

## **L'écrit de biologie**

## LE SUJET

### LA SYMBIOSE

Ce sujet comprend deux parties : la première consiste en une analyse de documents et la seconde nécessite de construire une synthèse, où le candidat pourra réutiliser des éléments de la première partie. La symbiose sera définie comme une association durable et à bénéfices mutuels entre espèces différentes.

#### I – Analyse de documents (10 points)

La **figure 1** présente les structures intracellulaires formées par deux champignons du groupe des Eumycètes qui vivent sur des plantes.

La **figure 1A** est un bloc-diagramme de suçoirs intracellulaires (aussi appelés haustorium). Ils sont émis par un parasite du blé, un oïdium (*Erysiphe graminis*; diagramme d'après C. E. Bracker). **S**, suçoir ; **C**, col reliant le suçoir à l'hyphe extracellulaire ; **Eic**, espace inter-cellulaire entre les partenaires ; **Lo**, lobes du suçoir ; **Pa**, paroi de la cellule-hôte ; **Pl**, membrane plasmique de la cellule végétale repoussée par le suçoir.

La **figure 1B** est une image en microscopie électronique à balayage d'un arbuscule d'une endomycorhize. Il est formé par un symbiote, *Glomus mossae*, sur une racine de maïs (cliché R. Honegger). L'emplacement d'un hyphe intercellulaire est indiqué en pointillé. **A**, arbuscule et, comme précédemment : **C**, col reliant l'arbuscule à l'hyphe intercellulaire ; **Pa**, paroi de la cellule-hôte, déchirée par la coupe. On rappelle que cette méthode de microscopie détruit le cytosol et les membranes cellulaires.

**Question 1 - Indiquez brièvement le rôle de ces structures (suçoir et arbuscule) et exposez de façon synthétique les mécanismes qui s'y déroulent en montrant en quoi ces structures sont adaptées à leur fonction.**

**Pouvez-vous en conclure, en vous limitant à l'observation de ces seules structures, que l'un des champignons est parasite et que l'autre est symbiotique ?**

Les tableaux suivants comportent des données sur la symbiose entre des cnidaires et leurs algues intracellulaires, des dinophytes que l'on nomme xanthelles. Les xanthelles peuvent être expulsées par l'animal à la suite d'une exposition prolongée à l'obscurité : on obtient ainsi expérimentalement des animaux sans xanthelle. On réalise alors des expériences dont les résultats sont rapportés dans les tableaux 1 à 3.

**Tableau 1.** On réalise un isolement *in vitro* de la xanthelle du cnidaire *Anthopleura elegantissima*. À l'aide d'un marquage effectué au  $^{14}\text{CO}_2$ , on étudie l'activité photosynthétique (quantité de  $^{14}\text{C}$  fixé, en coups par minute) et le rejet de carbone organique par la xanthelle dans le milieu ( $^{14}\text{C}$  relâché, en % du total fixé). On fait varier le milieu où sont placées les xanthelles, en y ajoutant éventuellement un broyat de cnidaire (jus acellulaire d'animal broyé) ayant lui-même subi différents traitements (d'après Trench, 1971).

Traitement expérimental :	$^{14}\text{C}$ fixé	$^{14}\text{C}$ org. relâché
Xanthelle dans l'eau de mer seulement :	1,4	31%
Xanthelle dans l'eau de mer, additionnée de broyat d'un cnidaire pourvu de xanthelles :	14,1	58%
Xanthelle dans l'eau de mer, additionnée de broyat d'un cnidaire dépourvu de xanthelle après passage à l'obscurité :	4,5	30%
Xanthelle dans l'eau de mer, additionnée de broyat d'un cnidaire initialement dépourvu de xanthelle, puis réinfecté avec des xanthelles :	14,9	55%

Par ailleurs, l'étude des molécules relâchées a permis d'identifier parmi les composés marqués, essentiellement du glycérol et des acides aminés neutres (alanine, en particulier), ainsi que des traces de glucose et d'acides organiques.

**Tableau 2.** Dix animaux ont été maintenus pendant 5 heures dans de l'eau de mer filtrée, sous illumination constante. On mesure l'excrétion azotée (perte d'ammonium) de l'animal, en microgrammes d'azote par gramme de matière fraîche (d'après Cates & McLaughlin, 1976).

Espèce	animal avec xantheselles	animal sans xanthelle
<i>Condylactis</i> sp.	0,0	0,3
<i>Cassiopeia</i> sp.	0,0	0,3

**Tableau 3.** On étudie le taux de calcification (vitesse d'incorporation de  $^{45}\text{Ca}^{2+}$  radioactif) chez le cnidaire *Manicina aureolata*, avec ou sans xantheselles. Les valeurs sont exprimées en coups par minute et par mg de squelette calcifié, au bout de 80 heures d'incubation dans la solution radioactive (d'après Goreau, 1959).

Conditions d'éclairage	incorporation de $\text{Ca}^{2+}$ avec xantheselles	incorporation de $\text{Ca}^{2+}$ sans xanthelle
À la lumière	462	28
À l'obscurité	72	30

**Question 2 - Pour chaque tableau 1 à 3, analysez en quelques phrases les résultats, puis donnez la (les) conclusion(s) que vous pouvez en tirer.**

**Question 3 - Résumez sur un grand schéma l'ensemble des interactions observées entre les cnidaires et les xantheselles. En une unique phrase de conclusion, indiquez le(s) rôle(s) biologique(s) de cette symbiose pour les deux partenaires, que mettent en évidence ces données.**

La **figure 2A** présente l'extrémité d'un cordon d'infection, au sein d'une nodosité de légumineuse, vue en microscopie électronique. Elle montre une étape de la mise en place des nodosités fixatrices d'azote chez ces végétaux : c'est à ce niveau que des bactéries du genre *Rhizobium* entrent dans les cellules de la nodosité et deviennent des bactéroïdes. **B**, bactéries du cordon d'infection ; **Bo**, bactéroïdes intracellulaires ; **CN**, cytosol de la cellule de la nodosité ; **Mp**, membrane plasmique bordant le cordon d'infection ; **Mpb**, membrane pér bactéroïde ; **Mu**, mucilage remplissant le cordon d'infection (cliché de J.-P. Gourret).

**Question 4 - À partir de ce document, expliquez en quelques lignes comment se fait l'entrée de la bactérie dans la cellule hôte. Appuyez votre exposé sur un schéma mettant en évidence l'origine des bactéroïdes et de la membrane pér bactéroïde.**

La **figure 2B** étudie l'effet de la présence d'azote sur la mise en place des nodosités chez une luzerne, *Medicago sativa*. On étudie, huit jours après la mise en contact des rhizobiums avec les plantes, le nombre de nodosités formées et le nombre de poils absorbants courbés par plante. On rappelle que la courbure du poil absorbant est une des réponses de la plante à la présence de bactéries, et qu'elle accompagne souvent la formation du cordon d'infection (d'après Munns, 1968).

**Question 5 – Analysez la figure 2B et proposez une conclusion. Indiquez l'intérêt biologique des réponses différentes de la plante selon la disponibilité en azote du milieu.**

La **figure 3A** présente une portion de cellule animale. La **figure 3B** est un arbre phylogénétique non raciné comprenant les trois domaines du vivant : il a été réalisé à l'aide d'un gène de la petite sous-unité ribosomique (la barre indique l'échelle des branches – 0,1 substitution par site). Les positions des trois génomes (nucléaire, mitochondrial et chloroplastique) contenus dans le maïs (*Zea mays*) y sont indiquées ; on rappelle que le genre *Synechococcus* appartient aux Cyanobactéries (d'après Lang et coll., 2000). Enfin, on donne dans le tableau 4, des indications sur la composition des trois membranes annotées sur la figure 3A.

**Tableau 4.** Comparaison de membranes eucaryotiques et procaryotiques (eubactériennes) quant à la présence de quelques composants lipidiques et du cytochrome *aa3* (intervenant dans les transferts d'électrons liés à la respiration). Les proportions indiquées sont exprimées en pourcentage des phospholipides totaux dans les membranes concernées (d'après Margulis, 1993).

