en supplément du génome normal de la cellule sont appelés des plasmides. Ils sont connus depuis longtemps chez les bactéries où, en intégrant des gènes, ils participent à certaines adaptations cellulaires, comme la résistance aux antibiotiques ou aux métaux lourds, la production de toxines ou d'enzymes de restriction, l'utilisation de substrats. La part exacte qu'ont jouée les plasmides dans l'évolution bactérienne et dans le transfert de l'information

génétique entre espèces n'est pas encore véritablement connue. Il existe aussi des plasmides dans les divers compartiments cellulaires eucaryotes. Le plasmide 2 μ de la levure est certainement localisé dans le nucléoplasme et il est maintenant utilisé comme vecteur de gènes. Les plasmides mitochondriaux du maïs sont impliqués dans la stérilité cytoplasmique mâle et ceux de *Neurospora* dans la sénescence, mais la présence de la plupart des plasmides d'eucaryotes est phénotypiquement silencieuse.

L'endosymbiose a été à l'origine d'innovations inestimables dans l'édification de la cellule eucaryote. Il ne faudrait pas croire cependant qu'elle se soit limitée à la domestication de la mitochondrie et du chloroplaste dans des temps anciens, fastes mais révolus. Des bactéries sont entrées et entrent encore dans des cytoplasmes eucaryotes (Jeon, 1987, *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 503, 359) ; dans beaucoup de cas, après une période de coadaptation, chacun des deux partenaires ne peut plus survivre sans l'autre – ou très mal.

La structure du chloroplaste

La théorie endosymbiotique

Dès le début du 20^{ème} siècle les chercheurs ont pensé que les plastes et les mitochondries pouvaient provenir de bactéries. Celles-ci auraient été ingérées par des cellules primitives et vivraient à l'intérieur d'elles en symbiose. Cette théorie endosymbiotique de l'origine des plastes et des mitochondries est devenue parfaitement plausible lorsque l'on a découvert (1950-1960) que ces organites contenaient de l'ADN et des ribosomes.

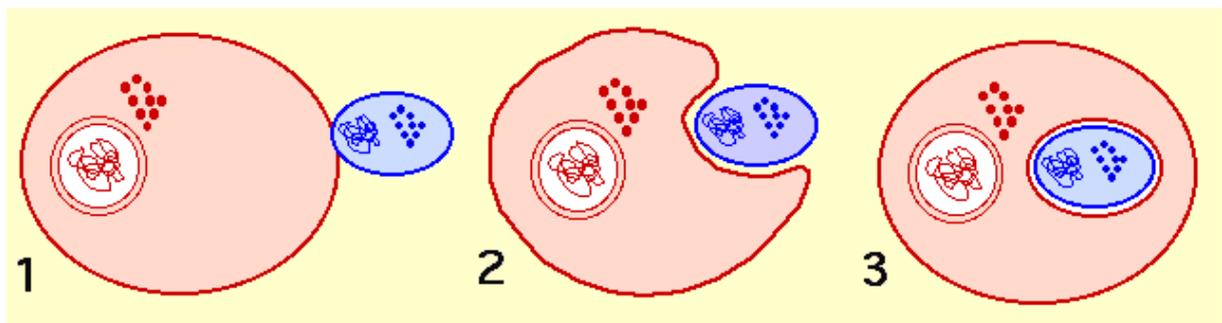
La ressemblance entre un chloroplaste de cellule eucaryote actuelle et d'une bactérie photosynthétique (Cyanobactérie) est confortée par plusieurs caractères :

- l'ADN du chloroplaste est circulaire et non associé à des histones comme chez les bactéries,
- cet ADN code pour une partie des protéines chloroplastiques (organites semi autonomes),
- une partie de la synthèse de protéines chloroplastiques s'effectue dans le chloroplaste, grâce à la présence de ribosomes qui présentent des analogies avec les ribosomes bactériens,

