

Premières étapes de l'évolution vers une cellule eucaryote

PAROI CELLULAIRE

BOUCLE D'ADN

La transformation d'une cellule procaryote en une cellule eucaryote a peut-être commencé par les étapes schématisées sur ces deux pages.

MEMBRANE NUE

CIRCONVOLUTION

VÉSICULE INTRACELLULAIRE

LA PERTE DE LA PAROI CELLULAIRE a probablement été le premier événement. La cellule n'était plus délimitée que par une membrane souple où étaient fixés de nombreux ribosomes (*les points noirs*), sièges de la synthèse protéique, servant ici à l'assemblage des enzymes digestives qui sont déversées à l'extérieur.

L'APPARITION DE CIRCONVOLUTIONS dans la membrane cellulaire permet à la cellule de grossir, car les plis augmentaient la surface d'absorption des éléments nutritifs prélevés dans l'environnement (*en vert*). À ce stade, les enzymes digestives accomplissent leur travail de morcellement uniquement à l'extérieur de la cellule.

qu'une cellule hôte ancestrale aurait adoptées comme endosymbiontes (ce mot dérivé du grec signifie qui vivent ensemble, l'un dans l'autre). Émise il y a plus de 100 ans, cette hypothèse ne rencontra que peu de succès avant d'être ressuscitée, en 1967, par Lynn Margulis, alors à l'Université de Boston, qui l'a depuis défendue sans relâche contre ce qui fut d'abord une forte opposition. Aujourd'hui, sa force de persuasion n'est plus nécessaire, car on a des preuves irréfutables de l'origine bactérienne des mitochondries et des plastides.

La présence, à l'intérieur de ces organites, d'un vestige encore fonctionnel de système génétique est l'indice le plus convaincant. Ce système contient des gènes composés d'ADN, la machinerie de réplication de cet ADN, et tous les outils moléculaires nécessaires à l'élaboration de protéines à partir de modèles codés par l'ADN. Diverses propriétés caractérisent cet appareil génétique comme étant de nature procaryotique et le différencient de la machinerie génétique eucaryotique.

On présente souvent l'endosymbiose comme le résultat d'une ren-

contre aléatoire – prédation agressive, invasion pacifique, association mutuellement bénéfique ou fusion – entre deux procaryotes typiques. Toutefois, cette interprétation n'est pas satisfaisante, car les bactéries modernes ne présentent pas ces comportements. De plus, l'hypothèse d'une simple union entre deux procaryotes laisse inexplicables de nombreuses caractéristiques des cellules eucaryotes. Il existe une autre explication, beaucoup plus simple et suggérée par la nature elle-même, notamment que les endosymbiontes furent originellement ingurgités par une cellule hôte de grande taille ayant déjà acquis diverses propriétés caractéristiques des cellules eucaryotes.

De nombreuses cellules eucaryotes modernes – les leucocytes, par exemple – capturent des procaryotes. Normalement, les micro-organismes ingérés sont tués et dégradés. Parfois, ils échappent à cette destruction et se retournent contre leurs ravisseurs, lésant ou tuant ceux-ci. Exceptionnellement, ravisseur et victime survivent dans un état de tolérance réciproque, qui peut se muer en assis-

LE REPLIEMENT de la membrane vers l'intérieur lui a permis de fusionner par endroits ; les vésicules qui se sont ainsi détachées ont formé des compartiments internes isolés. Dès lors, la digestion pouvait s'effectuer à l'intérieur aussi bien qu'à l'extérieur de la cellule. L'intériorisation du fragment de membrane où était fixé l'ADN a créé un sac porteur d'ADN, précurseur du noyau cellulaire.

tance, puis en dépendance mutuelle. C'est ainsi que les mitochondries et les plastides auraient pu devenir les invités permanents des cellules hôtes.