	Membrane 1 reticulum rugueux	Membrane 2 mb. mitochon- driale externe	Membrane 3 mb. mitochon- driale interne	Membranes eubactériennes ( <i>E. coli</i> par ex.)
Cholestérol	6 à 10 %	5 %	traces	0 %
Cardiolipides	0 %	3,5 %	18 %	5 %
Phosphatidyl-inositol	6,5 %	13,5 %	6 %	0 %
Sphingomyéline	3 à 12 %	5 %	2,5 %	0 %
Phosphatidyl-glycérol	0 %	2,5 %	2 %	15 %
Cytochrome <i>aa3</i>	absent	< 0,02 $\mu\text{mol.g}^{-1}$	0,24 $\mu\text{mol.g}^{-1}$	abondant

**Question 6 - Formulez une hypothèse sur l'origine des mitochondries à partir de l'analyse de la figure 3A et du tableau 4.**

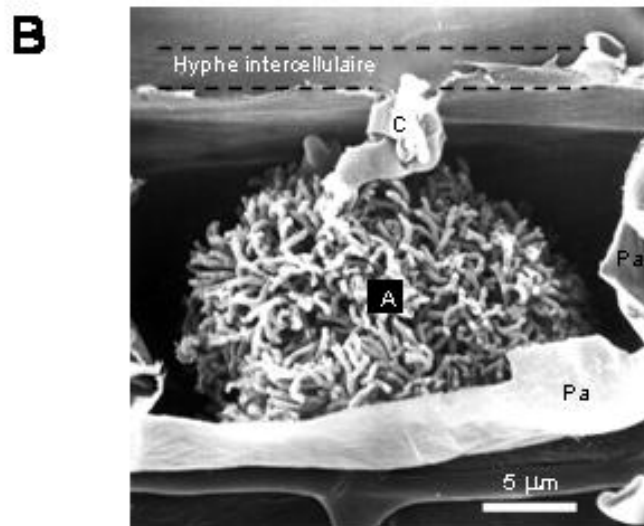
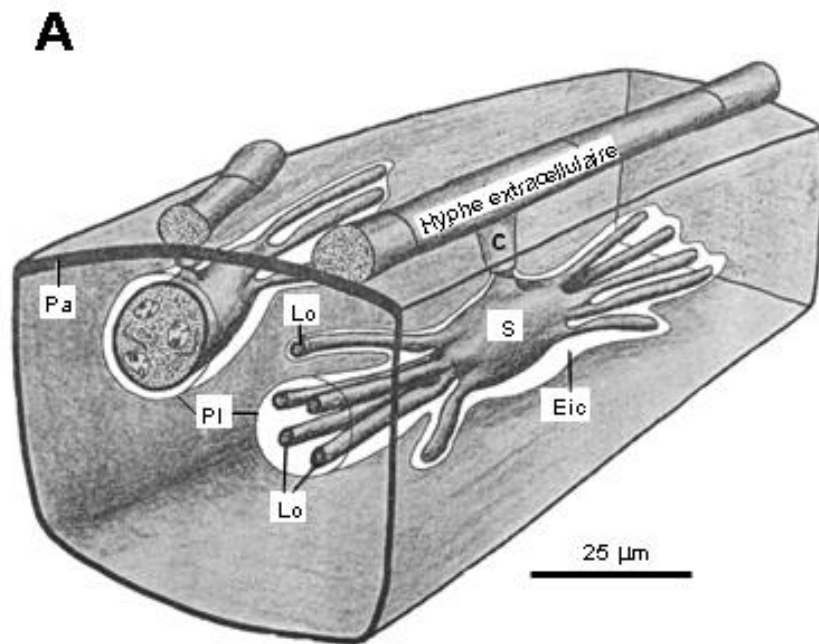
**Question 7 - Expliquez en quoi la position, sur la figure 3B, des trois génomes contenus dans le maïs apporte un argument supplémentaire en faveur de cette hypothèse.**

## II – Question de synthèse (10 points)

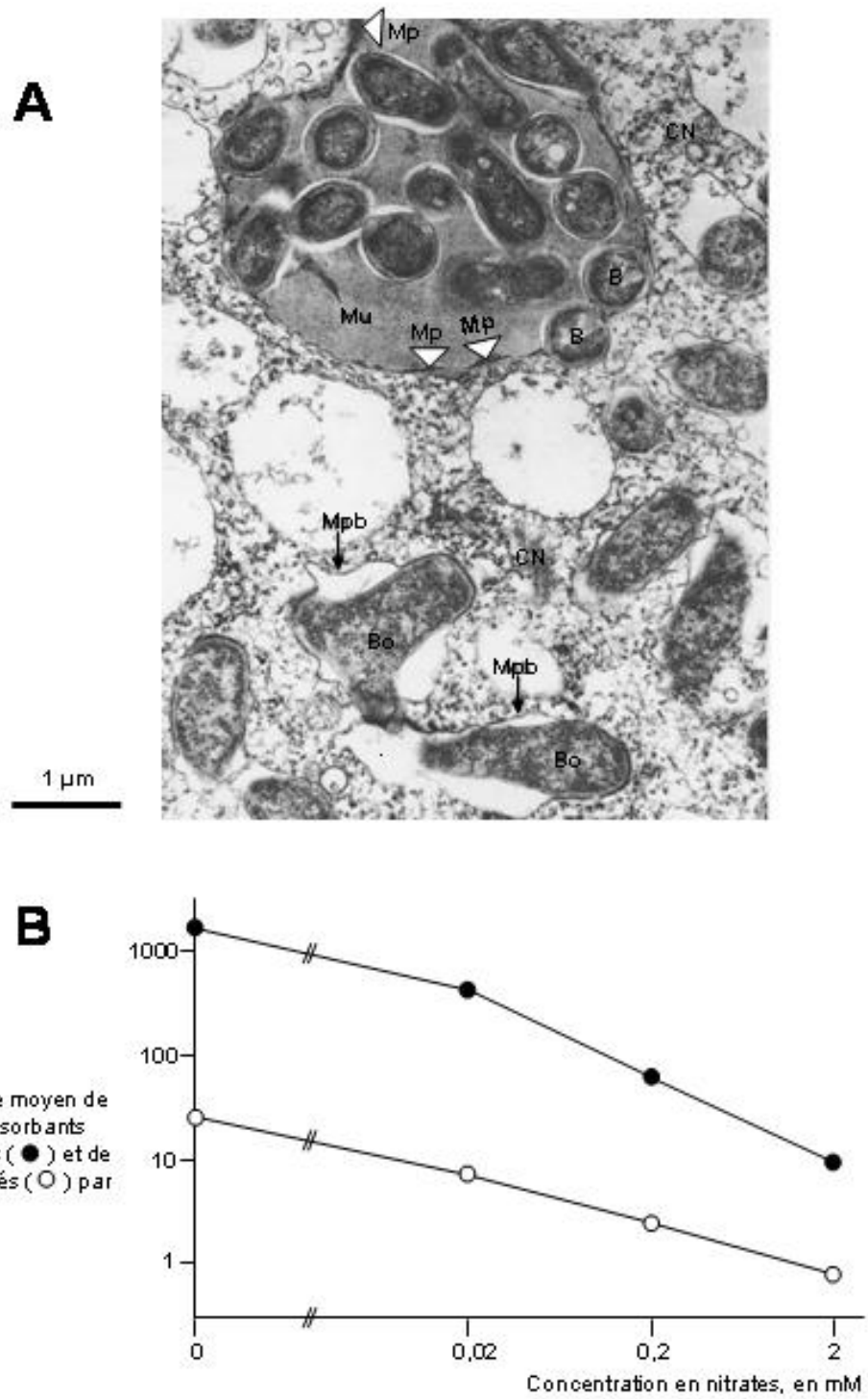
**Les rôles écologiques et évolutifs de la symbiose. Montrez en quoi et comment, au-delà de l'importance dans la physiologie des partenaires impliqués, la symbiose joue un rôle dans le fonctionnement des écosystèmes ainsi que dans l'évolution des organismes et de la biosphère.**

Les mécanismes physiologiques mis en jeu chez les partenaires impliqués ne doivent être abordés ni en détail, ni pour eux-mêmes, puisque cet aspect a déjà été développé dans la première partie. Il vous est demandé de construire une réponse argumentée et structurée par un plan apparent et doté d'une introduction et d'une conclusion. Il est indispensable d'intégrer à votre texte des illustrations, et un choix d'exemples issus des domaines animal, végétal et microbien. Utilisez vos connaissances personnelles, ainsi que des données issues de la partie précédente si vous le souhaitez.

