

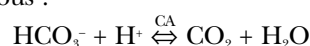
Nos ancêtres les coraux...

Des études menées au Laboratoire de physiologie et de biologie cellulaire du Centre scientifique de Monaco (Observatoire océanologique européen) ont récemment démontré que les coraux et les anémones de mer qui font partie de l'embranchement des Cnidaires (Anthozoaires) ont développé des stratégies très similaires à celles des mammifères pour transporter le carbone inorganique au travers d'un épithélium.

Chez les Cnidaires, le transport de carbone inorganique (CO₂) est non seulement crucial pour le maintien de l'équilibre acide-base, mais il est surtout à la base de leur succès évolutif. En effet, de nombreuses espèces de ces invertébrés marins présentent, à l'intérieur de certaines de leurs cellules, des organismes unicellulaires phototrophes. Ces micro-organismes endosymbiotiques, *Symbiodinium* sp. (Protistes Pyrrophytes de la classe des Dinoflagellés) qui sont apparentés au monde végétal sont communément appelés zooxanthelles. C'est grâce à leur présence que les Cnidaires sont capables de vivre dans des milieux très pauvres en nutriments comme les océans tropicaux : les produits de la photosynthèse des zooxanthelles servent en effet de source de carbone organique pour le partenaire animal. Les Cnidaires symbiotiques doivent donc approvisionner en carbone inorganique, à partir de l'eau de mer environnante, leurs symbiotes intracellulaires qui assureront la photosynthèse.

La morphologie des Cnidaires est relativement simple puisque l'on compare souvent le corps de ces invertébrés à un sac contenant la cavité digestive, le coelentéron, avec un seul orifice, la bouche, entouré d'une couronne de tentacules. Les parois de ce « sac » sont composées de deux couches cellulaires distinctes, l'ectoderme et l'endoderme, séparées

par une couche de tissu conjonctif, la mésoglée (*figure 1*). Chez la plupart des Cnidaires symbiotiques, les zooxanthelles sont présentes à l'intérieur du cytoplasme des cellules endodermiques (*figure 1*). L'étude de tentacules isolés d'Anémone de Méditerranée (*Anemonia viridis*) a permis de démontrer que le carbone inorganique est activement absorbé par l'animal pour subvenir aux besoins photosynthétiques des zooxanthelles à partir du bicarbonate dissous dans l'eau de mer [1, 2]. Ces études ont également permis d'éclaircir les voies de transport empruntées par le carbone inorganique pour atteindre les symbiotes [3]. L'ensemble des données recueillies dans les laboratoires monégasques indiquent que le bicarbonate provenant du milieu externe emprunte majoritairement une voie transcellulaire au travers des cellules ectodermiques. Plus récemment, la purification de la membrane plasmique apicale des cellules ectodermiques et des mesures d'activités enzymatiques ont permis de démontrer que l'absorption de bicarbonate dépend de la présence d'une activité H⁺-ATPase et anhydrase carbonique [4]. L'action combinée de ces deux enzymes membranaires favorise la déshydratation du bicarbonate externe en CO₂ qui est alors capable de diffuser à travers la membrane plasmique (*figure 1*). La H⁺-ATPase permet de fournir les protons nécessaires à la titration du bicarbonate présent dans le milieu extracellulaire tandis que l'activité catalytique de l'anhydrase carbonique accélère la transformation selon la réaction ci-dessous :



Une étude pharmacologique a permis de mettre en évidence une forte sensibilité au vanadate de l'activité H⁺-ATPase (IC₅₀=10 μM) et une insen-

sibilité au potassium suggérant que la H⁺-ATPase de la membrane du corail est une ATPase de type P électrogénique [4]. La présence d'une forte activité anhydrase carbonique à l'intérieur des cellules animales a également été démontrée [4]. Celle-ci permet d'accélérer la transformation en bicarbonate du CO₂ absorbé, et ce en fonction du pH intracellulaire de manière à réduire les pertes de gaz par diffusion. Le carbone inorganique ainsi séquestré sous forme de bicarbonate ressort de la cellule ectodermique par un mécanisme de transport de type échangeur Cl⁻/HCO₃⁻ [1, 2] (*figure 1*). Au niveau de la zooxanthelle, le bicarbonate est déshydraté en CO₂, par une troisième anhydrase carbonique [4], ce qui provoque la formation d'ions hydroxides. Ces derniers sont expulsés vers le milieu coelentérique, créant ainsi une différence de pH d'environ 0,8 unité de part et d'autre de la paroi du polype (*voir figure 1* et [2]).

