

## Génome mitochondrial des plantes supérieures.

### Organisation moléculaire et expression

Dans le cas des mitochondries, l'étude génétique entreprise dès 1946 par Boris Ephrussi devait montrer chez une cellule végétale, celle de la levure, l'existence de caractères liés au génome mitochondrial.

#### I. Introduction

Les mitochondries sont de petits organites de la taille d'une bactérie que l'on trouve dans le cytoplasme des cellules eucaryotes. Les mitochondries ont une structure en forme de bâtonnet ou de sphère de 0,5 à 1  $\mu\text{m}$  de diamètre. **Leur nombre est variable selon l'activité métabolique.**

Elles sont le site des réactions terminales de la respiration cellulaire. Elles consomment de l'oxygène, dégagent du gaz carbonique et fabriquent de l'ATP, molécule de stockage de l'énergie dans la cellule. Les membranes internes contiennent une chaîne de transfert d'électrons, des pompes à protons et le complexe enzymatique responsable de la synthèse d'ATP.

Tous les animaux, plantes, champignons et presque tous les protozoaires contiennent des mitochondries.

Elles sont capables de se transformer selon les conditions environnantes, notamment en la présence ou en l'absence de dioxygène. Elles ont également la faculté de se diviser et possèdent leur propre information génétique (ADN).

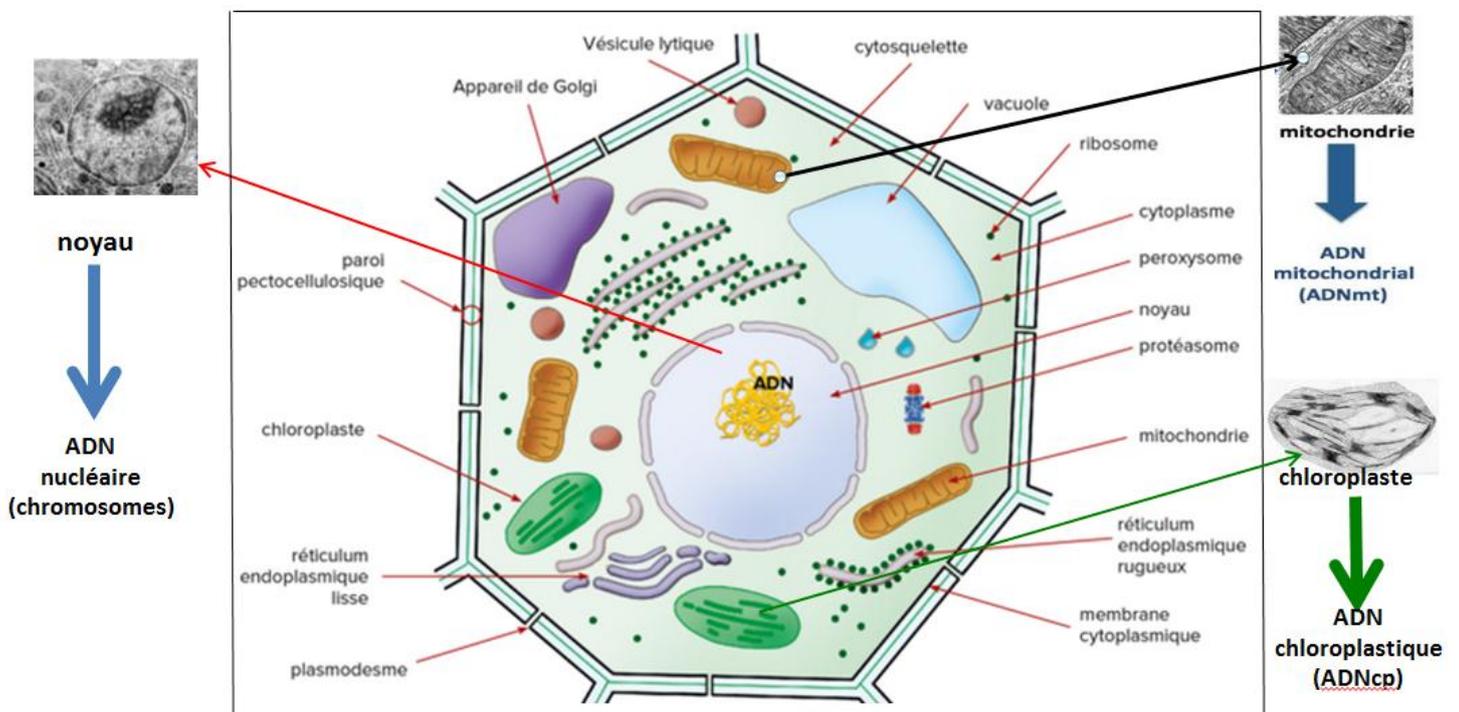


Figure 1. Répartition de l'ADN dans les trois organites dans une cellule eucaryote végétale

Seules les cellules végétales possèdent les **trois** organites pourvus d'un matériel génétique, d'un génome indépendant (et possédant également une double membrane) ; alors que les cellules animales sont dépourvues de chloroplaste. Elles n'en possèdent que deux : noyau et mitochondries.