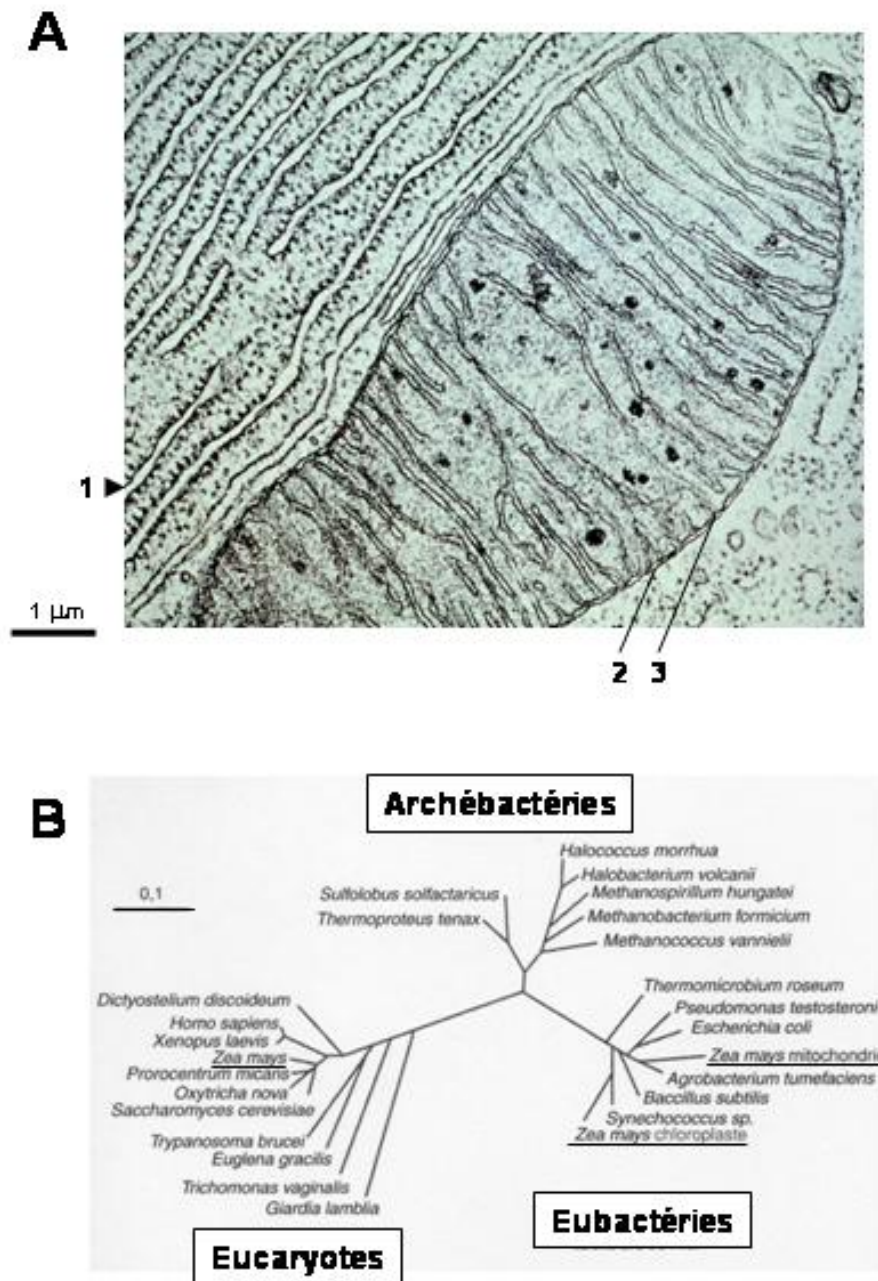
**Figure 1**



**Figure :**



**Figure 3**



## RAPPORT SUR L'ÉPREUVE ÉCRITE DE BIOLOGIE

L'épreuve de biologie comprenait cette année deux parties, une analyse de documents et une rédaction de synthèse.

### I – Analyse de documents

Elle concernait la moitié des points, et portait sur des documents d'un type classique, que tous les candidats ont abordés.

Fréquemment, les candidats ont **manqué de concision** : est-il prudent de répondre à la question 1 du I en quatre à cinq pages, comme ce fut souvent le cas, alors que cette partie comportait sept questions ? Certains ont inutilement rédigé une introduction et des transitions entre questions qui n'étaient pas demandées (donc, pas notées). Il fallait **suivre simplement les questions** en indiquant clairement la numérotation (on ne doit pas fusionner les questions entre elles !). D'autre part, il est **inutile de perdre du temps à dissenter hors-sujet**, comme à expliquer les techniques de microscopie (à propos de la figure 1) ou à détailler la question 4, qui demandait en "quelques lignes... l'entrée dans la cellule-hôte" (les facteurs nod et les étapes précédant l'internalisation elle-même étaient hors-sujet). Il faut **lire attentivement les questions** pour y répondre pleinement : trop souvent la réponse à la question 1 manquait (sur la distinction du type d'interaction en fonction de la structure observée) et, à la question 4, le schéma expliquant l'origine de la membrane péribactéroïde était omis. On ne peut qu'insister sur l'utilité d'une première lecture rapide de l'ensemble des questions pour répartir les réponses (et éviter par exemple de faire un schéma récapitulatif à la question 2, alors qu'il est explicitement demandé à la question 3). En revanche, des **initiatives comme des schémas explicatifs, ou des liens entre questions** (comparaison de la membrane des mitochondries à celle entourant les bactéroïdes dans les nodosités ; lien entre l'utilisation de l'azote des cnidaires au tableau 2 par les xanthelles et leur production d'acides aminés...) ont tiré vers le haut les notes de certaines copies (le barème comportait des points pour de telles originalités).

Sur la méthode, analyser des résultats expérimentaux (tableaux 1 à 3, par exemple) ne consiste pas à retranscrire en phrases les résultats, ni à **redire (ou paraphraser longuement) l'énoncé**, redessiner ou coller un document sans le légendier ou le compléter, ni à calculer tous les taux de variations possibles entre traitements. Beaucoup de candidats ne concluent pas. Il faut **dégager synthétiquement les informations** apportées. Puis, dans un second temps, on peut **formuler éventuellement des hypothèses explicatives**. Concision et rigueur étaient notées sur 5% du total des points. Une question fondamentale doit rester à l'esprit du candidat : quel(s) problème(s) cherche-t-on à étudier ? Il ne faut pas omettre non plus **l'importance biologique** du phénomène observé. Trop souvent les candidats ignorent cet aspect : on ne peut constater (tableau 1) l'augmentation de la quantité de C organique relâché sans mentionner son rôle pour l'hôte ; on ne peut constater les variations de la quantité de nodosité sans les relier au manque d'azote dans le milieu (ou, à l'inverse, à l'excès d'azote disponible, question 5). La question du **déterminisme** est aussi souvent omise : les variations d'exsudation ou de nodulation sont seulement constatées (voire, débouchent sur des propositions étonnantes comme "la plante évitera ainsi d'être intoxiquée par un excès d'azote"), sans déboucher sur des hypothèses quant à la régulation.



Par ailleurs, des points du barème étaient réservés à la **présentation formelle des copies**, qui a été souvent, mais pas toujours, soignée. L'orthographe est souvent déplorable ; des fautes et des variations de l'orthographe au sein de la copie sur des termes figurant dans l'énoncé (comme rhizobium ou mycorhize – huit fautes sur ce seul mot dans une copie !) sont inacceptables : on attend au moins du candidat qu'il ne déforme pas les données auxquelles il a accès !

Une correction, question par question, et des commentaires spécifiques font l'objet de l'**annexe I**.

## II – Question de synthèse

La seconde moitié des points était attribuée à la question de synthèse, exercice plus inhabituel mais très encadré par l'énoncé et qui s'est avéré très discriminant. Environ 12% des copies n'ont pas abordé cet exercice, et beaucoup de candidats l'ont parfois réduit à un bref texte d'une page, sans tenir compte du nombre de points attribué à cette partie.

Sur le fond, les copies ont révélé une maîtrise de **l'écologie souvent limitée à une description formelle** et générale des réseaux et pyramides trophiques (alors qu'elle ne sont pas le cœur de ce sujet). La dynamique de la végétation (dont les végétaux pionniers), l'adaptation à la vie en milieu difficile, le rôle des symbioses dans les chaînes trophiques et les flux de matière ne sont pas souvent abordés. Quant aux aspects évolutifs, si **les faits sont parfois connus** (sortie des eaux des plantes potentialisée par les mycorhizes, origines endosymbiotiques de certains organites...), les exemples sont assez pauvres, et **ne dégagent pas de notions générales d'évolution** : évolution complexifiante (= création de nouvelles structures et de nouvelles fonctions par la symbiose), co-évolution et co-spéciation, transferts génétiques (dans les endosymbioses), limites floues, variables au cours du temps (ou avec les conditions écologiques !) entre symbiose et parasitisme.

Plus grave, la pensée écologique et évolutive des candidats est empreinte de **mauvais finalisme et d'optimisation**, qui laissent penser que la pensée de Bernadin de Saint-Pierre a plus survécu que celle de Darwin. On lit souvent des formules comme « la Nature a créé un ensemble de règles à suivre », « le but de la symbiose », « le sucoir a pour but » : sans doute issues de maladresses, ces formulations finalistes laissent entendre que les processus et structures étudiés ont une volonté, ou remplissent un projet – ce qui pourra être grave devant des élèves. Plus grave, la vision des écosystèmes et de l'évolution est souvent "panglossienne", c'est-à-dire suggérant que tout est pour le mieux dans le meilleur des mondes. On parle de « fonctionnement harmonieux des écosystèmes (permis par la symbiose) », d'associations qui sont « bonnes pour l'écosystème » ou « permettent un métabolisme optimum », etc. Les symbioses ne sont pas le résultat d'une évolution qui améliore les écosystèmes, pas plus que les associations parasitaires. Certes, si on les supprime dans un écosystème, celui-ci peut fonctionner différemment, voire ne plus fonctionner du tout. Présentes depuis longtemps, les symbioses sont intégrées dans son fonctionnement, qui a co-évolué avec elles : mais d'autres modes de fonctionnement seraient sélectionnés sans elles. D'ailleurs, la disparition d'une symbiose améliore au moins la survie des compétiteurs de ses deux partenaires, du point de vue desquels elle n'est pas "optimale" ! De plus, l'évolution est encore **trop souvent vue comme seulement complexifiante**, créant continûment et irréversiblement de la complexité : aucune copie n'aborde la perte de la symbiose dans l'évolution (comme la perte des associations mycorhiziennes chez certaines plantes ou la perte des mitochondries chez certains

Eucaryotes)<sup>1</sup>. Enfin, **la vision des écosystèmes comme des équilibres** nie leur capacité à évoluer ou à échanger de la matière avec d'autres écosystèmes voisins.

