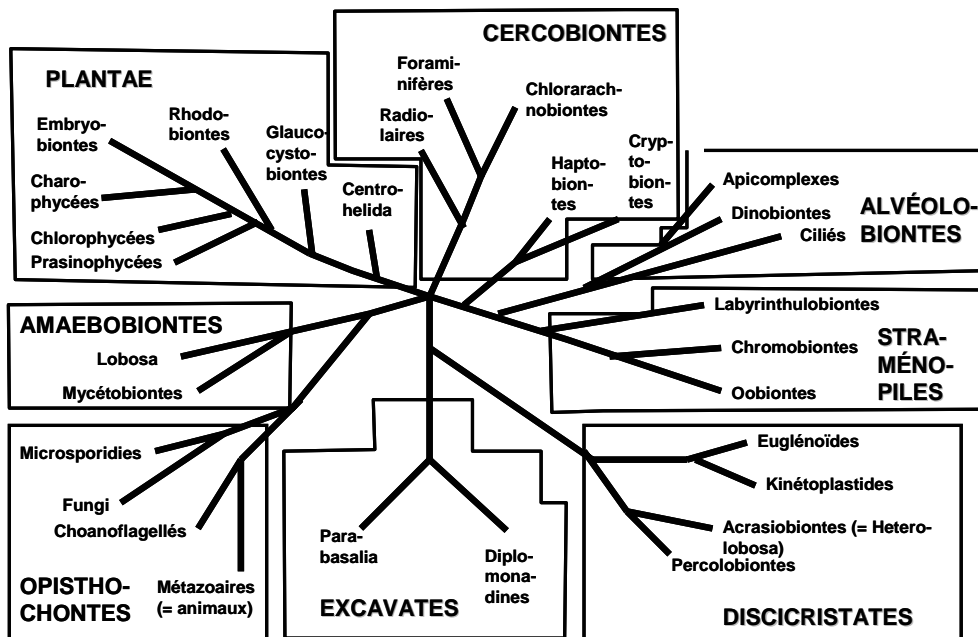


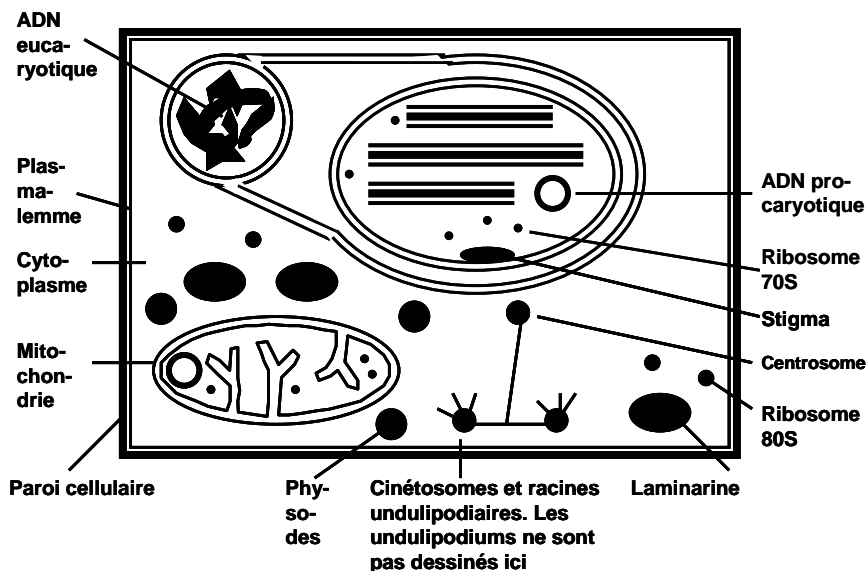
Examen première session (Mai 2006)

Questions posées par Charles F. Boudouresque

"La kleptoplastie et son rôle probable dans l'origine de la photosynthèse chez les Eucaryotes. Vous n'oublierez pas de décrire les réarrangements génétiques qui peuvent se produire. Vous utiliserez l'arbre phylogénétique simplifié des Eucaryotes ci-dessous (sur la feuille en annexe, que vous insérerez dans votre copie) pour positionner les évènements qui se sont produits.