Si cette hypothèse est exacte, elle explique plusieurs aspects de l'évolution primitive de l'hôte. Quelque ancêtre procaryote des eucaryotes a d'abord dû évoluer en phagocyte primitif (ou cellule mangeuse), capable d'engloutir de gros objets tels que des bactéries. Si cette cellule ancienne ressemblait quelque peu aux phago-

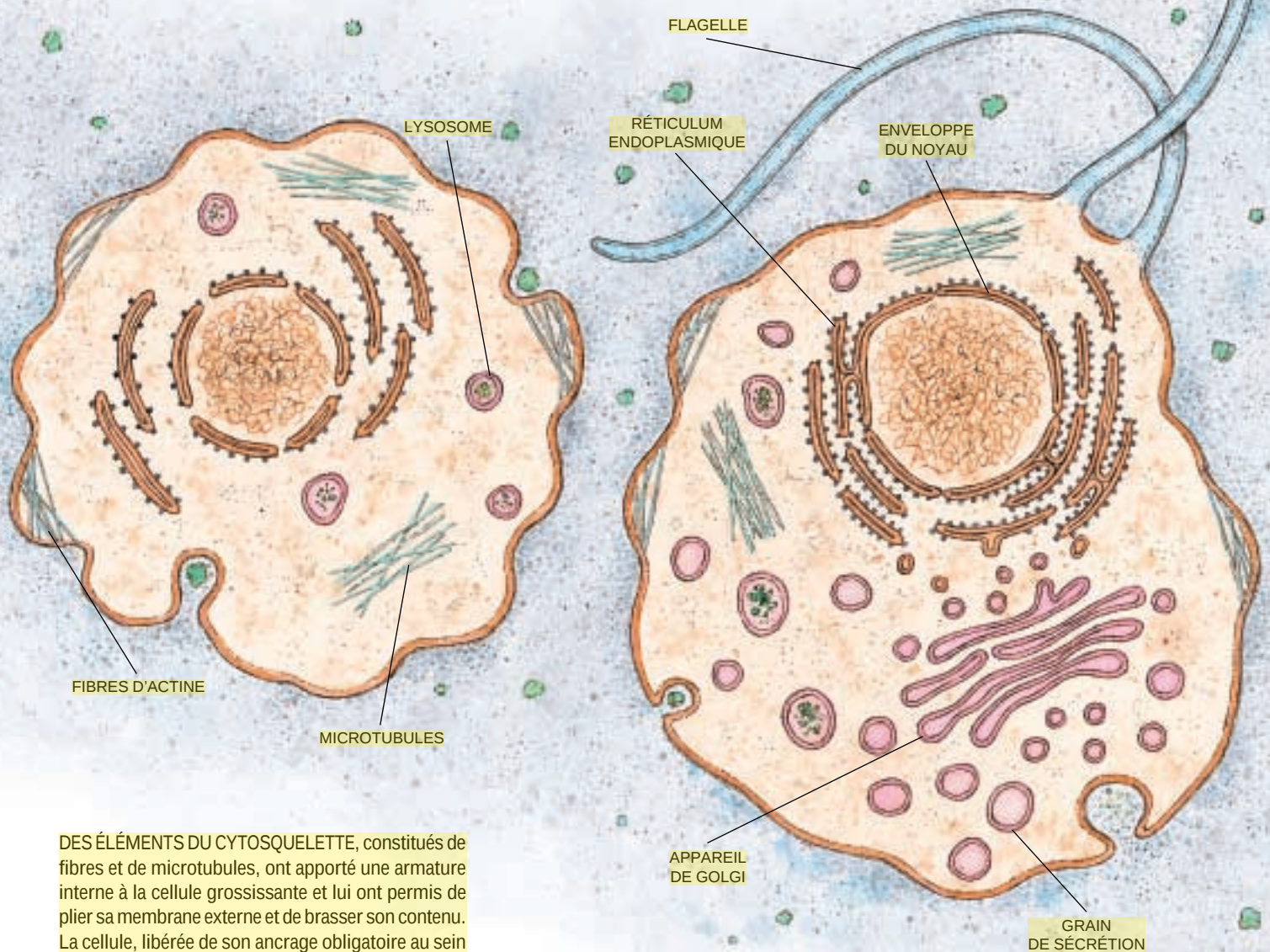
cytes modernes, elle devait être beaucoup plus grande que ses proies et entourée d'une membrane externe suffisamment souple pour envelopper des objets extracellulaires volumineux. Ce phagocyte primitif était vraisemblablement doté d'un réseau interne de compartiments reliés à la membrane externe et spécialisés dans le traitement des matériaux ingérés. Un squelette interne lui assurait sans doute un soutien structural et il possédait probablement une machinerie moléculaire lui permettant de replier sa membrane externe et de brasser ses

constituants internes. L'apparition de telles structures cellulaires constitue l'essentiel de la transition procaryote-eucaryote.

Dès lors, le principal problème qui se pose est d'expliquer d'une manière plausible l'élaboration progressive de ces caractéristiques par le jeu de la sélection naturelle : chaque petite modification a dû améliorer les chances de survie et de reproduction de la cellule, lui conférant ainsi un avantage sélectif, de telle sorte que le trait modifié se répandait de plus en plus largement dans la population.