Bien que la forme ait souvent été correcte, **les dessins sont très rares** et ne donnent pratiquement jamais entière satisfaction : absence de soin, absence d'échelle, lien au sujet discutable (le dessin détaillé du cycle de l'azote, surtout si les étapes symbiotiques ne ressortent pas, est en dehors du sujet). Autre défaut grave, beaucoup de copies **ne présentent aucune démarche nette**. L'introduction est souvent une conclusion, qui ne pose aucune définition (écosystèmes, évolution - c'est pourtant une première fonction possible), ni aucun problème (deuxième fonction)... L'articulation de **la progression est souvent basée sur la juxtaposition** (« passons maintenant à... »), ou sur des transitions résumant de façon anticipée la suite : les transitions menant naturellement d'un problème à l'autre restent rares. Le plan reprenait trop souvent celui suggéré dans l'énoncé, sans construire de sous-parties. La conclusion sert souvent à entasser ce qui n'a pas été dit par ailleurs et, sous prétexte d'ouvrir le débat, débouche parfois sur des sujet « branchés » mais non pertinents ici (OGM, pollution par les nitrates...). L'ensemble forme + progression était noté sur 9% de la note totale ; les défauts d'orthographe (dont les abréviations), de syntaxe et de vocabulaire étaient notés sur 9% de la note aussi.

Connaissances biologiques et exemples sont parfois limités, mais pas d'une façon qui empêchait de traiter le sujet : la plupart des notions pouvait être abordée à partir d'un petit nombre d'exemples, comme lichens + endosymbioses. Le jury a d'ailleurs noté séparément la diversité des exemples et leur pertinence (utilisation comme illustration, ou, mieux mais trop rare, comme mise en évidence). Paradoxalement, **les candidats manquent moins d'exemples biologiques que de la démarche permettant de les utiliser pour démontrer, ou établir des notions pertinentes** (comme celles indiquées plus haut). La ré-utilisation des données de la partie I, non exigée, a trop peu été pratiquée : question I mettant sur la voie de la différence symbiose / parasitisme ; figure 2A et tableau 1 mettant en évidence le coût de l'association et, de là, la possibilité de sélectionner des tricheurs ne payant plus ce coût ; tableau 4 (composition des membranes mitochondriales) et notion de chimère issue de la symbiose. Trop souvent, les candidats s'affranchissaient, explicitement ou par leurs choix d'exemples, de la définition retenue dans l'énoncé (coexistence d'espèces différentes).

Sur **le fond**, le jury a noté les rubriques suivantes (mais toute autre idée des candidats était valorisée) :

- tous les groupes vivants forment des symbioses  $\pm$  intégrées ;
- les symbioses permettent l'exploitation des ressources ;
- elles ont un rôle dans certains flux de matière ;
- elles permettent la vie en conditions hostiles ;
- elles assurent une protection contre les parasites (et peuvent donc modifier des chaînes trophiques) ;
- elles peuvent modifier le résultat d'une interaction comme la compétition ;
- elles contribuent aux successions écologiques et ont notamment un rôle pionnier ;
- elles constituent de nouvelles structures, de nouveaux métabolismes...
- ... avec éventuellement de nouvelles capacités écologiques (ex. mycorhizes et conquête du milieu terrestre).

---

<sup>1</sup> Sur ce problème, et en lien avec le nouveau programme, les candidats sont invités à lire des ouvrages comme :  
Gouyon P.H. & Arnould J. Les avatars du gène. Belin, 1997.  
Gould, S.J. L'éventail du vivant. Traduction au Seuil, 1997.

- des endosymbioses peuvent être reconnues chez les eucaryotes : arguments, exemples d'endosymbioses primaire et secondaire, transferts génétiques vers le noyau ;
- on constate des phénomènes de coévolution (notion d'interaction durable, modalité de transmission intergénérationnelle), de cospéciation ;
- les limites entre symbiose et parasitisme sont versatiles (notion de tricherie) dans l'évolution ;
- des liens peuvent être cités avec des pratiques de gestion des milieux naturels ou anthropisés.

Le jury a souhaité joindre, pour l'information des candidats, un document de travail qui a constitué une base de réflexion et d'information avant la mise en place d'un barème de l'épreuve (**annexe II**). Ces notes détaillées ne constituent pas une correction ; les grandes lignes de celle-ci sont données par les éléments de barème indiqués ci-dessus. Quelques erreurs récurrentes font l'objet de l'annexe III.

## REMARQUES FINALES

Les copies témoignent globalement d'un effort réel des candidats. Elles souffrent cependant souvent, comme d'habitude, de défauts élémentaires et prévisibles, que les candidats devraient donc anticiper : absence de progression, qui ouvre la porte aux hors-sujets, insuffisance d'illustration, orthographe indigente.

Il apparaît néanmoins que les candidats connaissent, ou ont entrevu beaucoup de modèles biologiques. Il est donc attristant qu'ils ne puissent y puiser matière à concepts : les données semblent occuper entièrement le champ qui devrait être dévolu à la réflexion sur le monde vivant. La biodiversité nuit à l'analyse. Le nouveau programme de ce concours, qui entre en vigueur dès l'an prochain (B.O. spécial n°5, 19 mai 2005), allégé et recentré autour d'un nombre limité d'exemples et de notions, permettra peut-être de laisser plus de temps aux candidats pour développer leurs capacités d'analyse au cours de l'année.

L'épreuve de cette année a aussi révélé les limites des candidats dans deux matières intégratives essentielles, situées toutes deux à l'interface avec la géologie et donc, au cœur des sciences de la vie et de la Terre : l'écologie et l'évolution. Elles sont très présentes dans le nouveau programme. Les candidats ne semblent que faiblement armés pour les traiter. On doit espérer que cette situation changera.

## ANNEXE I – CORRECTION COMMENTEE DE LA PARTIE I

### Question 1

Ces structures, toutes deux réalisées par des champignons (hétérotrophes au carbone) interagissant avec des plantes (autotrophes au carbone), sont formées de ramifications très fines (de l'ordre du micromètre). Elles réalisent donc une grande surface entre les deux organismes. Par ailleurs, elles sont très proches du partenaire (cellule de la plante) avec lequel se font des échanges, puisqu'elles sont situées en-dedans de la paroi pectocellulosique de la cellule-hôte (structure intracellulaire). Il est difficile de comparer les distances entre la paroi du champignon et la membrane plasmique de la cellule-hôte (environ 1 à 2  $\mu\text{m}$  dans le cas du suçoir, mais membranes disparues à la fixation sur l'arbuscule), mais on peut présumer qu'elles sont minces dans les deux cas. Grande surface de contact et proximité entre les compartiments mis en contact signent une structure d'échange (on peut évoquer la loi de Fick pour étayer cela). Ces échanges peuvent être passifs (selon le gradient, au travers des membranes ou facilités par des transporteurs), voire actifs (utilisation du gradient protonique transmembranaire du champignon), comme le suggère l'abondance de mitochondries dans le corps de l'un des suçoirs sur la figure 1A.

Mais rien ne permet de prédire le sens des échanges, qui d'après l'énoncé sont unidirectionnels dans le cas du champignon parasite (prélèvement de carbone et de sels minéraux), mais bidirectionnels dans le cas des mycorhizes (du carbone contre des sels minéraux). La structure ne révèle que l'existence d'échanges, mais non leur sens, ni l'avantage qu'en tirent les partenaires. On peut juste noter (quoique rien ne le prouve dans le cas 1B !) que la cellule-hôte vit, car elle garde sa membrane plasmique : c'est une association biotrophe dans les deux cas. Les différences de nom (suçoir/arbuscule) sont connotées par notre connaissance de la relation physiologique (suçoir paraît en effet bien unidirectionnel !).

*Remarques* : trop de candidats ont essayé de relier systématiquement les différences observables à des différences entre parasites et symbiotes ; beaucoup ont omis de répondre à ce point de la question en se bornant à de longues descriptions, et en refaisant les schémas.

### Question 2

Le **tableau 1** montre, en comparant la première ligne (qui sert de témoin, les unités choisies ne permettant pas de commenter les valeurs dans l'absolu) à la seconde, que la présence d'un broyat de cnidaire avec xanthes augmente d'un facteur 10 la photosynthèse et double l'exsudation carbonée des xanthes libres. Noter que la quantité relarguée est donc plus forte en présence de ce broyat. Noter qu'étant acellulaire, le broyat n'a sans doute plus d'activité métabolique complexe.

Deux interprétations :

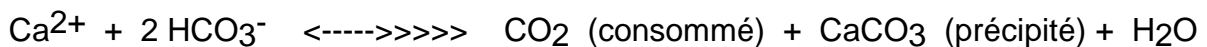
1) le sens biologique est évident, car ceci profite au cnidaire, vue la nature des composés rejetés (mais la différence entre les deux facteurs laisse penser que la xanthelle profite aussi de l'augmentation de la photosynthèse : le carbone réduit par l'augmentation de la photosynthèse n'est pas entièrement rejeté) ;

2) on peut supposer qu'un signal inducteur allant du cnidaire vers la xanthelle induit ces augmentations. Dans le cas de l'augmentation de la photosynthèse, un simple effet trophique peut être proposé : apport de nutriments issus de l'hôte, par exemple sels minéraux (mais pas de CO<sub>2</sub> puisqu'il n'y a plus de respiration dans le broyat).