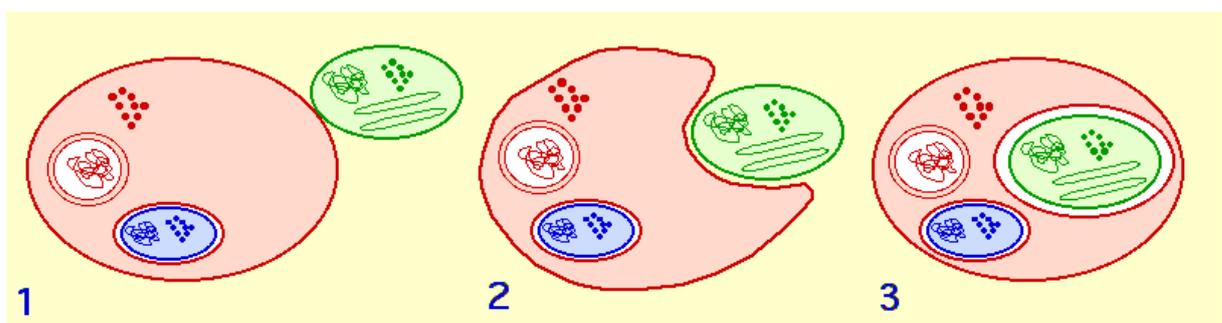
- tout plaste provient d'un plaste préexistant. Lorsque des cellules ne possèdent pas de plaste (certains cellules blanches de feuilles panachées), les cellules filles ne possèdent pas de plaste,
- la division des chloroplastes suit un rythme indépendant de la division du noyau,
- chez les plantes supérieures, les deux membranes de l'enveloppe du chloroplaste sont différentes : la membrane interne ainsi que les membranes des thylacoïdes présentent des analogies (composition lipidique) avec les membranes bactériennes.

L'ensemble de ces observations représente aujourd'hui des arguments forts de la théorie endosymbiotique. Les endosymbioses ont pu se réaliser à différents moments et de diverses façons, par absorption par une cellule (Procaryote ou Eucaryote) primitive d'une autre cellule (Procaryote ou Eucaryote). On parle alors d'endosymbiose primaire ou secondaire.

🌱 **endosymbiose primaire (plastides de Rhodophycés et des Chlorophycées)**



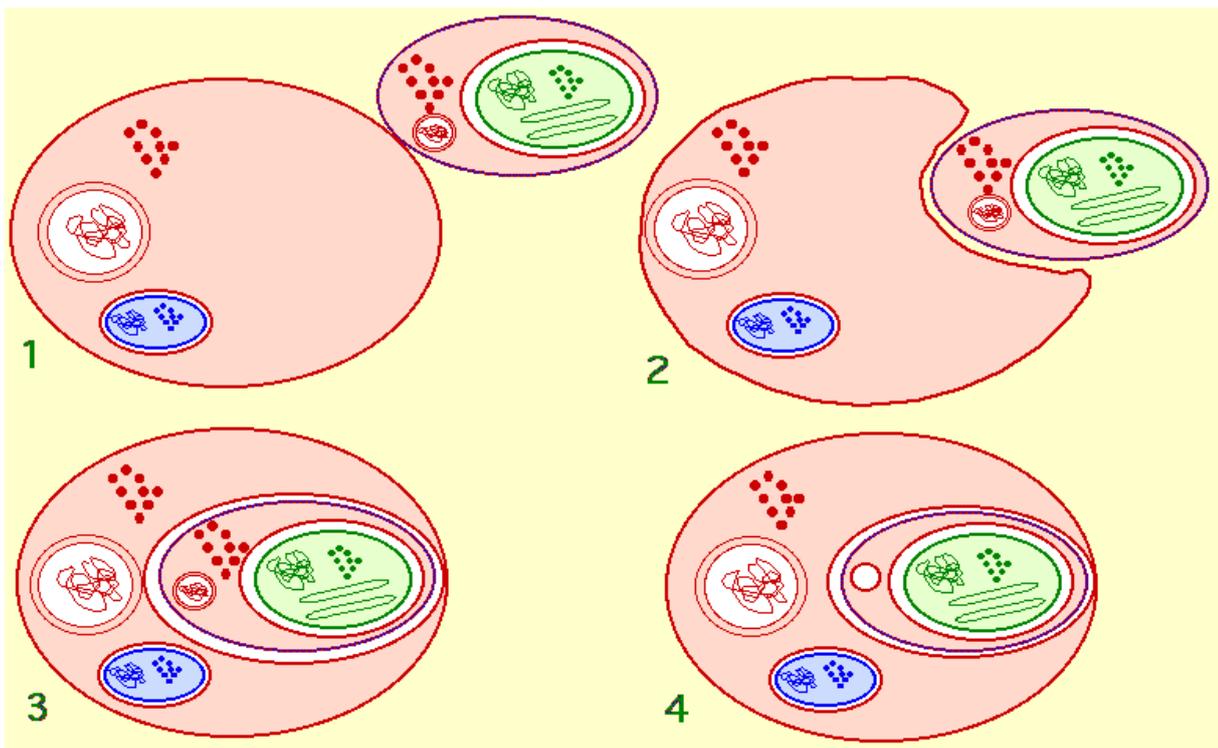
Absorption d'une bactérie par une cellule eucaryote primitive et formation d'une cellule eucaryote hétérotrophe. Les bactéries absorbées deviennent des mitochondries et réalisent la respiration.