Vous complèterez la légende de la figure ci-dessous (sur la feuille en annexe, que vous insérerez dans votre copie), qui représente une cellule de Chromobionte photosynthétique, pour ce qui concerne l'appareil photosynthétique, et expliquerez sa genèse".



## Proposition de corrigé

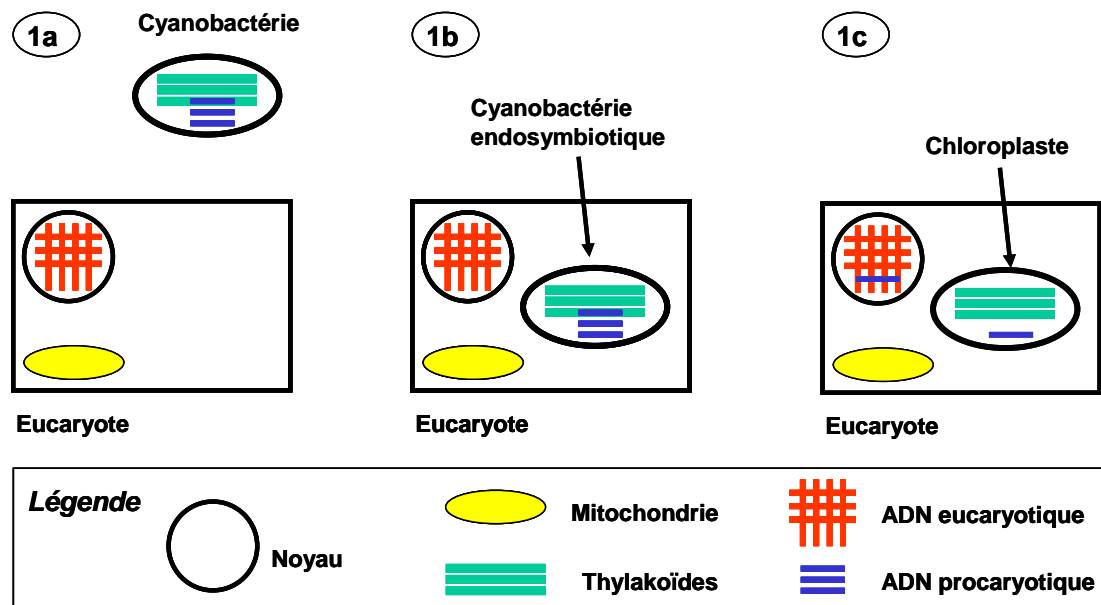
### 1. Introduction

Chez les Procaryotes, la photosynthèse, quand elle existe, est soit non oxygénique (photosystème I uniquement), soit **oxygénique** (Photosystèmes I et II). Cette dernière est apparue chez les Cyanobactéries. C'est la seule qui soit présente chez les Eucaryotes photosynthétiques.

Une des innovations importantes des Eucaryotes, par rapport aux Procaryotes, est la **phagotrophie** : la capacité pour une cellule de phagocyter une proie et de l'inclure dans son cytoplasme, pour la digérer. C'est cette propriété qui va permettre la kleptoplastie et les endosymbioses

### 2. L'origine de la photosynthèse chez les Eucaryotes : l'endosymbiose primaire

Les premiers Eucaryotes ne possédaient pas la photosynthèse (Fig. 1a). C'est un ancêtre des Plantae actuels, antérieur à la séparation entre Viridiplantae (= Viridobiontes) et Rhodobiontes (étoile rouge sur la figure 3) qui a établi une **symbiose mutualiste** avec une **Cyanobactérie** hébergée dans son cytoplasme. Comment y est-elle entrée ? Probablement s'agit-il d'une proie qui n'a pas été digérée (Fig. 1b). Bénéfice pour l'Eucaryote ? Une partie des produits de la photosynthèse de la Cyanobactérie. Bénéfice pour la Cyanobactérie ? Des métabolites utiles à son métabolisme produits par l'Eucaryote, un abri, etc. A ce stade de l'évolution, la Cyanobactérie est encore indépendante : elle conserve l'intégralité de son génome et contrôle la division de ses cellules (Fig. 1b). Elle pourrait survivre en dehors de la cellule de son hôte.