Genèse d'une cellule mangeuse

Quelles sont les forces qui auraient pu pousser un procaryote primitif à évoluer vers une cellule eucaryote moderne? Pour répondre à cette question, je suppose tout d'abord que la cellule ancestrale se nourrissait de débris et de résidus provenant d'autres organismes, comportement que les biologistes qualifient d'hétérotrophe ; elle vivait donc dans un environnement qui lui procurait sa nourriture. Selon une hypothèse



DES ÉLÉMENTS DU CYTOSQUELETTE, constitués de fibres et de microtubules, ont apporté une armature interne à la cellule grossissante et lui ont permis de plier sa membrane externe et de brasser son contenu. La cellule, libérée de son ancrage obligatoire au sein d'une source de nourriture, devint capable de happer, d'ingérer et de digérer de grandes particules. Elle finit par capturer tous ses aliments de cette façon, utilisant pour les digérer des enzymes déversées dans des sacs intracellulaires par un réseau de plus en plus étendu de compartiments internes. Certains de ces compartiments s'aplatirent et enveloppèrent l'amas croissant d'ADN.

UN PHAGOCYTE PRIMITIF, une «cellule mangeuse», finit par se développer de cette succession d'étapes évolutives. Pour se propulser, cette cellule utilisait des flagelles, des prolongements ressemblant à des fouets. Le phagocyte acquit également un vrai noyau (quand les compartiments qui entouraient l'ADN fusionnèrent), ainsi qu'un ensemble de structures cellulaires, de plus en plus élaborées, issues de fragments intériorisés de la membrane cellulaire.

séduisante, elle vivait dans le genre de colonies procaryotes dont la fossilisation a donné naissance à des roches stratifiées appelées stromatolithes. De telles colonies vivantes existent encore aujourd'hui : ce sont des couches d'organismes hétérotrophes surmontées par des organismes photosynthétiques qui se multiplient grâce à la lumière et fournissent leur nourriture aux couches inférieures. Les fossiles indiquent que de telles colonies existaient déjà il y a plus de 3,5 milliards d'années.

Ma deuxième hypothèse, corollaire de la précédente, stipule que l'organisme primitif digérait ses aliments. Je suppose qu'il le faisait, comme la plupart des procaryotes hétérotrophes modernes, à l'aide d'enzymes sécré-

tées qui dégradent les aliments à l'extérieur de la cellule : la digestion précédait l'ingestion.

Enfin, troisième hypothèse, cet organisme aurait perdu la capacité de fabriquer une paroi cellulaire, enveloppe rigide qui entoure presque tous les procaryotes, en maintenant la structure et en assurant la protection. Nonobstant leur fragilité, des formes dénudées de ce genre existent naturellement aujourd'hui, parfois même dans des environnements défavorables. Dans le cas présent, la colonie de stromatolithes aurait offert un excellent abri à l'organisme ancestral.

Ces trois hypothèses admises, on imagine cet organisme comme un petit globule aplati et souple, hautement déformable et en contact étroit avec

sa source de nourriture. Une telle cellule devrait pouvoir se développer mieux et plus vite que ses parentes entourées par une paroi rigide, sans cependant répondre nécessairement à la croissance par la division, comme c'est le cas pour les autres cellules. Un autre comportement aurait pu être l'expansion et le plissement de la membrane externe, permettant ainsi une augmentation de la surface disponible pour l'ingestion des substances nutritives et pour l'élimination des déchets (facteurs qui limitent la croissance de toute cellule).