Ainsi, le transport de bicarbonate au travers de la couche épithéliale ectodermique des Cnidaires s'avère être étonnamment comparable à la réabsorption de bicarbonate au niveau du tubule proximal du néphron des vertébrés [5]. On pourrait donc s'interroger sur une origine monophylétique de certains mécanismes physiologiques des vertébrés à partir d'organismes de structure bien plus primitive ou bien sur une convergence évolutive de ces mécanismes de transport particulièrement efficaces. Cependant, alors que dans le rein, le transport de carbone inorganique s'effectue dans le cadre d'une réabsorption au travers d'un tissu épithélial, chez les coraux, l'absorption de carbone inorganique détermine son accumulation dans les tissus. En effet, des mesures d'incorporation de H¹⁴CO₃⁻ à l'intérieur du tissu des coraux, démontrent que ces orga-

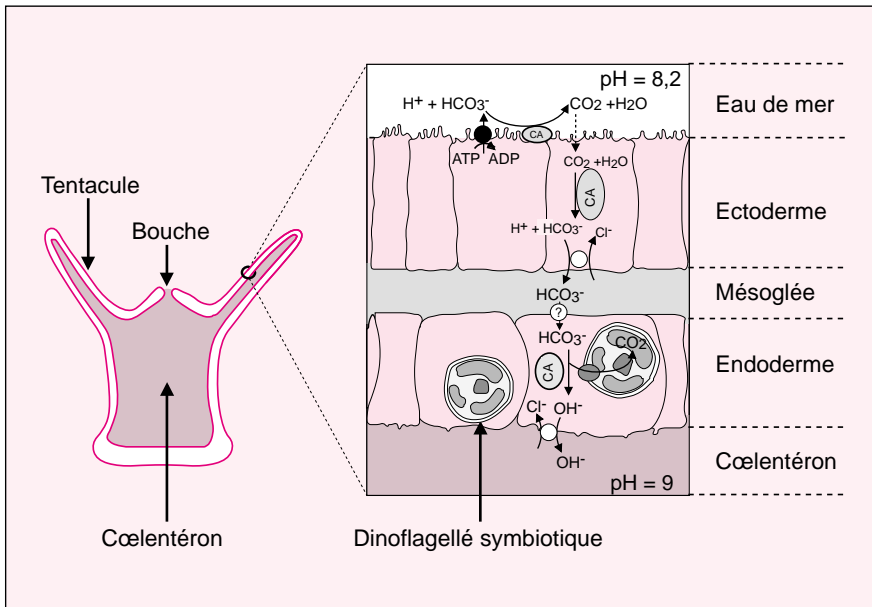


Figure 1. **Représentation schématique de la structure d'un Cnidaire Anthozoaire.** À gauche: polype d'un Anthozoaire constitué d'un sac renfermant la cavité digestive, le cœlentéron, et ouvert par un orifice, la bouche, entouré de couronnes de tentacules. À droite: feuilletts épithéliaux des parois d'un polype et mécanismes d'absorption du carbone inorganique pour la photosynthèse des symbiotes. L'action combinée d'une H^+ -ATPase et d'une anhydrase carbonique membranaire permet la déshydratation du bicarbonate externe en CO_2 qui peut diffuser librement à travers la membrane cellulaire. Le CO_2 est ensuite converti en HCO_3^- qui est, au niveau de l'endoderme, à nouveau déshydraté en CO_2 ce qui provoque la formation d'ions hydroxydes (OH^-). Le CO_2 permet aux zooxanthelles d'assurer la photosynthèse tandis que les ions hydroxydes s'accumulent dans le cœlentéron.

