

ET SI LAMARCK AVAIT RAISON ?

LA SYMBIOSE COMME MÉCANISME DE TRANSMISSION DE CARACTÈRES ACQUIS

par

Denis ALLEMAND*

Mots-clés.– Symbiose, transfert horizontal de gènes, adaptation, coraux, hérédité des caractères acquis.

Résumé.– Pour le public, le nom de Lamarck est associé à l'hérédité des caractères acquis, première explication du fait évolutif. Si lui-même n'a jamais utilisé ces termes, ils restent associés à la girafe dont le cou s'allonge au fil des générations. Cette explication, invalidée par la génétique naissante, a été remplacée par la sélection naturelle proposée par Darwin. Mais si il est maintenant prouvé que l'acquisition durant la vie d'un organisme de modifications adaptatives ne peut être transmise à la descendance, des travaux récents ont mis en évidence la possibilité de transfert de gènes entre deux organismes différents. Ces transferts, facilités par la symbiose, permettent ainsi à l'un des organismes de bénéficier de capacités métaboliques originales que la seule évolution aurait mis des milliers d'années à modeler. Ces travaux sont illustrés ici par la symbiose Cnidaires-Zooxanthelles.

And if Lamarck was right? Symbiosis is a mechanism of transmission of acquired characteristics

Keywords.– Symbiosis, Horizontal Gene Transfer (HGT), Adaptation, Corals, Inheritance of acquired characteristics.

Abstract.– For most of people, the name of Lamarck is associated with the inheritance of acquired characteristics, the first explanation given to evolution. If he has himself never used these terms, they remain associated with the giraffe whose neck extends through the generations. This explanation, invalidated by the nascent genetics has been replaced by natural selection proposed by Darwin. But if there is now evidence that the acquisition during the life of an organism of adaptive changes cannot be transmitted to the offspring, recent studies have revealed that the possibility of gene transfer between two different organisms. These transfers, facilitated by the symbiosis, allow one of the organisms to benefit from unique metabolic capabilities that evolution would take thousands of years to shape. This work is illustrated here by the Cnidarian-Zooxanthellae symbiosis.



Si l'idée que les espèces animales ne sont pas immuables, mais évoluent au cours du temps, remonte à l'antiquité (Aristote et l'échelle des êtres vivants), ce concept a été surtout forgé progressivement dans la pensée scientifique à partir du XVI^e siècle (Jérôme Cardan par exemple avec son «*De subtilitate*», 1560). Du XVIII^e au XIX^e siècle, ce concept prend véritablement corps. Pour Buffon (1707-1788) par exemple, les espèces se transformaient à partir d'un lot initial d'organismes parfaits sous la forme d'une dégénérescence progressive. Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de Lamarck, sera le premier à mettre en évidence en 1809 (année de naissance d'un certain Charles Darwin) le fait évolutif et à proposer une explication rationnelle dans sa «*Philosophie zoologique*».

I.- UNE EXPLICATION LOGIQUE DU FAIT ÉVOLUTIF

L'avancée primordiale de Lamarck a en effet été de proposer une explication logique sur la base des connaissances de l'époque. Partant «*de faits connus prouv[a]nt que l'emploi soutenu d'un organe concourt à son développement, le fortifie, l'agrandit même tandis qu'un défaut d'emploi... nuit à ses développements, le détériore, le réduit graduellement, et finit par le faire disparaître*»¹, Lamarck élabore deux «*lois de la nature*»:

«*Première Loi.*

«*Dans tout animal qui n'a point dépassé le terme de ses développements, l'emploi plus fréquent et soutenu d'un*

* Professeur des Universités, Directeur Scientifique du Centre Scientifique de Monaco, avenue Saint-Martin, MC-98000 Monaco, E-mail: allemand@centrescientifique.mc

organe quelconque, fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi ; tandis que le défaut constant d'usage de tel organe, l'affoiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés, et finit par le faire disparaître.

«Deuxième Loi.

«Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis long-temps exposée, et, par conséquent, par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant d'usage de telle partie ; elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changemens acquis soient communs aux deux sexes, ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus².»