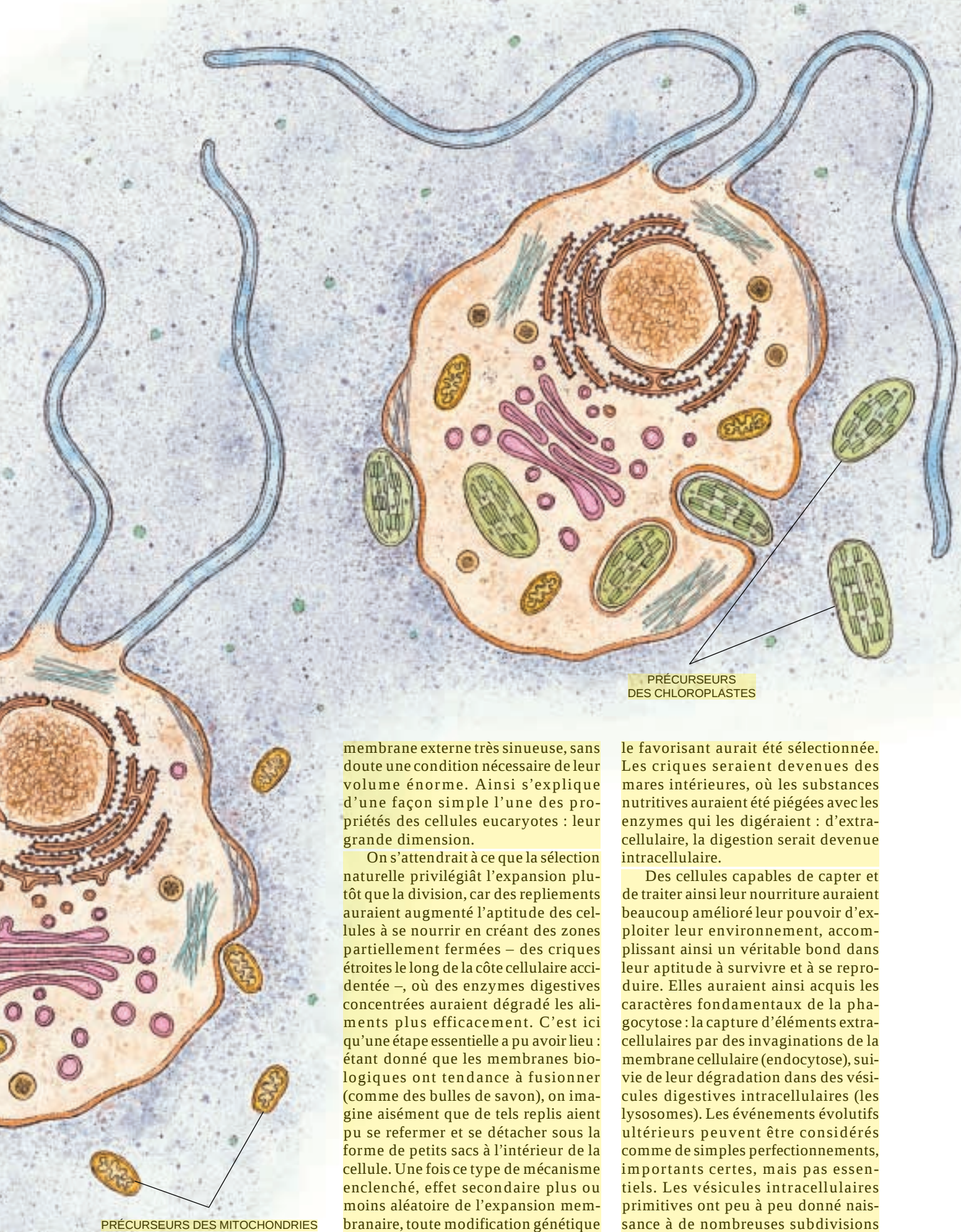
Grâce à sa surface plissée, cet organisme aurait pu atteindre une taille bien supérieure à celle des procaryotes ordinaires. Effectivement, certains procaryotes géants modernes ont une

Les dernières étapes de l'évolution d'une cellule eucaryote

L'adoption de procaryotes en tant qu'«invités permanents» de volumineux phagocytes a marqué la dernière phase de l'évolution des cellules eucaryotes. Les précurseurs des peroxysomes (*en beige*, à gauche) ont peut-être été les premiers procaryotes à évoluer en organites eucaryotes. Ils rendaient inoffensifs les composés toxiques créés par la teneur croissante en oxygène de l'atmosphère. Les précurseurs des mitochondries (*en jaune*, au centre) se sont révélés encore plus efficaces pour protéger les cellules hôtes contre l'oxy-

gène, avec comme avantage supplémentaire un approvisionnement abondant en adénosine triphosphate (ATP), des molécules riches en énergie. L'apparition des peroxysomes et des mitochondries a ensuite permis l'adoption des précurseurs des plastides, tels les chloroplastes (*en vert*, à droite), les centres de la photosynthèse productrice d'oxygène. Cette dernière étape bénéficia à la cellule hôte en lui permettant de fabriquer de la matière organique à l'aide de l'énergie de la lumière solaire.