La Cyanobactérie impliquée dans cette symbiose mutualiste possédait sans doute des **chlorophylles a et b** et des **phycobilisomes** contenant des phycobilines (pigments photosynthétiques bleus et rouges : allophycocyanine, phycocyanine, phycoérythrine). Dans la nature actuelle, aucune Cyanobactérie ne présente cette combinaison de caractères. Ce type de Cyanobactéries

a pu disparaître (à l'état libre) lors des gigantesques glaciations cryogéniennes (800-600 Ma) qui ont été à l'origine d'une extinction massive des espèces d'alors.

Par la suite, le génome de la Cyanobactérie a perdu la plus grande partie de ses gènes (Fig. 1c). Une partie, redondante avec le génome du noyau eucaryote, a disparu. Une autre partie a été transférée dans le génome de l'Eucaryote (Fig. 1c). Parmi les gènes qui sont restés : ceux de la phycoérythrine et de la rubisco (*rbcL* et *rbcS*, ou *rbcL* seulement). La Cyanobactérie n'est donc plus autonome : une grande partie de son fonctionnement (dont sa division) est contrôlée par le noyau de son hôte. Elle ne pourrait plus survivre durablement et surtout se diviser en dehors de la cellule de son hôte. Ce n'est plus de la symbiose mutualiste, mais de l'**hélotisme** (= esclavage). Ce n'est plus une Cyanobactérie, mais un **chloroplaste**, un "petit esclave vert" (*little green slave*).

Cet évènement fondateur du chloroplaste, et donc de la photosynthèse chez les Eucaryotes, est considéré comme **unique** : il ne se serait produit qu'une fois au cours de l'évolution (bien qu'on n'en soit plus tout à fait sûr actuellement).

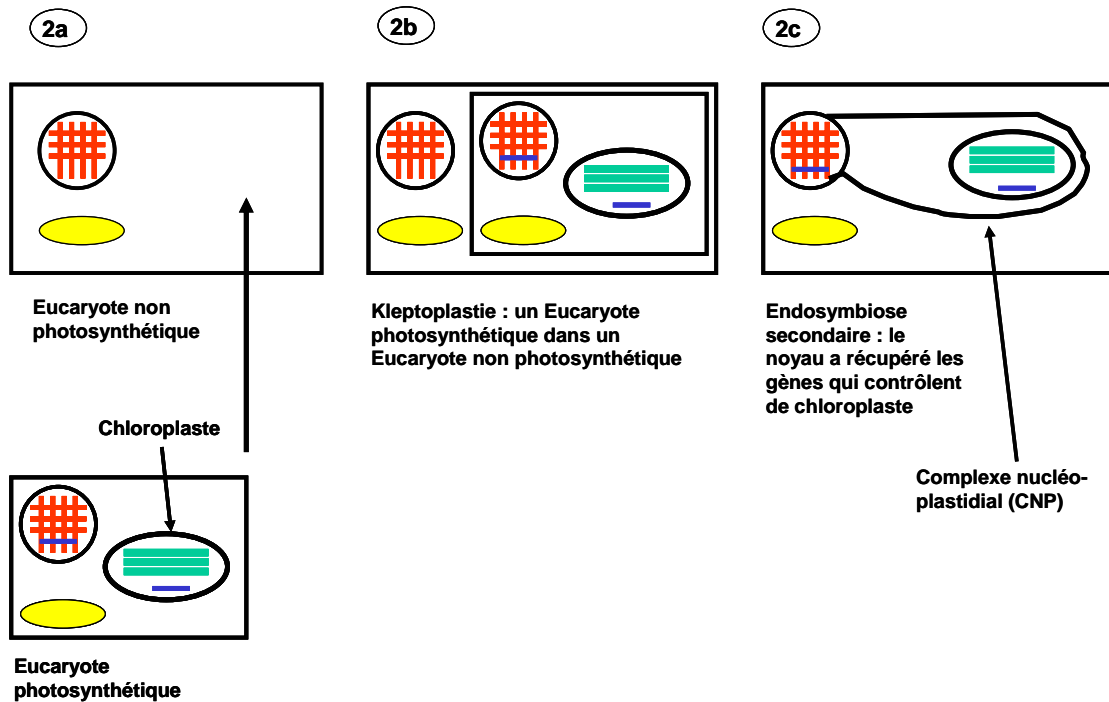
### 3. La kleptoplastie et les endosymbioses secondaires et tertiaires