La ligne 3 du tableau 1 montre par rapport à la ligne 1 (témoin) qu'un cnidaire sans xanthelle augmente la photosynthèse d'un facteur 3, mais pas le relargage. Par rapport à la ligne 2, photosynthèse et relargage sont plus faibles. Un signal du cnidaire induit donc une augmentation partielle de la photosynthèse mais non du relargage. En revanche, les similitudes entre les lignes 2 et 4 montrent qu'un cnidaire re-colonisé par des xanthes redevient capable de stimuler photosynthèse et relargage. La production d'un signal inducteur du relargage est donc elle-même induite par la présence de xanthelle. Le signal augmentant la photosynthèse n'est quant à lui que partiellement inductible. (Noter que la fraction de l'augmentation de la photosynthèse non-inductible à la ligne 3 peut être soit un signal constitutif, soit un simple effet trophique).

Le **tableau 2** montre que les cnidaires sans xanthelle perdent de l'azote, tandis que les cnidaires avec xanthes n'en perdent pas. Ces pertes peuvent s'expliquer comme une excrétion azotée. La présence des xanthes annule les pertes d'ammonium. On peut proposer que cet azote soit récupéré comme source d'azote par l'algue. Ceci fait écho aux hypothèses trophiques invoquées pour l'augmentation de la photosynthèse au tableau 1 et explique la source de l'azote rejeté par l'algue sous forme d'acides aminés dans ses exsudats. On note donc un échange trophique réciproque : la xanthelle fournit des composés carbonés et reçoit de l'azote. (Une interprétation alternative, mais moins plausible, est que l'alimentation des cnidaires est modifiée en l'absence de xanthes, de telle sorte qu'une excrétion azotée, inexistante en symbiose, apparaît alors).

Le **tableau 3** montre une moindre calcification à l'ombre et en l'absence de xanthelle. De plus la lumière ne joue un rôle qu'en présence de xanthes. On peut imaginer que, mieux alimenté grâce aux xanthes, ce qui se produit surtout si l'algue photosynthétise (lumière), le cnidaire a plus d'énergie à consacrer à la calcification : l'énoncé indique les produits libérés par les xanthes, susceptibles de nourrir l'hôte. Mais les xanthes à la lumière interviennent également en consommant du CO<sub>2</sub> lors de la photosynthèse, ce qui joue sur l'équilibre de dissolution des carbonates et entraîne un dépôt de calcaire formant l'exosquelette du cnidaire :



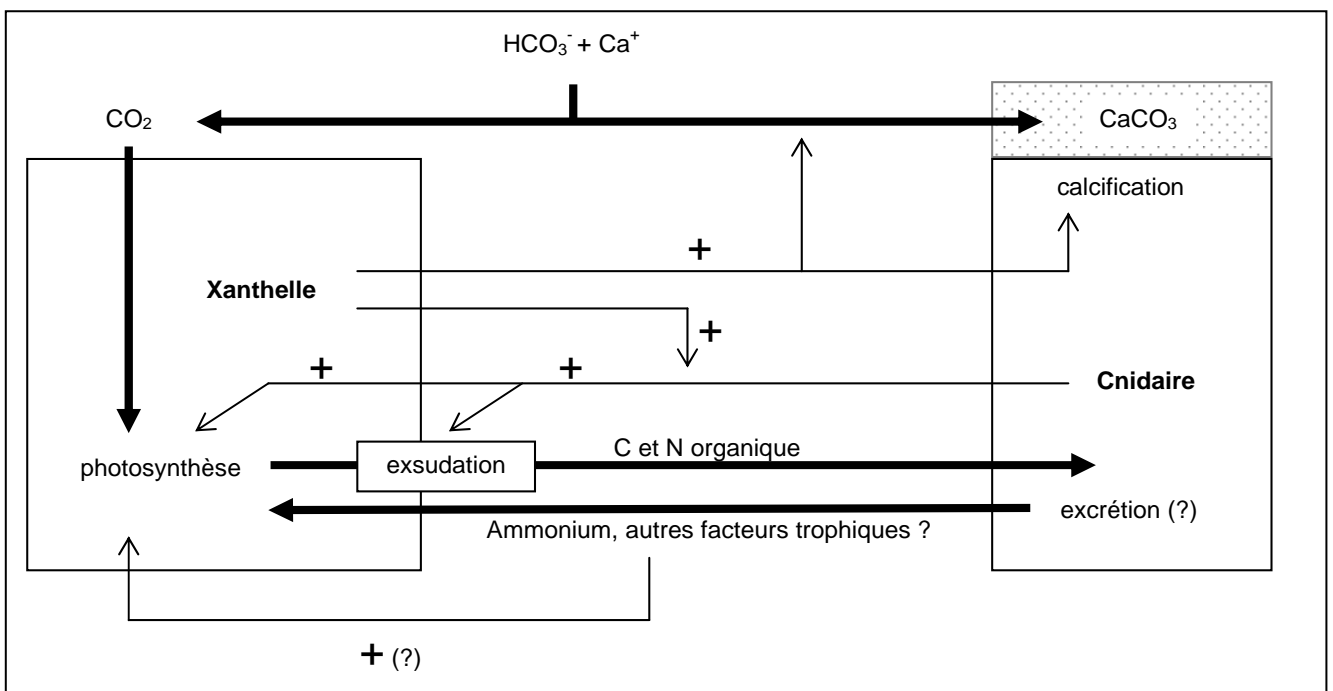
Les candidats pourraient justement déplorer l'absence d'écart-types, empêchant de discerner les différences significatives. Ils pourront conclure sur le fait qu'on observe ici des modifications physiologiques réciproques liées à la symbiose.

*Remarques* : trop de candidats n'ont pas analysé la source des variations du tableau 1 (inductions rarement évoquées) ; d'autres les ont interprétées comme résultant du métabolisme des cnidaires (respiration fournissant du CO<sub>2</sub>) ou des xanthes ajoutées : mais le broyat est « acellulaire », et n'assure donc plus aucun métabolisme. Beaucoup estiment les valeurs obtenues en l'absence de broyat comme « faibles », alors que les unités arbitraires ne permettent aucune estimation absolue ! L'utilisation de l'ammonium par les xanthes n'est que rarement reliée à l'exsudation d'acides aminés ou à l'accélération de leur photosynthèse en présence de broyat de cnidaire. L'équilibre de dissolution des carbonates (essentiel en Sciences de la Vie et de la Terre) n'est pas connu de la majorité des candidats.

**Question 3**

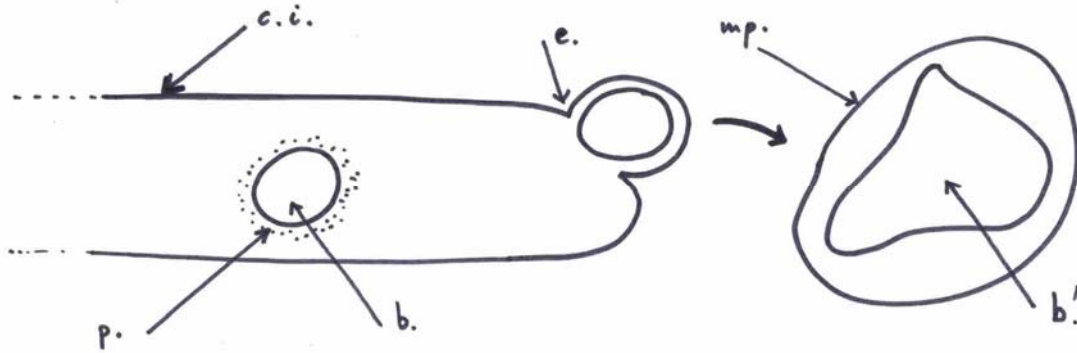
Voir le schéma ci-dessous ; il est utile de différencier flèche de modification (signaux, en traits fins) et flux de matière (en traits gras ci-dessous). En conclusion, on voit ici des échanges nutritionnels (carbone, azote), des effets de protection des partenaires (internalisation de l'algue, calcification accrue) et des modifications (ici physiologiques) des partenaires dans l'association.

*Remarques* : peu de candidats intègrent vraiment toutes les données acquises dans le schéma, qui souvent est trop petit, peu judicieux dans l'emploi des couleurs, ou mal organisé (flèche se croisant, partie utile du dessin trop petite). D'autres intègrent des détails inutiles, non issus de l'énoncé : cycle de Calvin, cycle biologique du cnidaire...). Schéma souvent réduit aux aspect trophiques : les notions de protection et de modifications physiologiques des partenaires ne sont pas souvent présentées.



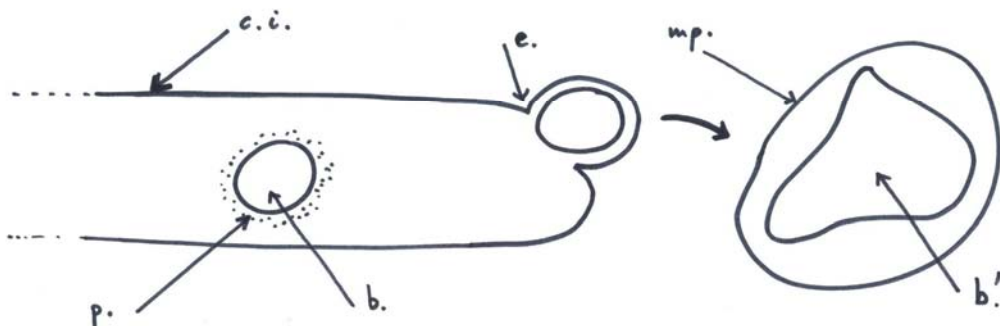
### Question 4

Les bactéries encore libres, ovoïdes et dotées d'une paroi (visible en blanchâtre), colonisent le cordon d'infection (ou peut en conclure qu'elles sont mobiles). Elles sont au contact de la membrane limitant le cordon d'infection, qui n'est autre qu'une invagination de la membrane plasmique de la cellule.