Afin d'expliquer ces lois, Lamarck lui-même va utiliser une comparaison qui est devenue une icône : le cou de la girafe. *«Relativement aux habitudes, il est curieux d'en observer le produit dans la forme particulière et la taille de la giraffe (Camelo pardalis) : on sait que cet animal, le plus grand des mammifères, habite l'intérieur de l'Afrique, et qu'il vit dans des lieux où la terre, presque toujours aride et sans herbage, l'oblige de brouter le feuillage des arbres, et de s'efforcer continuellement d'y atteindre. Il est résulté de cette habitude, soutenue, depuis longtemps, dans tous les individus de sa race, que ses jambes de devant sont devenues plus longues que son col s'est tellement allongé, que la giraffe, sans se dresser sur les jambes de derrière, élève sa tête et atteint à six mètres de hauteur (près de vingt pieds)³.»* Ainsi au cours de sa vie, l'organisme va s'adapter petit à petit à son environnement, et transmettre à sa descendance ces caractères. Ces lois sont connues aujourd'hui sous le nom d'hérédité des caractères acquis, bien que ces termes n'aient jamais été utilisés par Lamarck tout simplement parce que les notions d'hérédité n'existaient pas de son époque (Gregor Mendel, considéré comme le fondateur de la génétique, avait 7 ans quand Lamarck est mort). Le concept d'hérédité, au sens biologique du terme ne naîtra qu'à la toute fin du XIX^e siècle : si les gènes contrôlent la morphologie des individus (ce que l'on appelle le phénotype), l'inverse n'est pas vrai. Ce n'est pas parce que le bûcheron acquiert une forte musculature à force de couper du bois avec sa hache que son fils aura les « gros bras » ! La véritable explication du mécanisme de l'évolution sera donnée par Darwin en 1859, lors de la parution de *L'Origine des espèces*, la sélection naturelle : le hasard crée la diversité, mais les individus les plus aptes à survivre dans leur environnement seront également ceux qui se reproduiront le mieux, et donc qui auront la plus grande descendance. Ainsi, au fil des générations, la population s'enrichit en individus adaptés.

Faut-il alors en conclure qu'aucun caractère acquis durant la vie d'un individu ne peut être profitable à sa descendance ? En d'autres termes existe-t-il des mécanismes permettant d'acquérir de nouveaux gènes et de les transférer à sa descendance ? Sans rentrer dans les débats actuels de l'épigénétique (Vandenhaute, 2009), il existe un processus biologique fondamental qui permet d'acquérir « instantanément » de nouvelles capacités métaboliques et de les transmettre à sa descendance, il s'agit de la symbiose.

II.- LA SYMBIOSE : UN MÉCANISME DE TRANSMISSION DES CARACTÈRES ACQUIS ?

La symbiose telle qu'elle a été définie par Anton de Bary en 1879 signifie « vivre ensemble ». En français (ce n'est pas le cas en langue anglaise), ce terme est souvent synonyme de mutualisme qui caractérise les associations à bénéfices réciproques, c'est-à-dire où les deux partenaires tirent profits de vivre ensemble. Au sein d'une symbiose mutualiste, les deux partenaires peuvent être séparés physiquement (citons par exemple le cas de la toilette mutualiste entre crevettes et poissons) ou l'un des partenaires, alors appelé symbiote, peut être à l'intérieur du second partenaire, appelé hôte. Dans le cas des ruminants, les symbiotes (bactéries et organismes unicellulaires) seront dans une cavité de l'hôte (la panse, où ils forment de 2 à 5 kg d'organismes vivants), dans le cas des légumineuses, les symbiotes (des bactéries) sont à l'intérieur même des cellules de la racine de la plante hôte (haricot, soja, arachide, luzerne). La quantité de ces organismes symbiotiques peut être même supérieure à celle de l'hôte : on estime ainsi qu'un humain par exemple héberge dans son corps dix fois plus de cellules symbiotiques que de ses propres cellules (Turnbaugh, 2007). L'ensemble hôte-symbiote possède des caractéristiques souvent très supérieures à celles des deux partenaires isolés : de nouvelles capacités métaboliques vont ainsi apparaître rendant l'association plus apte à se reproduire (Douglas, 1994). Ainsi, pour reprendre les exemples cités ci-dessus, la symbiose « Ruminants » permet à ces derniers d'assimiler la cellulose et la symbiose « Légumineuses » permettra de fertiliser les sols en transformant l'azote atmosphérique en engrais assimilable.

La symbiose peut être formée par reconnaissance sélective d'un symbiote externe par l'hôte, ou bien simplement par transfert direct de la mère à sa descendance. Tous les ingrédients d'un transfert de caractères acquis par un organisme adulte transférable à sa descendance et lui ayant permis d'optimiser son adaptation au milieu sont ainsi réunis. Dans certains cas, la proximité des deux partenaires permet même le transfert de gènes.