Réalisation d'une cellule eucaryote autotrophe par absorption d'une bactérie photosynthétique par une cellule eucaryote hétérotrophe. Cette bactérie devient un chloroplaste, ses membranes internes ont une origine bactérienne. La membrane externe de l'enveloppe a pour origine la membrane plasmique de la cellule elle-même.

Il est probable que cette endosymbiose ait pu se réaliser de différentes manières. Chez les algues rouges (Rhodophycées), on constate que les thylacoïdes possèdent des pigments accessoires, les phycobilines (phycocyanine et phycoérythrine), ce qui laisse penser que la bactérie symbiotique devait être une Cyanobactérie qui possédait ces mêmes pigments. Pour expliquer l'origine des chloroplastes des algues vertes et des végétaux supérieurs qui contiennent des chlorophylles a et b et pas de phycobilines, on peut envisager, soit que la Cyanobactérie symbiote possédait un équipement pigmentaire différent lors de l'absorption, soit que l'évolution pigmentaire se soit réalisée ultérieurement.

🌱 **endosymbiose secondaire (plastides des Chromophytes)**



Une cellule eucaryote hétérotrophe absorbe une autre cellule eucaryote autotrophe contenant un chloroplaste limité par une enveloppe à deux membranes (endosymbiose primaire). La membrane plasmique de la cellule symbiote et la membrane de phagocytose constituent une deuxième enveloppe externe. En général, le noyau et le cytoplasme de la cellule symbiote dégèrent, le chloroplaste est alors entouré de quatre membranes (voir [Giraudyopsis](#)). Chez *Cryptomonas* (chromophyte, Cryptophycées), on trouve effectivement un reste de noyau (ADN) entre la deuxième et la troisième membrane (nucléomorphe) ainsi que des restes de cytoplasme contenant des ribosomes.

Bibliographie et sitographie

1. « Symbiose chez les vertébrés : une salamandre chlorophyllienne ? », Espace pédagogique : svt, académie de Nantes. http://www.pedagogie.ac-nantes.fr/98426822/0/fiche_ressourcepedagogique
2. « Sciences de la Vie et de la Terre, TS, enseignement spécifique». C. Lizeaux, D. Baude. Bordas. Programme 2012, p. 48-49
3. « SVT TS spécifique, Sciences de la Vie et de la Terre». Marc Jubault-Bregler. Nathan. Programme 2012, p. 40-41
4. « Génétique et évolution. Tome II », M. Solignac. Hermann éditeurs. p. 187 à 194
5. « Théorie endosymbiotique », V. Vornax, a partir de R. Prat. SNV. Jussieu. <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/Chloroplaste/endosymbiose.htm>