On voit une des bactéries contre la membrane qui s'invagine et fait passer dans le cordon d'infection les bactéries se localisant dans la membrane bactéroïde non visible

*Remarques:* les copies ont présenté beaucoup de réécritures de cours sur les facteurs nod, la leghémoglobine, la courbure des poils absorbants, et quelques incompréhensions (l'entrée des bactéroïdes est parfois présentée comme une exocytose, une perforation membranaire ou encore un passage dans la vacuole, la cellule est confondue avec l'ensemble de la nodosité).



### Question 5

On voit que plus le milieu est pauvre en nitrate, plus il y a de poils absorbants courbés (donc, d'initiation de la colonisation) et plus il y a de nodosités (l'intensité de cette réponse est masquée par les échelles doublement logarithmiques !). La plante compense donc la pauvreté en azote soluble du milieu en ayant recours à la symbiose, mais l'établissement de cette symbiose dépend des conditions écologiques. En présence de nitrates, on peut supposer que la réduction du nombre de nodosités provient d'une baisse de sensibilité de la plante à l'infection (et non, par exemple, d'un turn-over accru). Les coûts comparés de la réduction de  $N_2$  et de  $NO_3^-$  montrent que cette seconde source est moins coûteuse ; de plus, elle ne nécessite pas de nourrir les rhizobiums ni l'organe végétal (nodosité) qui les abrite (coût total : 30% des photosynthétats de la plante). En présence de  $NO_3^-$ , il est donc plus rentable d'utiliser cette source pour la plante. On ignore ce qui arrive, dans ces conditions, aux rhizobiums, pour lesquels cette réponse n'est peut-être pas optimale : il s'agit d'une réaction contrôlée par la plante. On remarque au passage que la coopération n'est pas favorisée en elle-même : ceci illustre « l'égoïsme » sélectif des partenaires symbiotiques (même si cela peut être suicidaire à terme, e.g. si le milieu redevient pauvre en  $NO_3^-$ ).

On notera que cette réponse postule que les nodosités formées ont des capacités fixatrices d'azote identiques (ce qui n'est pas, en fait, toujours le cas). Pour mémoire, coût de la synthèse réductrice d'un ammonium :

Source d'N	Coût ATP	Coût e-	Equivalent ATP (2e- = 3 ATP) par N
$NO_3^-$	0	8	12 eq. ATP
$N_2$ *	8	4	14 eq. ATP

\* par N et en comptant la fuite de  $H_2$

*Remarques* : L'hypothèse d'une régulation à la mise en place (lien entre courbure et initiation de l'entrée) due à la plante, ainsi que le coût de la symbiose, sont rarement abordés. Dans les copies, la symbiose est seulement envisagée sous l'angle de la plante (et l'effet sur le rhizobium, ainsi que l'égoïsme sélectif, n'apparaissent que rarement – voir dans les commentaires sur la seconde partie la notion de vision panglossienne).

### Question 6

Sur la figure 3A, la mitochondrie est limitée par deux membranes continues, à l'opposé de l'unique membrane du réticulum, ce qui évoque les deux membranes entourant les bactéroïdes de la figure 2A. On peut aussi noter que la taille de la mitochondrie est de l'ordre de grandeur de celle d'une bactérie. Sur le tableau 4, les deux membranes mitochondriales ont une composition différente. La membrane interne (mb. 3) ressemble à celle des procaryotes par la présence de cardiolipides, de phosphatidyl-glycérol et de cytochrome aa3 et l'absence de cholestérol, un composé caractéristique des eucaryotes. La membrane externe (mb. 2) est en revanche riche en cholestérol, plus riche en phosphatidyl-inositol que la mb. 3, et se rapproche de la membrane du réticulum, qui est elle évidemment d'origine eucaryote.

On peut donc proposer que la membrane interne soit d'origine procaryote (par comparaison avec la membrane eubactérienne et par opposition à celle du réticulum), avec des ajouts eucaryotes ultérieurs. On peut aussi proposer une origine mixte de la membrane



mitochondriale externe et la discuter comme suit : (1) soit c'est une membrane eucaryote (avec stéroïdes, donc), de type membrane de séquestration issue de l'endocytose, contaminée, au cours de l'évolution, par des lipides procaryotes voisins, (2) soit c'est une membrane procaryote contaminée, au cours de l'évolution, par des lipides eucaryotes. A l'appui du second scénario, on se rappellera (non demandé au candidat) que certains procaryotes, dont ceux proches des mitochondries, sont Gram- et ont donc une membrane externe, qui n'existe plus chez les mitochondries. On peut donc enfin proposer que les mitochondries soient issues d'un procaryote ayant subi une endocytose, ce qu'on peut récapituler dans un schéma explicatif.

*Remarques* : la réponse à cette question est parfois fusionnée à la septième, ce qui casse toute la démarche hypothèse / validation. Le lien entre les figures 2A et 3A (notion d'endocytose) manque trop souvent ; les stéroïdes ne sont pas vus comme des marqueurs eucaryotes. Les candidats ne discutent presque jamais la nature apparemment chimérique de la membrane mitochondriale externe. L'endosymbiose est connue de tous, mais pas redémontrée à l'aide des données.

### Question 7

Sur la phylogénie de la figure 3B, on détermine la place évolutive des différents génomes contenus dans la cellule de Maïs. Le génome nucléaire est, comme attendu, un génome eucaryote (proche de l'algue verte *Prorocentrum micans*). Le génome mitochondrial, quant à lui, se place près de bactéries comme *A. tumefaciens* (qui interagit d'ailleurs aussi avec les cellules eucaryotes), ce qui indique une origine eubactérienne. Ceci est conforme à l'hypothèse d'une origine bactérienne des mitochondries, et des membranes qui les entourent. Le génome du plaste est voisin évolutivement de la cyanobactérie *Synechococcus sp.*, or les plastes des végétaux verts sont aussi limité par deux membranes continues. Ce point est conforme à l'hypothèse d'une origine bactérienne des organites limités par deux membranes continues.

*Remarques* : quelques formulations confuses montrent que les candidats ne savent pas toujours ce qu'est un arbre phylogénétique ; l'analyse de cette question quant aux plastes est souvent hâtive. Les trois génomes n'ont pas été clairement présentés.

## ANNEXE 2 - ELEMENTS DE REFLEXION CONCERNANT LA PARTIE II

*NB – ces données brutes et parfois très techniques ne constituent pas un corrigé, mais un document de travail qui a constitué une base de réflexion et d'information avant la mise en place d'un barème de l'épreuve. Sa présentation sous forme de points numérotés n'en fait pas non plus un plan (des redondances ont été introduites pour développer complètement chaque idée dans chaque paragraphe).*

Une **introduction** peut récapituler la définition proposée (« la symbiose sera définie comme une association durable et à bénéfices mutuels entre espèces différentes ») et poser le problème des implications à d'autres échelles d'espace (écosystèmes) et de temps (évolution) que l'interaction deux à deux. Elle peut aussi partir du paradoxe que ces associations sont fréquentes, alors qu'elles ont un coût pour les partenaires (cas des xanthelles de la question 2 ou des plantes nourrissant des rhizobiums dans la question 5). On peut rappeler que la symbiose intéresse tous les organismes connus, des bactéries aux eucaryotes, des champignons aux animaux (**universalité du phénomène**).

### **1 – La symbiose crée de nouvelles entités biologiques (c'est une modalité d'innovation biologique), et leur assure un contact durable, voire une transmission commune (notion d'interaction durable).**

1.1 - La symbiose est un facteur d'innovation évolutive, car elle rapproche plus ou moins étroitement des organismes phylogénétiquement différents, tout en maintenant un équilibre dynamique dans leurs développements respectifs. L'intégration est plus ou moins poussée ; elle crée dans certains cas :

- de nouvelles structures chimériques, par exemple,
  - de nouvelles cellules (figures 2A et 3A !), cas de l'origine des cellules eucaryotes avec mitochondries, voire plaste, cas des cellules des nodosités des racines des Légumineuses),
  - de nouveaux organes (mycorhizes, mycétanges de certains insectes symbiotiques avec des champignons...),
  - de nouveaux organismes (cas du thalle lichénique) ;  
(la plupart du temps, toutefois, les partenaires restent distincts – ségrégation par une, voire deux, membrane(s) plasmique(s) !).
- de nouveaux métabolismes chimériques, par exemple, la fixation de l'azote (pour fixer l'azote, le rhizobium doit à la fois respirer beaucoup et éviter l'inactivation de la nitrogénase -dilemme insoluble sans barrière de diffusion et sans leghémoglobine, qui apporte assure le maintien d'une pO<sub>2</sub> faible), ou la synthèse des acides lichéniques (molécules aromatiques protégeant les lichens contre les forts éclaircissements et les herbivores), ou encore la méthanogenèse (par syntrophie, voire en 2.3 ce mot) ; ces métabolismes ne sont possibles que lorsque les deux partenaires sont réunis ;
- ... donc, de nouveaux traits phénotypiques et physiologiques ;
  - dans certains cas, ces traits sont inductibles par la présence du partenaire, grâce à des molécules qui peuvent être mentionnées brièvement (facteurs Nod induisant les nodosités, facteurs des cnidaires stimulant la photosynthèse et l'exsudation des xanthelles...),

- ils sont parfois acquis : la présence continue du partenaire finit par sélectionner leur présence constitutive même en l'absence du symbiote (mycétanges des insectes symbiotiques, domacies (ou domatie), les loges à arthropodes comme des fourmis ou des acariens présentées par certaines plantes...).