Ainsi la symbiose, considérée comme une force majeure de l'évolution (Margulis, 1993 ; Selosse, 2000 ; Gantès et Quignard, 2008), peut-être présentée comme un mécanisme de transfert de caractères acquis, une théorie rarement discutée dans ce contexte (Nardon, 1999 ; Sapp, 2010), que n'aurait pas reniée le chevalier de Lamarck s'il en avait eu connaissance.

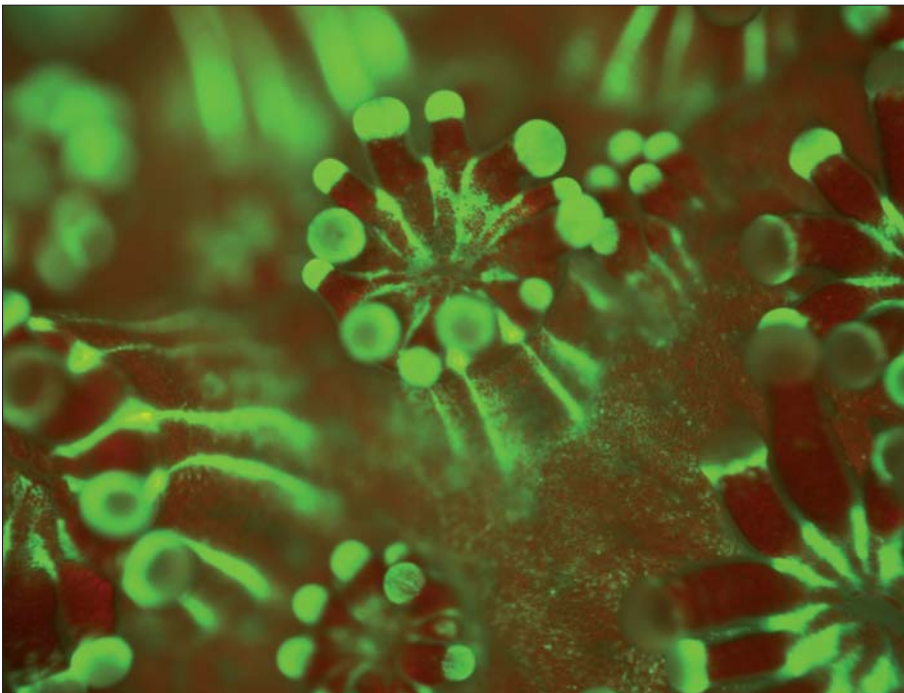
Afin d'illustrer ce mécanisme, j'utiliserai l'exemple d'une symbiose particulièrement réussie, la symbiose Cnidaires-Zooxanthelles (fig. 1 et 2). Cette symbiose est à l'origine de l'écosystème le plus productif au monde, les récifs de coraux. Grâce à la symbiose, cet écosystème, qui se développe dans des eaux pauvres en nourriture, est en effet capable non seulement d'élaborer des paysages complexes mais surtout d'héberger plus du tiers de toute la faune marine tout en étant une source de vie pour plus de 500 millions d'habitants de notre planète.

Une autre raison privilégie cet exemple : de nombreux mécanismes adaptatifs liés à la symbiose chez les coraux ont

**Fig. 1**

Tentacule de corail montrant par transparence les micro-algues symbiotiques (*Symbiodinium* sp.) encore appelées zooxanthelles (photo : Dr É. Tambutté, CSM).

*Tentacles of reef-building coral showing by transparency the symbiotic micro-algae (*Symbiodinium* sp.) also called zooxanthellae. Zooxanthellae are localized inside the animal cells.*

**Fig. 2**

Polypes de corail constructeurs de récifs observés en fluorescence. Les pigments animaux fluorescent en vert alors que les micro-algues symbiotiques fluorescent en rouge à cause de la présence de Chlorophylle (photo : Dr É. Tambutté, CSM).

Fluorescent image of polyps of reef-building coral. Animal pigments fluoresce in green while the red fluorescence is due to the symbiotic microalgae due to the presence of chlorophyll.