Comme les chloroplastes, les mitochondries sont des organites à double membrane. Leur membrane interne est invaginée et forme de crêtes. Les enzymes catalysent les réactions du cycle de krebs sont localisées essentiellement dans la matrice mitochondriale ; alors que les complexes enzymatiques de la chaîne respiratoire sont membranaires et assurent à la fois un transfert d'électrons et une translocation de protons vers l'espace inter-membranaire.

La transmission des mitochondries et de leur génome est généralement uniparentale et maternelle. Quelques cas de transmission paternelle ou biparentale ont été observés.

## II. Taille

Les génomes mitochondriaux des organismes eucaryotes se caractérisent par leur grande diversité et d'organisation. Le génome mitochondrial des mammifères est compact, de petite taille (16 à 20 kpb) et constitué de plusieurs copies de molécules circulaires d'ADN bicaténaire. A l'opposé, le génome mitochondrial des plantes supérieures est de grande taille (200 à 2400 kpb) (tableau ci-dessous), comprenant des molécules circulaires d'ADN ainsi que des molécules linéaires. Le génome mitochondrial des algues rouges (*Chondrus crispus* et *Pylaiella littoralis*) est plus compact et son organisation ressemble à celle des génomes animaux.

Le taux de mutation du génome mitochondrial des végétaux est environ 100 fois plus faible que celui des animaux.

Tableau 1. Taille de quelques génomes mitochondriaux

Espèce		Taille (kpb)	Nb. gènes
<b>Homme</b>	<i>Homo sapiens</i>	<b>16</b>	-
Algue rouge	<i>Chondrus crispus</i>	25,8	51
Levure	<i>Schizosaccharomyces cerevisiae</i>	78	-
Hépatique (bryophyte)	<i>Marchantia polymorpha</i>	186	94
Arabette	<i>Arabidopsis thaliana</i>	366	58
Betterave	<i>Beta vulgaris</i>	386	-
Maïs	<i>Zea mays</i>	540	47
<b>Melon</b>	<b><i>Cucumis melo</i></b>	<b>2400</b>	-

### Exemple de plante: le blé

La taille (séquence nucléotidique) du génome mitochondrial du blé est de 453 kpb.

Le génome mitochondrial du blé comporte environ 200 gènes (des gènes permettant la synthèse de protéines ou d'ARN non traduits).

L'ADN mitochondrial (ADN mt) - du fait qu'il est polyploïde et qu'il existe en général plus d'une mitochondrie par cellule - représente **de 0,5 à 4% de l'ADN total** (Rauwolf et al, 2010).

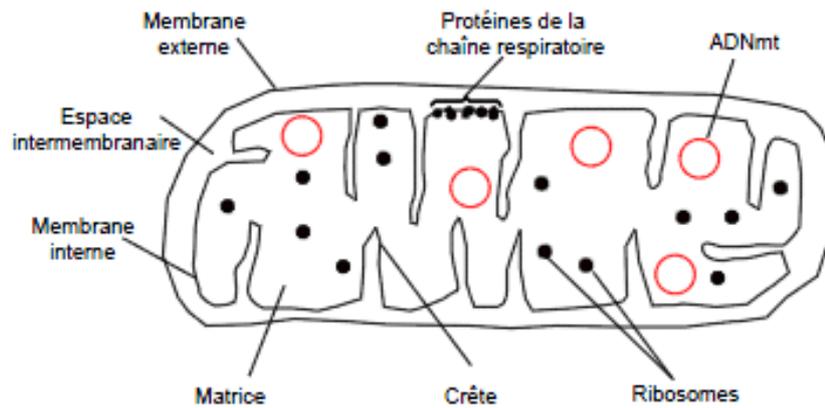


Figure 2. Structure de la mitochondrie montrant l'organisation et la localisation de l'ADN mitochondrial

### III. Caractéristiques du génome mitochondrial

Les génomes mitochondriaux des plantes supérieures possèdent des caractéristiques qui les distinguent de ceux des autres eucaryotes. Ils ont une taille plus importante et beaucoup plus variable, de **200 kpb chez les Brassicacées à 2500 kpb chez les cucurbitacées, contre 16 à 20 kpb chez les mammifères**. La plupart de l'ADN en excès est non codant et la structure du génome semble très fluide.

Ce sont des organites semi-autonomes : elles possèdent leur propre génome (ADN, gènes), des ribosomes 70S, des ARN, et une trentaine de protéines y sont synthétisées directement.

Malgré leur grande variabilité en taille, les génomes mitochondriaux des plantes semblent tous avoir le même contenu en information génétique : de 100 à 120 gènes, y compris ceux codant pour les ARN de transfert et les ARN ribosomiques. Ils codent pour certaines sous-unités des complexes de la chaîne respiratoire, de l'ATP synthase, des ribosomes et pour quelques protéines de fonction encore inconnue.