En recrutant des symbiotes, chaque organisme modifie donc son phénotype au-delà de ce que permet son génotype (notion de phénotype étendu au sens de Dawkins).

Parfois, ces nouveaux phénotypes créent de nouveaux milieux (innovations écologiques) : c'est le cas des cnidaires des récifs coralliens, qui, en s'acclimatant constituent la base d'un écosystème où s'abritent les 2/3 de la biodiversité marine. Un autre exemple classique d'innovation écologique est l'origine des végétaux terrestres, qui proviendraient de la symbiose entre un organisme dérivé d'une algue verte et un champignon ancêtre des Glomales formant actuellement les endomycorhizes vésiculo-arbusculaires (exploitation respective de l'atmosphère et du sol, voir 2ème point).

1.2 - Les partenaires entrent dans des interactions continues, au sein d'une génération, qui se répètent entre générations : ceci crée donc des interactions durables et des associations parfois héréditaires :

Les modalités de transmission peuvent être brièvement rappelées :

- d'une génération à la suivante (transmission verticale : reproduction asexuée des lichens par isidies et sorédies, mitochondries et plastes, cas des symbiotes du TD des mammifères transmis lors des contacts oraux (ou fécaux) mère / petit),
- par infection à partir du milieu (transmission horizontale : mycorhizes, nodosités...),
- par transmission pseudo-verticale, qui résulte de la proximité des descendants et des parents : acquisition horizontale, mais qui recrute les partenaires parentaux (similitude entre flore maternelle et flore du petit des mammifères, des mycorhizes des plantules et des plantes adultes des espèces à graines peu disséminées).

La coexistence est donc longue au cours du cycle de vie, et répétée : on parle d'interaction durable.

Dans les transmissions verticales, on forme parfois de nouveaux génotypes car deux voire trois génomes sont transmis ensemble entre générations (cas des mitochondries et des plastes avec le noyau : les généticiens ont peiné à démêler l'existence de compartiments génétiques d'origine différente au sein de la cellule, à cause de cette transmission conjointe). Par ailleurs (voir 3ème point), ceci facilite les flux de gènes d'un compartiment à l'autre.

## **2 – En conséquence, écologiquement, la symbiose intervient (avec d'autres facteurs, bien sûr) à différents niveaux dans les écosystèmes :**

2.1 - Dans l'occupation de la niche écologique, la symbiose aide :

- à exploiter les ressources de la niche ;
  - aspect trophique : le cas des mycorhizes et de l'exploitation des ressources du sol est évidemment recommandé, mais il existe d'autres exemples (des

endosymbiontes d'insectes (comme les *Buchnera* des Pucerons) apportant un complément d'acides aminés, des virus des hyménoptères parasitoïdes qui leur permettent d'affaiblir leur hôte...); on sait aussi que chez les animaux l'utilisation des édifices lignino-cellulosique est souvent le fait de symbioses digestives (Termites) ou d'insectes champignonnistes (Fourmis et Termites) ;

- adaptation à des conditions hostiles (c'est-à-dire habituellement inappropriées pour un phylum donné) : cas des *Riftia* des dorsales (avec des bactéries chimiolithotrophes), des Cnidaires adaptés par le recyclage des déchets (question 3!) aux eaux tropicales oligotrophes, des Ericacées dont les partenaires mycorhiziens exploitent N et P organiques dans les sols mal minéralisés des landes, lichens aux températures extrêmes... ; en se plaçant dans l'histoire de la biosphère, la conquête des milieux émergés (évoquée au point 1.1) est de cet ordre ;

- à éviter l'exclusion par compétition avec d'autres organismes :
  - en intraspécifique, par production de toxines ou d'antibiotiques éliminant des souches sensibles (certaines bactéries de protozoaires, virus cytoplasmiques des levures *killer*...)
  - en protégeant et en nourrissant mieux le partenaire ; la symbiose assure ainsi un meilleur succès compétitif au détriment des non-symbiotiques (exemple des graminées abritant un champignon endophyte produisant des alcaloïdes toxiques, qui améliorent leur succès compétitif en les soulageant des phytophages - cultivar Kentucky 31 de *F. arundinacea*).

2.2. - Dans la structuration des communautés et de leurs liens (mais cet aspect est peu vulgarisé et sans doute difficile à traiter), la symbiose intervient dans :

- la diversité des biocénoses ; celles-ci sont souvent structurées par la diversité des partenaires (par exemple, la présence et l'abondance de certaines espèces de plantes dépendent de la diversité des mycorhiziens sous terre, et vice-versa ; on connaît aussi le rôle déterminant des symbioses nettoyantes sur la diversité des poissons des écosystèmes coralliens : l'élimination de crevettes et poissons nettoyeurs réduit fortement la diversité des espèces de poissons nettoyyés) ;
- les chaînes trophiques ; elles sont modifiées par la présence du symbiote ; la protection contre les parasites est une forme de modification des chaînes trophiques qui devrait être abordée ; par exemple, la micro-flore du tube digestif des animaux et les mycorhizes réduisent le succès des consommateurs parasites ; dans ces deux cas, trois effets se conjuguent : antibiose directe, compétition pour les ressources et stimulation (c'est-à-dire pré-munition) des défenses de l'hôte (système immunitaire / élicitation des défenses végétales) ; on peut aussi citer le cas des arthropodes protecteurs (domacies à acariens, plantes myrmécophiles) ;
- la dynamique temporelle des biocénoses, notamment les successions écologiques (apparition / disparition successives d'espèces à la mise en place de la biocénose) :
  - de façon directe, aux stades pionniers (en fait, un cas de "conditions hostiles", voir plus bas) ; les lichens (résistants à la dessiccation, aux températures extrêmes, surtout à l'état desséché, aux forts rayonnements grâce aux substances

lichéniques évoquées plus haut) sont des exemples classiques d'espèces pionnières ;

- de façon indirecte, en jouant dans les mécanismes de succession écologique ; l'arrivée d'un symbiote peut renverser la balance compétitive en faveur d'une espèce symbiotique, là où une espèce non-symbiotique (ou dépendant d'un autre symbiote) réussissait en l'absence de celui-ci ; il en résulte un remplacement (des exemples documentés pour les mycorhizes, mais souvent peu vulgarisés).

Enfin, on peut mentionner ici la conquête de milieux hostiles (point déjà évoqué plus haut, 2.1) : zonation des lichens au niveau de la zone littorale (entre éclaboussures hyper-salées et milieu sec) ; Aulnes (plantes fixatrices d'azote à *Frankia*) sur dépôts fluviatiles ou torrentiels.

2.3 - Enfin, et en conséquence, la symbiose intervient dans les flux de matière au sein des écosystèmes :

- elle permet des recyclages plus rapides, importants dans les écosystèmes oligotrophes : de nouveau, cas des mycorhizes de sols mal minéralisés (landes, écosystèmes boréaux) qui exploitent le N et le P organique pour la plante, recyclage des déchets par la xanthelle (question 3 !).
- elle permet des flux entre organismes de même position dans les chaînes trophiques : c'est le cas de plantes connectées au(x) même(s) champignon(s) mycorhizien(s) qui peuvent échanger entre elles du carbone, voire du phosphate ou de l'azote ; c'est l'une des bases de l'effet fertilisant d'une co-culture avec une légumineuse ; c'est aussi ce qui a permis l'émergence de plantes non-chlorophylliennes nourries par un champignon, comme la Néottie Nid-d'oiseau ou le Monotrope (Suce-pins) : le champignon leur fournit du carbone synthétisé par des plantes voisines.
- surtout, des symbioses ont un rôle prédominant dans certaines étapes du cycle d'éléments chimiques, dont voici deux exemples majeurs.
  - L'essentiel (50-75%) de la fixation de l'azote terrestre est rempli par des symbioses : création de milieux micro-aérobies pour protéger la nitrogénase et fort apport carboné (donc énergétique) par le partenaire non-fixateur facilitent ce métabolisme (voir 1.1).
  - De même l'essentiel du méthane (un gaz à effet de serre) est d'origine symbiotique (50 à 95%) : en milieu anaérobie riche en M.O., une syntrophie (alimentation conjointe) s'opère entre une bactérie fermentaire produisant du H<sub>2</sub> et une méthanogène (CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub> -> CH<sub>4</sub> + H<sub>2</sub>O + énergie) [le métabolisme de la seconde exige du H<sub>2</sub>, celui de la première n'est rentable énergétiquement qu'à très basse pH<sub>2</sub>].

### **3 – Evolutivement, la symbiose crée de nouveaux systèmes biologiques et de nouvelles pressions de sélection.**

3.1 – La symbiose (l'endosymbiose intracellulaire, ou endocytobiose, chez les Eucaryotes) est un phénomène de complexification qui crée de nouvelles espèces d'origine chimérique, et permet la radiation des phylums entiers.