Pendant des centaines de millions d'années, la photosynthèse chez les Eucaryotes est sans doute restée cantonnée au règne des Plantae, les 7 autres règnes étant hétérotrophes. Chez les Plantae, le chloroplaste a évolué dans deux directions : (1) Chez les Viridiplantae (= Viridobiontes), perte des phycobilisomes et des phycobilines et conservation de la rubisco de type I des Cyanobactéries. On parle de "**chloroplastes de type vert**". (2) Chez les Rhodobiontes, perte de la chlorophylle b et apparition d'une rubisco de type II. On parle de "**chloroplastes de type rouge**".

La **kleptoplastie** (de *kleptein* = voler et *plaste* = chloroplaste) signifie littéralement le "vol des chloroplastes". Exactement de la même façon que les premiers Eucaryotes ont ingéré des Cyanobactéries mais ne les ont pas digérées, des Eucaryotes ont ingéré des Plantae (Rhodobiontes ou Viridiplantae), ont digéré la plus grande partie de leur cellule, mais ont conservé leur chloroplaste, pour le faire "travailler" (= effectuer la photosynthèse) à leur profit (Fig. 2a et 2b).

Mais la situation avait changé. Les Cyanobactéries possédaient un génome complet. Ce n'était plus le cas des chloroplastes. En effet, ils ne possèdent pas les gènes nécessaires à un grand nombre de fonctions, dont la division ; ces gènes ont été captés par le noyau. Chez l'organisme Eucaryote qui pratique la kleptoplastie, les chloroplastes survivent quelques mois, mais ne peuvent donc pas se multiplier. A leur mort, il faut par conséquent **les remplacer** en ingérant de nouvelles proies photosynthétiques.

Le kleptoplastie a sans doute existé depuis qu'il existe des chloroplastes. D'ailleurs, on l'observe dans le monde actuel. Par exemple, des **limaces de mer** (Sacoglosses, Métazoaires, Opisthochontes) du genre *Elysia* broutent des Viridiplantae du genre *Codium*. Elles récupèrent les chloroplastes, les envoient dans les cellules superficielles de leur manteau, puis font la photosynthèse par chloroplastes interposés. La survie de ces chloroplastes ne dépassant pas 9 mois, il faut bien sûr les remplacer régulièrement. Dans le monde actuel, on observe également la kleptoplastie chez les **Foraminifères** (Cercobiontes) et les **Ciliés** (Alvéolés).