PRÉCURSEURS DES PEROXYSOSES



PRÉCURSEURS
DES CHLOROPLASTES

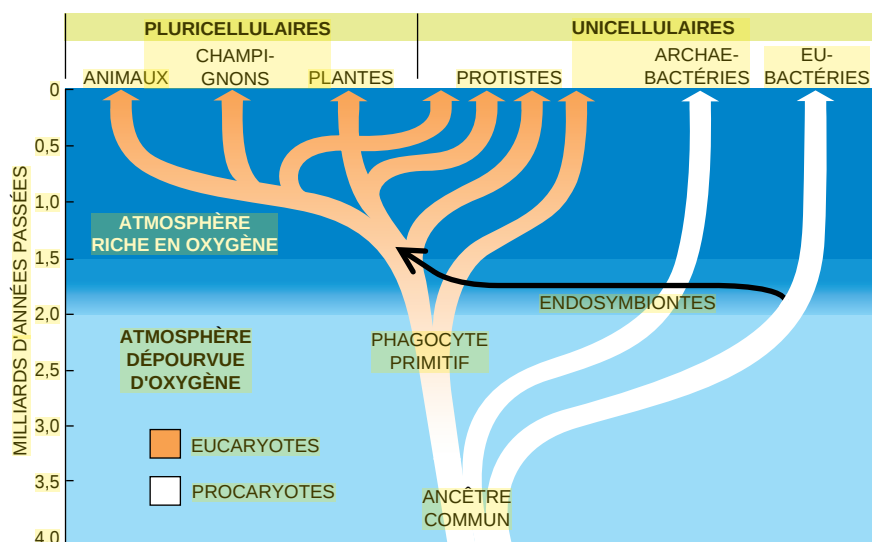
membrane externe très sinueuse, sans doute une condition nécessaire de leur volume énorme. Ainsi s'explique d'une façon simple l'une des propriétés des cellules eucaryotes : leur grande dimension.

On s'attendrait à ce que la sélection naturelle privilégiait l'expansion plutôt que la division, car des repliements auraient augmenté l'aptitude des cellules à se nourrir en créant des zones partiellement fermées – des criques étroites le long de la côte cellulaire accidentée –, où des enzymes digestives concentrées auraient dégradé les aliments plus efficacement. C'est ici qu'une étape essentielle a pu avoir lieu : étant donné que les membranes biologiques ont tendance à fusionner (comme des bulles de savon), on imagine aisément que de tels replis aient pu se refermer et se détacher sous la forme de petits sacs à l'intérieur de la cellule. Une fois ce type de mécanisme enclenché, effet secondaire plus ou moins aléatoire de l'expansion membranaire, toute modification génétique

le favorisant aurait été sélectionnée. Les criques seraient devenues des mares intérieures, où les substances nutritives auraient été piégées avec les enzymes qui les digéraient : d'extracellulaire, la digestion serait devenue intracellulaire.

Des cellules capables de capter et de traiter ainsi leur nourriture auraient beaucoup amélioré leur pouvoir d'exploiter leur environnement, accomplissant ainsi un véritable bond dans leur aptitude à survivre et à se reproduire. Elles auraient ainsi acquis les caractères fondamentaux de la phagocytose : la capture d'éléments extracellulaires par des invaginations de la membrane cellulaire (endocytose), suivie de leur dégradation dans des vésicules digestives intracellulaires (les lysosomes). Les événements évolutifs ultérieurs peuvent être considérés comme de simples perfectionnements, importants certes, mais pas essentiels. Les vésicules intracellulaires primitives ont peu à peu donné naissance à de nombreuses subdivisions

PRÉCURSEURS DES MITOCHONDRIES



2. CET ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE retrace les principaux événements de l'histoire de la vie. Cette chronologie, bien acceptée par la communauté scientifique, a été récemment remise en cause par Russell Doolittle et ses collègues de l'Université de Californie à San Diego, qui affirment que le dernier ancêtre commun de tous les organismes vivants existait il y a à peine plus de deux milliards d'années.

spécialisées, formant le système cytomembranaire, caractéristique des cellules eucaryotes modernes. Le fait qu'on trouve dans le système cytomembranaire des cellules eucaryotes de nombreux éléments qui appartiennent à la membrane cellulaire chez les procaryotes constitue un argument puissant en faveur du modèle proposé.