nismes sont capables de concentrer le carbone inorganique à l'intérieur de leurs cellules. A la lumière, lorsque la demande en carbone inorganique des zooxanthelles est élevée, la concentration de carbone inorganique intracellulaire est 23 fois plus élevée que dans l'obscurité! Ce phénomène d'accumulation de carbone inorganique a bien souvent été décrit chez des organismes photosynthétiques (où il est connu sous le nom de *carbon-concentrating mechanism*) [6] mais n'avait été jusque-là décrit dans les cellules animales que dans le cadre d'une autre symbiose marine, celle du ver symbiotique tubicole *Riftia pachyptila* et de bactéries sulfoxydantes [7, 8]. Cependant, le site de stockage du carbone inorganique dans les Cnidaires reste à déterminer.

L'extrême diversité des espèces marines a déjà fourni aux biologistes des modèles expérimentaux exceptionnels qui ont permis de découvrir des mécanismes insoupçonnés chez les vertébrés supérieurs où leur mise en évidence est beaucoup plus difficile, comme le fonctionnement neuronal avec le lièvre de mer (ou aplysie) et la biologie du développement avec l'œuf d'oursin. L'étude des Cnidaires s'avère donc également d'un grand intérêt non seulement pour comprendre le fonctionnement des systèmes symbiotiques que l'on sait aujourd'hui être à l'origine des cellules eucaryotes [9] mais également pour déterminer les mécanismes de transport membranaire, leur adaptation aux conditions externes et leur évolution.

1. Bénazet-Tambutté S, Allemand D, Jaubert J. Inorganic carbon supply to symbiont photosynthesis of the sea anemone, *Anemonia viridis*: role of the oral epithelial layers. *Symbiosis* 1996; 20: 199-217.
2. Furla P, Bénazet-Tambutté S, Jaubert J, Allemand D. Functional polarity of the tentacle of the sea anemone *Anemonia viridis*: role in inorganic carbon acquisition. *Am J Physiol (Regulatory Integrative and Comparative Physiology)* 1998; 274: R303-10.
3. Allemand D, Furla P, Bénazet-Tambutté S. Mechanisms of carbon acquisition for endosymbiont photosynthesis in Anthozoa. *Can J Bot* 1998; 76: 925-41.
4. Furla P, Orsenigo MN, Allemand D. Involvement of H^+ -ATPase and carbonic anhydrase in inorganic carbon absorption for endosymbiont photosynthesis. *Am J Physiol (Regulatory Integrative and Comparative Physiology)* 2000; 278: R870-81.
5. Gluck S, Nelson R. The role of the V-ATPase in renal epithelial H^+ transport. *J Exp Biol* 1992; 172: 205-18.
6. Raven JA. Inorganic carbon acquisition by marine autotrophs. *Adv Bot Res* 1997; 27: 85-209.
7. Goffredi SK, Childress JJ, Desaulniers NT, Lee RW, Lallier FH, Hammond D. Inorganic carbon acquisition by the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila* depends upon high external P_{CO_2} and upon proton-equivalent ion transport by the worm. *J Exp Biol* 1997; 200: 883-96.
8. Goffredi SK, Girguis PR, Childress JJ, Desaulniers NT. Physiological functioning of carbonic anhydrase in the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*. *Biol Bull* 1999; 196: 257-64.
9. Lopez-Garcia P, Moreira D. Metabolic symbiosis at the origin of eukaryotes. *Trends Biochem Sci* 1999; 24: 88-93.

Paola Furla

Université d'Oxford, Laboratoire de physiologie, Parks Road, Oxford OXI 3PT, Angleterre.

Denis Allemand

Université de Nice-Sophia Antipolis, UMR Inra-MENRT, Faculté des sciences, BP 71, 06108 Nice Cedex 02, France.

Centre scientifique de Monaco, avenue Saint-Martin, MC-98000 Monaco.