Pour que les Eucaryotes qui pratiquent la kleptoplastie (= qui broutent d'autres Eucaryotes et récupèrent leurs chloroplastes) deviennent véritablement photosynthétiques, il ne leur suffit pas de récupérer leurs chloroplastes ; il faut aussi qu'ils **récupèrent les gènes** indispensables à la division du chloroplaste, gènes qui se trouvent dans le noyau de l'Eucaryote ingéré. Bien que ce processus (qui est un HGT, *Horizontal Gene Transfer*) soit sans doute difficile, il s'est produit à plusieurs reprises au cours de l'évolution (Fig. 2c). Il a été à l'origine de taxons photosynthétiques au sein de règnes qui, jusque là, étaient hétérotrophes ou simplement kleptoplastiques, et qui sont donc passés de la kleptoplastie à l'**endosymbiose secondaire**. On y retrouve les deux lignées de chloroplastes (la verte et la rouge).

Lignée rouge (Fig. 3) :

- Des Rhodobiontes vers les Haptobiontes (règne des Cercobiontes)
- Des Rhodobiontes vers les Cryptobiontes (règne des Cercobiontes).
- Des Rhodobiontes vers les Chromobiontes (règne des Straménopiles).
- Des Rhodobiontes vers les Dinobiontes (règne des Alvéolés).

La chlorophylle c, un type de chlorophylle dépourvue de phytol, qui n'existe pas chez les Rhodobiontes, est apparue secondairement et constitue un marqueur de cette "lignée rouge", c'est-à-dire des Eucaryotes qui ont acquis la photosynthèse par endosymbiose secondaire avec des Rhodobiontes. La rubisco de type II, qui existait déjà chez les Rhodobiontes, constitue également un marqueur de cette "lignée rouge".

Lignée verte (Fig. 3) :

- Des Viridiplantae vers les Chlorarachnobiontes (règne des Cercobiontes).
- Des Viridiplantae vers les Euglénoïdes (règne des Discicristates).
- Des Viridiplantae vers les Dinobiontes (règne des Alvéolés).
- Des Viridiplantae vers les Apicomplexes (règne des Alvéolés ; non représenté sur la figure 3 ; en effet, les Apicomplexes ont ensuite perdu la photosynthèse).

La chlorophylle b et la rubisco de type I constituent des marqueurs de cette "lignée verte".