Fait intéressant, la genèse du noyau – apanage des cellules eucaryotes – peut aussi s'expliquer, du moins schématiquement, comme liée à l'intériorisation d'une partie de la membrane cellulaire externe. Dans les procaryotes, le chromosome d'ADN circulaire est fixé à la membrane cellulaire. Le repliement de cette portion de la membrane aurait créé un sac intracellulaire portant le chromosome à sa surface. Une telle structure pourrait avoir été à l'origine du noyau eucaryote, qu'entoure une double membrane issue d'éléments aplatis du système cytomembranaire intracellulaire, qui ont fusionné pour donner une enveloppe sphérique.

Ce scénario explique comment un petit procaryote pourrait avoir évolué en une cellule géante dotée de quelques-unes des caractéristiques des cellules eucaryotes, notamment un noyau bien délimité, un vaste réseau de membranes internes et la capacité d'ingérer de la nourriture et de la digérer intérieurement. Une telle progression aurait pu se faire par un très grand nombre d'étapes presque imperceptibles, dont chacune augmentait

l'autonomie de la cellule et lui conférait un avantage sélectif. Toutefois, il y avait une condition : ayant perdu la protection de son enveloppe externe rigide, la cellule avait besoin de supports internes suffisants pour sa taille croissante.

Les cellules eucaryotes modernes sont consolidées par des structures fibreuses et tubulaires, souvent associées à de minuscules dispositifs propulseurs qui permettent aux cellules de se déplacer et animent leur trafic intérieur. Chez les procaryotes, on ne trouve aucune des nombreuses protéines qui assurent ces fonctions. Ainsi, la mise en place du cytosquelette a dû nécessiter un grand nombre d'authentiques innovations. On ignore tout de ces événements évolutifs fondamentaux, sinon qu'ils ont vraisemblablement accompagné, souvent en en fixant l'allure, l'accroissement de la cellule et l'expansion de sa membrane.

Au terme de ce long parcours se trouvait le phagocyte primitif : une cellule organisée efficacement pour se nourrir de bactéries, un chasseur puissant qui n'était plus condamné à résider au sein de sa source alimentaire, mais qui était libre de parcourir le monde et de poursuivre activement ses proies, une cellule prête, le moment venu, à héberger des endosymbiontes.

On peut imaginer que de telles cellules, encore dépourvues de mitochondries et autres organites caractéristiques des eucaryotes d'au-

jourd'hui, aient pu coloniser des niches variées, les peuplant d'une descendance diversement adaptée. Et, cependant, la totalité – ou la quasi-totalité – de ces lignées évolutives ont disparu. On connaît quelques eucaryotes unicellulaires dépourvus de mitochondries, mais on ne peut exclure que leurs ancêtres en aient eues autrefois, puis qu'ils les aient perdues. Tous les eucaryotes pourraient donc être issus de phagocytes primitifs qui adoptèrent des précurseurs de mitochondries. Encore que la question reste sujette à discussion, on admet généralement que toutes les mitochondries ont la même origine. Il semble que l'acquisition de mitochondries ait empêché une lignée eucaryote de disparaître, ou lui ait conféré un avantage sélectif tel qu'il aurait entraîné l'extinction de presque tous les autres eucaryotes. Pourquoi les mitochondries ont-elles eu une telle importance ?

Extermination par l'oxygène

Aujourd'hui, la principale fonction des mitochondries est d'assurer la combustion des substances nutritives à l'aide d'oxygène, avec l'assemblage simultané de molécules d'adénosine triphosphate (ATP), riches en énergie. La vie est suspendue à ce mécanisme : c'est la principale source d'énergie de la grande majorité des organismes vivants, ceux dits aérobies, c'est-à-dire qui ont besoin d'air pour vivre. Pourtant, lorsque les premières cellules sont apparues sur la Terre, l'atmosphère ne contenait pas d'oxygène. L'oxygène moléculaire libre est un sous-produit de la vie et n'apparut qu'avec les cyanobactéries, des micro-organismes photosynthétiques qui utilisent l'énergie solaire pour extraire de molécules d'eau l'hydrogène qui leur est nécessaire pour l'élaboration de leur propre substance, libérant ainsi de l'oxygène moléculaire. La concentration en oxygène de l'atmosphère commença à être appréciable il y a environ deux milliards d'années, puis augmenta progressivement pour se stabiliser il y a à peu près 1,5 milliard d'années.

Avant l'apparition de l'oxygène atmosphérique, toutes les formes de vie devaient être adaptées à un milieu dépourvu d'oxygène (anaérobie) et étaient sans doute très sensibles à l'oxygène, comme le sont les organismes