été mis à jour dans les laboratoires du Centre Scientifique de Monaco⁴. Or ces laboratoires sont situés sur le rocher de Monaco-Ville à deux pas des jardins que Lamarck fréquenta en 1763, lorsque le régiment de ce dernier était en garnison au fort de Monaco (Bourdier, 1971). La visite de ces jardins à la flore exotique, très différente de celle à laquelle il était habitué (cf. Solichon dans ce volume), a sûrement joué un rôle important dans son intérêt pour la Biologie, une discipline qu'il créera.

III.- LA SYMBIOSE CORAIL - ZOOXANTHELLES, OU COMMENT DONNER À UN ANIMAL LES CARACTÉRISTIQUES D'UNE PLANTE

Les coraux ont longtemps été classés parmi les plantes. C'est un médecin marseillais, Jean-André Peyssonnel qui le premier, au milieu du XVIII^e siècle, a montré qu'il s'agissait bien d'animaux, mais cette idée aura des difficultés à être acceptée (McConnell, 1990). Lamarck d'ailleurs combattr

cette croyance en la nature végétale de ces animaux en écrivant en 1801 : « *Il n'y a dans le polypier le plus ramifié rien qui tienne de la nature d'un végétal ; si l'on en excepte l'apparence ou la configuration extérieure. Tout y est animal ou production animale*⁵. » Néanmoins jusqu'au début du XX^e siècle, tout en reconnaissant leur nature animale, les coraux ont été classés parmi les zoophytes, ou animaux-plantes, en raison de leur forme fixée arbustive.

Si cette terminologie n'est plus usitée actuellement, elle reflète pourtant parfaitement la nature chimérique de ces organismes (Furla *et al.*, 2005). En effet, les coraux hébergent dans certaines de leurs cellules des algues unicellulaires, appelées zooxanthelles. Comme toutes algues, les zooxanthelles symbiotiques transforment le gaz carbonique (CO₂) en sucre et en oxygène (O₂), un processus appelé photosynthèse. La majeure partie de ces sucres n'est pas consommée par les zooxanthelles mais est transférée à l'hôte animal qu'elle contribue à nourrir. Ainsi peut-on dire que le corail vit d'amour, d'eau fraîche (disons tiède car les coraux vivent en zone tropicale) et de soleil !

Mais réaliser la photosynthèse au sein de ses propres tissus n'est pas sans poser des problèmes à l'animal qu'est le corail. Parmi ces contraintes, trois sont majeures et ont été plus particulièrement étudiées au Centre Scientifique de Monaco :

- la contrainte de l'exposition au soleil,
- la contrainte de la fourniture en gaz carbonique,
- la contrainte de l'hyperoxie résultante de la photosynthèse.

La contrainte de l'exposition au soleil

Pour assurer une photosynthèse optimale, le corail doit être exposé au soleil, mais alors qu'il reçoit environ 30 fois la quantité de rayons ultra-violetts suffisante pour provoquer des coups de soleil chez l'humain, il ne souffre d'aucun problème. Le mécanisme à l'origine de cette résistance : des composés jouant le rôle d'écran solaire, synthétisés par la zooxanthelle et transférés à l'hôte. Ainsi, sans processus évolutif complexe, la zooxanthelle transfère au corail la capacité de résister aux rayonnements ultra-violetts afin d'exposer « ses » algues préférées aux rayons du soleil.

La contrainte de la fourniture en gaz carbonique

La photosynthèse nécessite du gaz carbonique et de l'eau. Si l'eau n'est pas un problème, la fourniture en gaz carbonique est plus problématique. Si une partie du gaz est produite par la respiration de l'hôte, celui-ci ne suffit pas. Il est donc nécessaire à l'hôte de puiser du gaz carbonique dans l'eau de mer pour le transférer à ses symbiotes : comble pour un animal qui est plutôt habitué à rejeter du gaz carbonique dans le milieu environnant (ce qui n'est pas sans problème, mais c'est une autre histoire !). Ainsi le corail symbiotique, au contraire des autres animaux, va-t-il développer des mécanismes actifs d'absorption de gaz carbonique à partir de l'eau de mer et le fournir à ses symbiotes intracellulaires.