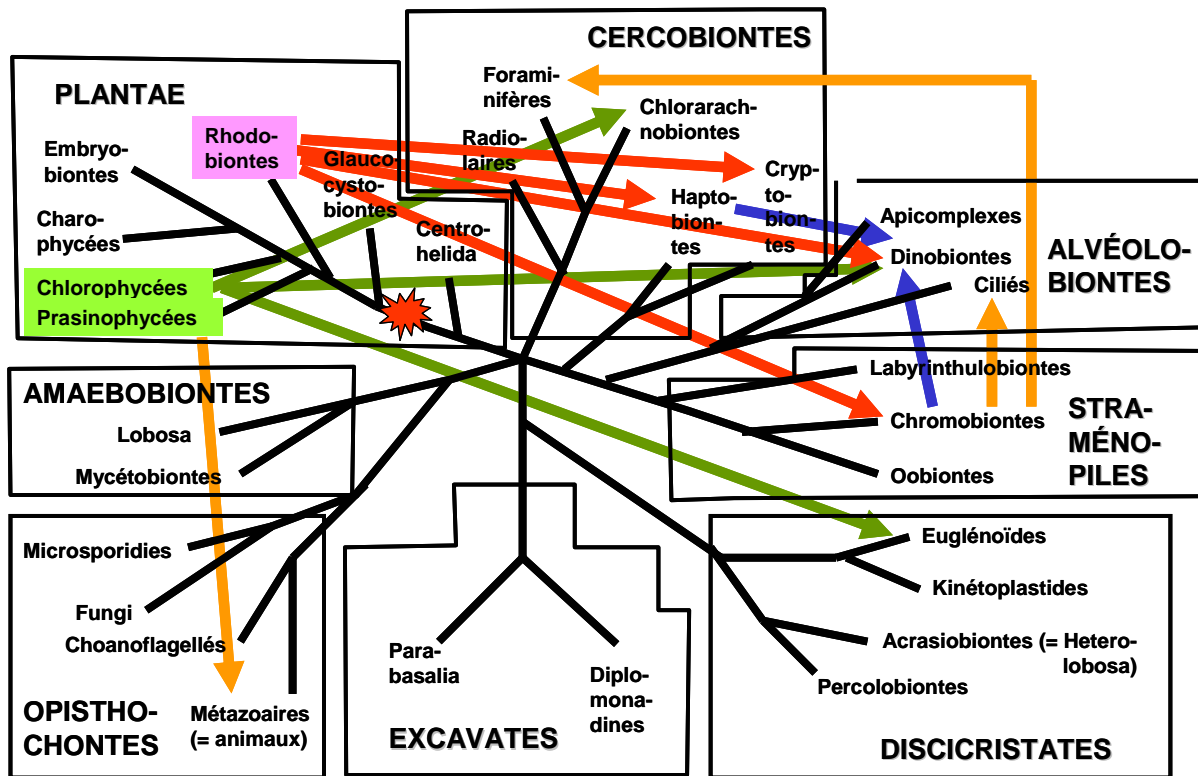


Figure 3. En rouge, la lignée "rouge" des chloroplastes : endosymbiose secondaire entre Rhodobiontes et autres taxons. En vert, la lignée "verte" des chloroplastes : endosymbiose secondaire entre Viridiplantae et autres taxons. En bleu, endosymbioses tertiaires. En orange, quelques kleptoplasties actuelles.

Le même mécanisme (1. phagocytose d'une proie photosynthétique, 2. kleptoplastie, suivie de 3. la récupération des gènes contrôlant le chloroplaste et situés dans le noyau de la proie) s'est produit à nouveau, à partir de proies ayant acquis la photosynthèse par endosymbiose secondaire (on parle alors d'**endosymbiose tertiaire**) :

- Des Cryptobiontes vers les Dinobiontes (non représenté sur la figure 3)
- Des Haptobiontes vers les Dinobiontes
- Des Chromobiontes vers les Dinobiontes

On note au passage que, contrairement aux autres taxons d'Eucaryotes photosynthétiques, les Dinobiontes ont acquis la photosynthèse par plusieurs voies distinctes (dont des voies autres que celles indiquées ici).

#### 4. La quadruple enveloppe du chloroplaste et le complexes nucléo-plastidial : des marqueurs cytologiques des endosymbioses secondaires et tertiaires

La double membrane du chloroplaste des Plantae photosynthétiques (Viridiplantae et Rhodobiontes) est considérée comme un reste de l'endosymbiose primaire :

- La membrane interne serait le reste du plasmalemme de la Cyanobactérie.
- La membrane externe serait le reste de la membrane de la vacuole dans laquelle la Cyanobactérie a d'abord été incluse.

Dans le cas des endosymbioses secondaires, le même phénomène a pu se produire, générant deux nouvelles membranes autour du chloroplaste, désormais entouré par 4 membranes. Chez les Cryptobiontes et les Chromobiontes, la 2<sup>o</sup> enveloppe du chloroplaste (donc, les membra-

nes N° 3 et 4) a fusionné avec la double membrane nucléaire, créant ainsi ce que l'on nomme le CNP (Complexe Nucléo-Plastidial) (Fig. 2c et Fig. 4).