Arguments sur l'origine endosymbiotique de certains organites :

- observation d'endosymbioses actuelles (Rhizobiums, xanthelles : questions 2 à 5 !),
- arguments morphologiques (phycobilisomes des algues rouges et des cyanobactéries, double membrane...),
- arguments biochimiques structuraux (lipides membranaires : tableau 4 !),
- arguments biochimiques fonctionnels (cycle de Krebs, cycle de Calvin et chaînes de transfert d'électrons sont homologues de métabolismes similaires des procaryotes),
- arguments génétiques (nature et expression des génomes endosymbiotiques, figure 3B).

Tous les Eucaryotes connus dériveraient d'un ancêtre qui avait des mitochondries issues de bactéries : chez les Eucaryotes sans mitochondries, il y a eu perte ; l'acquisition serait un événement unique, ancêtre des formes actuelles.

Plusieurs origines des plastes expliquent en partie la diversité des groupes d'algues et de végétaux chlorophylliens :

- endosymbiose primaire et plastes à 2 membranes : cyanobactérie dans l'ancêtre de la « Lignée Verte », qui comprend les Algues Rouges, Vertes et les Embryophytes = Archégoniates ;
- endosymbiose secondaire et plaste à 3 ou 4 membranes : algue rouge dans l'ancêtre de l'ensemble Algues Brunes + Diatomées ; algue verte dans l'ancêtre des Euglènes...
- cas d'endosymbiose tertiaire chez les Dinoflagellés (le plaste dérive d'une algue proche des brunes, fait encore peu vulgarisé).

En augmentant le temps passé ensemble par deux espèces, la symbiose favorise les échanges génétiques au cours de l'évolution. Ce sont les transferts de gènes dans le noyau de la cellule-hôte : il y a de nouvelle innovation par chimérisation, débouchant ici sur la création de nouveaux génomes. On peut distinguer les étapes suivantes : passage de fragments d'ADN de l'organite dans l'ADN « poubelle » (non codant), puis activation de l'expression du pseudo-gène obtenu par mutations.

- Exemple de gènes nucléaires issus des organites, dont le produit protéique sert encore dans l'organite après adressage : petite sous-unité de la RuBisCO chez les Embryophytes. Une séquence a été acquise, codant un peptide-signal qui sert à l'adressage de la petite sous unité vers le plaste, après sa synthèse cytosolique. (Au passage, la grande sous-unité étant codée dans le plaste, on observe une coopération plaste/noyau pour la mise en place de la RuBisCO ; un phénomène semblable dans le cas du PSII : sous-unités du centre réactionnel codées dans le plaste et sous-unités des antennes propres codées dans le noyau).
- Exemple de gènes nucléaires issu des organites, dont le produit protéique est réaffecté à d'autres activités cellulaires : gènes des cellulose-synthases pariétales ou des phytochromes, tous d'origine plastidiale ; la glycolyse ferait intervenir les produits de gènes d'origine mitochondriale.

### 3.2 – La symbiose crée des pressions de sélection sur les partenaires (notion de coévolution).

La présence continue du symbiote dans l'environnement immédiat contribue à en faire une pression de sélection. Beaucoup de traits phénotypiques présents chez les espèces symbiotiques mais pas chez leurs parents asymbiotiques (domacies, mycétanges, voir 1.1) ont été sélectionnés à cause de la présence du partenaire. Lorsque toute évolution de l'un entraîne une évolution de l'autre (chacun peut exercer des pressions de sélection sur l'autre), on parle de coévolution.

Un cas de coévolution est la co-spéciation (les arbres phylogénétiques sont alors les mêmes pour les deux partenaires) ; exemple : plastes et mitochondrie + cellule-hôte, insectes champignonnistes (de la co-spéciation le plus souvent, mais parfois des changements de partenaire fongique) ; absence de co-spéciation : champignon mycorhiziens ou lichénisés et leur hôte photosynthétique.

Comme exemple de co-évolution, on peut citer la perte de certaines fonctions redondantes avec celles de l'hôte : évolution régressive. Elle est évidente dans le cas des organites (la réduction de leur génome résulte à la fois des transferts et de pertes de gènes devenus inutiles : mobilité, paroi, réponse aux stress... On pouvait s'appuyer sur la transition Rhizobium → bactéroïde pour discuter ce point). La symbiose peut alors devenir obligatoire (cas des orchidées, des champignons des endomycorhizes vésiculo-arbusculaires).

### 3.3 – La symbiose évolue instablement à la marge avec le parasitisme (théorie de la Reine Rouge).

La symbiose repose parfois sur des dispositifs anatomiques ou morphologiques semblables au parasitisme (figure 1 !) ; dans certaines symbioses, l'un des partenaires consomme en partie l'autre (pollinisateurs du figuier et du Yucca, dont les larves mangent quelques graines ; microflore du rumen en partie digérée par le ruminant comme source de N et P, insectes champignonnistes mangeant une partie du champignon qu'ils entretiennent...).

Par ailleurs, la sélection porte sur le nombre de descendants (notion de *fitness* = valeur sélective, VS), non sur la coopération elle-même, sauf si elle améliore la VS ! On le voit lorsqu'un partenaire abandonne l'autre lorsqu'il n'en a pas besoin (figure 2B ! : au risque même de sa survie, plus tard, la plante ne coopère que si cela est nécessaire). On peut parler d'égoïsme sélectif.

A chaque instant existe le risque que l'un des partenaires (ou une troisième espèce) mute pour utiliser les échanges symbiotiques à son avantage, sans réciprocité. Un tel organisme, qui exploite une symbiose en parasite, est un tricheur. Exemple de tricherie, les mitochondries mâle-stérilisantes (stérilité mâle cytoplasmique) des plantes hermaphrodites : en réduisant la production de pollen, elles augmentent la quantité d'ovules et donc leur transmission (maternelle)... au risque de voir disparaître tous les mâles ! Comment expliquer la stabilité des symbioses face à la sélection de tricheurs ?

Les organismes peuvent choisir leur partenaire, et cesser de collaborer avec ceux qui ne payent pas de réciprocité (on parle de sanction). Ceci crée une pression continue contre-sélectionnant les tricheurs : cas des Yuccas qui font avorter les fruits

abritant des larves de *Tegeticula* trop gourmands, cas des légumineuses qui privent d'oxygène les nodosités dont les rhizobiums ne produisent pas d'ammonium...

Il en résulte qu'une symbiose peut dériver à tout moment vers le parasitisme et réciproquement. On peut rappeler l'exemple des symbioses nettoyantes : à tout moment, le nettoyeur peut en profiter pour arracher de la chair du nettoyé, tandis que le second peut gober le nettoyeur... Il faut donc continûment évoluer (même si le milieu physique ne change pas) pour s'adapter au partenaire et limiter l'apparition de tricherie. Comme le parasitisme, la symbiose relève du modèle de la Reine Rouge (ce modèle explique l'existence d'extinctions biologiques, même quand le milieu ne change pas, comme le produit des associations qui ont débouché sur l'exploitation totale et irrémédiable d'un partenaire par l'autre).

Une **conclusion** peut donc récapituler que la symbiose est un mécanisme écologique et évolutif... au même titre que d'autres interactions interspécifiques (voire, intraspécifiques). On pouvait aussi indiquer, mais en l'illustrant brièvement, en quoi l'homme tire parfois profit, empiriquement ou de façon raisonnée, des symbioses dans la gestion des milieux, notamment des agrosystèmes.



**ANNEXE 3 - QUELQUES ERREURS RECURRENTES :**

- L'accumulation de dioxygène à l'Archéen n'est pas nécessairement liée aux plastes, mais plus sûrement à des bactéries libres (comme des Cyanobactéries) effectuant la photosynthèse oxygénique.
- La pluricellularité ou d'autres liens intraspécifiques (comme la relation placentaire) sont une forme de coopération, mais n'entrent pas dans la symbiose, définie en introduction comme « une association... entre espèces différentes ».
- Il en va de même de la pollinisation où (sauf exception des yuccas et figuiers) les partenaires ne sont pas en association durable.
- Les substances lichéniques ont divers rôles, mais ne sont pas émises dans le milieu (ni toujours acides) : ce sont des acides plus habituels, comme l'acide citrique, qui permettent l'attaque du substrat minéral chez les formes pionnières.
- Les poissons-pilotes profitent de la présence d'un plus grand poisson comme protection, sans contre-partie, tandis que les oiseaux « pique-bœuf » provoquent souvent par leur action des lésions épidermiques des bovidés où prolifèrent les larves dont ils se nourrissent – ces deux derniers cas ne relèvent donc pas directement de la symbiose.
- La *fitness* peut être appelée, en français, « valeur sélective » – une expression qui est en elle-même une définition et évite des malentendus.
- Les champignons ne fixent pas l'azote atmosphérique : seules les bactéries le peuvent - sans doute les Actinomycètes, ces bactéries qui fixent parfois l'azote et qu'on ferait mieux de nommer des Actinobactéries, sont-elle à l'origine de cette erreur.
- La fixation de l'azote (fonctionnement de la nitrogénase) ne donne pas de nitrates, mais de l'ammonium qui est par la suite intégré à des acides aminés.