La contrainte de l'hyperoxie résultante de la photosynthèse

Qui dit photosynthèse, dit production d'oxygène. Cet oxygène, indispensable à la respiration de tous les organismes

(et donc à la vie aérobie), peut cependant devenir toxique en forte concentration (on parle d'hyperoxie). En effet, l'oxygène est une molécule très réactive qui va « oxyder » les autres molécules avec lesquelles il va rentrer en contact, en particulier l'oxygène va provoquer la formation de radicaux libres, néfastes à la vie cellulaire. Si les plantes sont naturellement armées pour résister à cette hyperoxie, les animaux meurent rapidement quand ils sont soumis à de l'oxygène pur... Or les coraux subissent quotidiennement une hyperoxie proche de 100% sans subir une fois encore de dommages apparents. Les travaux du Centre Scientifique de Monaco, en collaboration avec l'Université de Nice-Sophia Antipolis, ont démontré que l'hôte animal possédait les mêmes systèmes de détoxification des radicaux libres que les plantes, systèmes qui font défaut aux autres animaux. Là encore, la symbiose a permis à l'hôte animal d'acquérir de nouvelles capacités métaboliques et de les transférer à sa descendance.

IV.- TRANSFERT DE SYMBIOTES OU TRANSFERT DE GÈNES ?

Ainsi la symbiose apparaît comme un mécanisme permettant à un organisme d'acquérir « instantanément » les bénéfices issus d'une longue évolution : dans le cas des coraux, ces animaux ont ainsi pu bénéficier de processus métaboliques acquis par les organismes photosynthétiques au cours de leurs 3 milliards d'années d'existence sur terre, ils sont devenus « zoophytes » !

Au-delà de leur faculté à intégrer de nouvelles capacités métaboliques conférées par la symbiose, la proximité des génomes des deux partenaires pourrait aussi faciliter le transfert direct de fragments d'ADN entre hôte et symbiotes. Ce mode de transmission correspond alors tout à fait au concept lamarckien d'*hérédité des caractères acquis*. Ainsi par exemple, l'une des enzymes présentes chez le corail permettant la détoxification des radicaux libres, la superoxyde dismutase à cofacteur fer (FeSOD), est une enzyme normalement restreinte aux bactéries et aux plantes (Richier *et al.*, 2003) : son gène, présent chez les zooxanthelles libres ou en symbiose, aurait pu être transféré chez l'hôte animal, où il est aujourd'hui exprimé, lors de la formation initiale de la symbiose il y a 200 millions d'années. De la même façon, il a été montré récemment que le corail possédait d'autres enzymes normalement absentes chez les animaux, comme les enzymes permettant la synthèse de composés anti-UV nécessaires au corail pour se protéger (voir ci-dessus). Là encore, un mécanisme de transfert horizontal de gènes entre les deux partenaires est suspecté (Richier *et al.*, 2010).

Ces exemples ne sont pas restreints aux coraux. Les tuniciens par exemple, un groupe d'animaux proche des vertébrés comprenant par exemple le violet, comestible, possède une protection externe appelée tunique (d'où le nom du groupe). Cette tunique est composée d'une molécule proche de la cellulose que l'on pensait jusqu'à il y a peu caractéristique des plantes (la cellulose des plantes représente plus de 50% de la biomasse totale). Or deux études publiées à quelques semaines d'intervalle en 2004 par deux groupes indépendants de recherche ont montré que le gène permettant la synthèse de cette

ANNEXE

LAMARCK, UN VISIONNAIRE AU XVIII^e SIÈCLE

Si pour le grand public, le nom de Lamarck est resté associé à la longueur du cou de la Girafe, il a pourtant été à l'origine de profonds changements en Sciences. Il est en effet le fondateur de la Biologie moderne, mot dont il a proposé le premier une définition au tout début du XIX^e siècle: «*C'est aux corps singuliers et vraiment admirables dont je viens de parler, qu'on a donné le nom de corps vivans; et la vie qu'ils possèdent, ainsi que les facultés qu'ils en obtiennent, les distinguent essentiellement des autres corps de la nature. Ils offrent en eux et dans les phénomènes divers qu'ils présentent, les matériaux d'une science particulière qui n'est pas encore fondée, qui n'a pas mérité de nom, dont j'ai proposé quelques bases dans ma Philosophie zoologique, et à laquelle je donnerai le nom de biologie*»¹.

Si Linné au XVIII^e siècle avait établi les bases de la systématique animale, Lamarck est le premier à s'être intéressé aux «*animaux sans vertèbres*» qu'il nomme «*invertébrés*»² et qui forment la vaste majorité des êtres vivants sur terre: «*apparemment que la petitesse en général des animaux qui en sont l'objet, et que surtout le nombre prodigieux qu'on en voit dans la nature, ont donné lieu à cette espèce de mépris ou au moins d'indifférence qu'on a trop communément pour ces sortes d'animaux. On ne sauroit nier cependant que les animaux dont il s'agit méritent à tous égards de fixer l'attention des Naturalistes, et de faire, comme les autres productions de la nature, l'objet essentiel de leurs recherches*»³.