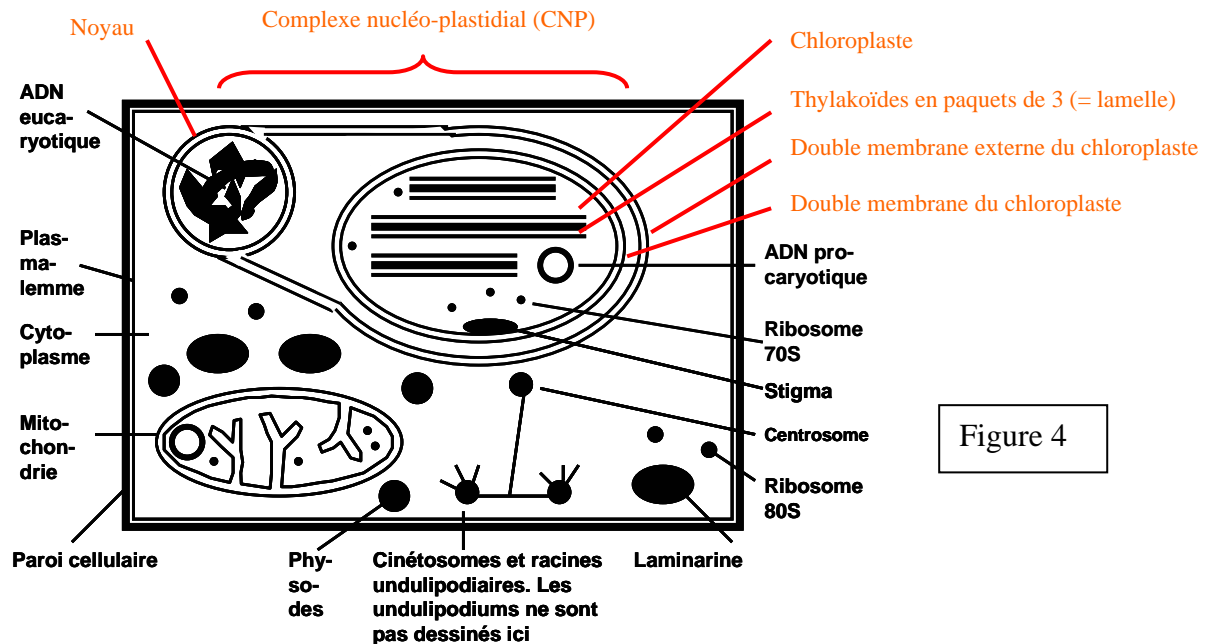


Figure 4

## 5. Conclusions

La kleptoplastie ("vol du chloroplaste") est sans doute un phénomène très ancien chez les Eucaryotes. Elle est d'ailleurs largement répandue de nos jours. Elle confère aux Eucaryotes hétérotrophes qui la pratiquent les avantages de l'autotrophie. On peut alors parler de mixotrophie.

Le passage de la kleptoplastie à l'endosymbiose secondaire, c'est-à-dire la pérennisation de la présence du chloroplaste dans la cellule hôte, a joué un grand rôle dans l'évolution. Il est à l'origine de la photosynthèse dans 4 des 8 règnes d'Eucaryotes (Cercobiontes, Alvéolés, Straménopiles et Discicristates).

La kleptoplastie (prédateur et proie) ne concerne pas que des Eucaryotes unicellulaires. Par contre, le passage à l'endosymbiose secondaire n'a concerné que des unicellulaires. Dans le cas des Chromobiontes pluricellulaires (Fucophycées = "algues brunes"), l'acquisition de la pluricellularité est postérieure à l'endosymbiose secondaire.

Il est possible que le passage de la kleptoplastie à l'endosymbiose secondaire, dans les 4 règnes d'Eucaryotes concernés, se soit produit dans une "fenêtre" relativement étroite de l'histoire de la Terre, vers 250 Ma. La teneur en carbone minéral était alors très faible. Or, la quadruple enveloppe du chloroplaste facilite la concentration du CO<sub>2</sub>, ce qui a pu donner un avantage aux organismes dont la photosynthèse était issue d'une endosymbiose secondaire.

*Remarque : Pour que ce corrigé soit clair, il a été rédigé de façon plus détaillée que le strict nécessaire pour obtenir la note maximale. Par exemple, on pouvait ne pas parler de l'endosymbiose primaire, qui n'est pas à proprement parler une kleptoplastie, puisque la Cyanobactérie n'est pas un chloroplaste (bien qu'elle le deviendra).*