Lamarck n'était pas seulement un grand zoologiste, il fut également un naturaliste clairvoyant. Dans son dernier ouvrage publié en 1820, «*Système analytique des connaissances positives de l'homme, restreintes à celles qui proviennent directement ou indirectement de l'observation*», il écrit en effet: «*L'homme par son égoïsme trop peu clairvoyant pour ses propres intérêts, par son penchant à jouir de tout ce qui est à sa disposition, en un mot, par son insouciance pour l'avenir et pour ses semblables, semble travailler à l'anéantissement de ses moyens de conservation et à la destruction même de sa propre espèce. En détruisant partout les grands végétaux qui protégeaient le sol, pour des objets qui satisfont son avidité du moment, il amène rapidement à la stérilité ce sol qu'il habite, donne lieu au tarissement des sources, en écarte les animaux qui y trouvaient leur subsistance, et fait que de grandes parties du globe, autrefois très fertiles et très peuplées à tous égards, sont maintenant nues et stériles, inhabitables et désertes. Négligeant toujours les conseils de l'expérience, pour s'abandonner à ses passions, il est perpétuellement en guerre avec ses semblables, et les détruit de toutes parts et sous tous prétextes: en sorte qu'on voit des populations, autrefois considérables, s'appauvrir de plus en plus. On dirait que l'homme est destiné à s'exterminer lui-même après avoir rendu le globe inhabitable*»⁴. Une vision malheureusement toujours d'actualité !

1. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent. M. de Lamarck, Déterville éd. Paris, 1815-1822 (Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr>).

2. Prodrome de l'histoire naturelle des animaux invertébrés présentant leur distribution en classes, ordres, genres et espèces avec une exposition succincte de leurs caractères généraux et particuliers, par le C. L. professeur de zoologie au Muséum d'hist. naturelle à Paris V^e, J.B. Lamarck, an VII-an IX (1798-1800) (Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr>).

3. Système des Animaux sans vertèbres, ou Tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux; présentant leurs caractères essentiels et leur distribution d'après les considérations de leurs rapports naturels et de leur organisation, et suivant l'arrangement établi dans les galeries du Muséum d'Histoire naturelle, parmi leurs dépouilles conservées, J.B. Lamarck. Déterville éd., Paris, 1801. p. 11 (Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr>).

4. p. 154-155 (Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr>).

cellulose animale était en fait... un gène de plantes acquis par transfert horizontal (Matthysse *et al.*, 2004; Nakashima *et al.*, 2004). Quelquefois les gènes persistent alors que le symbiote a disparu. C'est le cas de la limace de mer, *Elysia chlorotica*. Ce mollusque possède des chloroplastes fonctionnels acquis non pas par symbiose réelle mais par prédation d'algues. Au lieu de digérer la totalité de l'algue, le mollusque retient les chloroplastes, ces petits organites intracellulaires où se produit la photosynthèse, et les transfère au niveau de son épiderme.

Afin de rester fonctionnel, le chloroplaste a cependant besoin des gènes de l'algue: qu'à cela ne tienne, l'algue a transféré au génome du mollusque une partie de ses gènes indispensables au fonctionnement du chloroplaste (Rumpho *et al.*, 2008).

V.- LAMARCK RESSUSCITÉ PAR LA GÉNOMIQUE ?

Si les lois de la génétique ne permettent pas le transfert d'adaptations phénotypiques (c'est-à-dire résultant d'un

processus physiologique) acquises durant la vie d'un individu à sa descendance telle que l'avait imaginé Lamarck, il apparaît bien que de tels processus existent cependant. Nous l'avons vu, un organisme adulte peut acquérir de nouvelles capacités métaboliques par l'acquisition d'un partenaire étranger : la capacité photosynthétique par exemple dans le cas des coraux. La transmission peut se faire à la génération suivante par transfert des symbiotes à l'œuf, indépendamment du génome.

Mais acquérir de nouvelles capacités métaboliques pose des contraintes (fourniture en gaz carbonique, résistance aux UV, résistance aux radicaux libres dans le cas des coraux) qui

vont profondément modifier les deux partenaires. Certaines de ces contraintes peuvent être contournées par le biais d'un transfert horizontal de gènes (c'est-à-dire d'individus de même génération). Ces gènes, transférés généralement du symbiote à l'hôte, vont s'intégrer dans le patrimoine génétique de l'hôte et pouvoir ainsi être transmis à la génération suivante lors d'une reproduction sexuée. Peut-être ainsi dans quelques milliers d'années, le corail n'aura plus besoin de ses zooxanthelles, il aura intégré la totalité de leurs gènes dans son propre génome et sera devenu un vrai zoophyte. Finalement, le chevalier de Lamarck n'avait pas si tort en élaborant voici plus de 200 ans ses *lois de la nature* !

NOTES

1. Philosophie Zoologique, J.B. Lamarck, p. v (version originale, Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr/>).
2. *Ibid*, p. 235 (texte original, Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr/>).
3. *Ibid*, p. 256-257 (texte original, Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr/>).

4. Voir www.centrescientifique.mc

5. Système des Animaux sans vertèbres, J.B. Lamarck (1801) Déterville éd., Paris (Pietro CORSI, <http://www.lamarck.cnrs.fr/>).

BIBLIOGRAPHIE

- BOURDIER F.** (1971).– Esquisse d'une chronologie de la vie de Lamarck, cours de l'E.P.H.E. In: <http://www.lamarck.cnrs.fr/>, Pietro Corsi éd.
- DE BARY A.** (1879).– *Die Erscheinung der Symbiose*. Trubner KJ éd., Strasbourg.
- DOUGLAS A.** (1994).– *Symbiotic interactions*. Oxford University Press.
- FURLA P., ALLEMAND D., FERRIER-PAGES C., SHICK M.** (2005).– The symbiotic anthozoan: a physiological chimera between alga and animal. *Integr. Comp. Biol.*, 45, pp. 595-604.
- GANTES R. et QUIGNARD J.-P.** (2008).– *Alliances animales*. Belin Pour la Science.
- MARGULIS L.** (1993).– *Symbiosis in cell evolution. Microbial communities in the archean and proterozoic eons*. W. H. Freeman and Company, New York.
- MATTHYSSE A.G., DESCHET K., WILLIAMS M., MARRY M., WHITE A.R., SMITH W.C.** (2004).– A functional cellulose synthase from ascidian epidermis. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA*, 101, pp. 986-991.
- McCONNELL A.** (1990).– The flowers of coral - some unpublished conflicts from Montpellier and Paris during the early 18th century. *Hist. Phil. Life Sc.*, 12, pp. 51-66.
- NAKASHIMA K., YAMADA S., SATOU Y., AZUMA J., SATOH N.** (2004).– The evolutionary origin of animal cellulose synthase. *Dev. Gen. Evol.*, 214, pp. 81-88.
- NARDON P.** (1999).– Symbiosis as an example of an acquired character: neo-lamarckism or darwinism? *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 124 (1), pp. 39-52.
- RICHER S., MERLE P.-L., FURLA P., PIGOZZI D., SOLA F., ALLEMAND D.** (2003).– Characterization of superoxide dismutases in anoxia- and hyperoxia- tolerant symbiotic cnidarians. *Biochim. Biophys. Acta*, 1621, pp. 84-91.
- RICHER S., SABOURAULT C., FERRIER-PAGES C., MERLE P.-L., FURLA P., ALLEMAND D.** (2010).– Cnidarian-Dinoflagellate symbiosis-mediated adaptation to environmental perturbations. In: *Symbioses and Stress*. Seckbach J., Grube M., Eds., Springer, pp. 149-175.
- RUMPHO M.E., WORFUL J.M., LEE J., KANNAN K., TYLER M.S., BHATTACHARYA D., MOUSTAFA A., MANHART J.R.** (2008).– Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA.*, 105, pp. 17867-17871.
- SAPP J.** (2010).– Saltational symbiosis. *Theory in Biosciences*, 129, pp. 125-133.
- SELOSSE M.-A.** (2000).– *La Symbiose*. Vuibert.
- TURNBAUGH P.J., LEY R.E., HAMADY M., FRASER-LIGGETT C.M., KNIGHT R., GORDON J.I.** (2007).– The Human Microbiome Project. *Nature*, 449, pp. 804-810.
- VANDENHAUTE J.** (2009).– Y a-t-il un retour du lamarckisme? In: « *Comprendre l'évolution 150 ans après Darwin* », de Boeck éd., pp. 111-117.