Un phénomène particulier a été décrit dans les mitochondries végétales, c'est l'«édition» des messagers. Le transcrit primaire, l'ARN directement transcrit de l'ADN, peut subir des modifications post-transcriptionnelles transformant spécifiquement certaines cytosines en uraciles. La conséquence en est une modification des codons de l'ARN messager, qui sera traduit en protéine. Avant cette découverte, la séquence d'acides aminés des protéines ne correspondant pas à la suite des codons de l'ADN, on avait pensé que le code génétique n'était pas le même chez ces organites que dans le reste du monde vivant ! C'est d'ailleurs partiellement vrai dans certaines mitochondries d'animaux ou de micro-organismes.

Une autre particularité remarquable des mitochondries végétales est qu'elles sont à l'origine d'un phénomène à hérédité maternelle, décrit depuis longtemps et très fréquent chez les plantes supérieures, **la stérilité mâle cytoplasmique**. Les plantes possédant un génome mitochondrial inducteur de stérilité sont incapables de fournir un pollen fécondant, le blocage pouvant se situer selon les cas à différentes étapes du programme de développement des organes mâles. L'expression de cette stérilité peut toutefois être contrebalancée par un (ou plusieurs) gène(s) nucléaire(s), dit(s) « restaurateur(s) de fertilité ». Les plantes « restaurées » produiront du pollen, même avec un génome mitochondrial inducteur de stérilité. Ce phénomène a été largement exploité

par les généticiens, puisqu'il permet de contrôler les croisements sans avoir à stériliser mécaniquement ou chimiquement les organes mâles des fleurs.

La caractéristique la plus frappante de génomes mitochondriaux est la **présence de séquences répétées variables en taille**. Ces séquences répétées sont impliquées dans des recombinaisons entre molécules d'ADN mitochondrial, une mitochondrie comportant plusieurs molécules d'ADN de tailles différentes résultant d'une intense activité recombinatoire. Cette flexibilité du génome mitochondrial est à l'origine d'une variabilité génétique importante. On peut ainsi trouver plusieurs types mitochondriaux au sein d'une même espèce et même au sein d'une même population, comme chez le thym. On peut aussi induire artificiellement cette variabilité en réalisant la fusion somatique de protoplastes (cellules débarrassées de leur paroi rigide) provenant d'espèces ou de genres différents.

Outre sa taille, le génome mitochondriaux des plantes supérieures se caractérisera par sa **plasticité** et son **organisation**. Il existe des chromosomes maîtres en perpétuel remaniements. Ces remaniements s'expliquent par la présence de **séquences répétées** directes ou indirectes et aboutissent à la formation d'un génome multipartite. Des recombinaisons inter et intra moléculaire sont possible.

## VI. Spécificité du génome mitochondrial

Les mitochondries des plantes renferment un génome spécifique, différent du génome nucléaire et du génome chloroplastique. Ce génome mitochondrial représente quelques % de l'ADN total et sa composition en bases est remarquablement constante pour toutes les plantes (**47% de G + C**). Par contre, sa taille varie de 200 kb à 2 500 kb suivant les espèces et il se présente, dans une plante, sous forme d'une population de molécules d'ADN plus ou moins hétérogènes qui dérivent, par recombinaisons, d'une grande molécule maîtresse propre à l'espèce.

## IV. Expression du génome mitochondrial

Comme pour les plastides, un certain nombre de gènes codent la synthèse de nombreux ARN messagers (mARNmt, de plus d'une vingtaine d'ARNt (tARNmt) et de trois catégories d'ARN ribosomiaux (rARNmt 26S, 18S et 5S) spécifiques aux mitochondries. Les deux derniers sont situés à proximité l'un de l'autre tandis que le premier est relativement distant. **Ce sont des gènes qui ne possèdent pas d'introns** (intron= région non codante dans la séquence d'un gène) ce qui n'implique pas obligatoirement la synthèse d'un ARN précurseur unique comme il en a été décrit dans les mitochondries chez l'homme.

On connaît aujourd'hui un certain nombre de gènes mitochondriaux codant localement la synthèse d'enzymes intervenant dans les processus respiratoires comme, par exemple, les sous-unités I, II et III de la cytochrome-oxydase, des sous-unités de la NADH déshydrogénase, le cytochrome b et les sous-unités 6 et 9 de l'ATPase.

La majorité des protéines présentes au sein de la mitochondrie est codée par le génome nucléaire puis transportée au sein des mitochondries où elles forment par le noyau puis des édifices protéiques complexes caractérisés par une double hérédité, nucléaire et mitochondriale.

L'ADN<sub>mt</sub> code pour les ARN<sub>t<sub>mt</sub></sub> 26S, 18S et 5S, spécifiques des mitochondries et pour au moins une vingtaine de ARN<sub>t</sub> également spécifiques. Les ribosomes mitochondriaux, différents de leurs homologues chloroplastiques, traduisent des ARNm transcrits par une ARN polymérase spécifique à partir de l'ADN<sub>mt</sub>; les protéines identifiées sont des sous-unités des complexes respiratoires de la membrane interne (cytochrome-oxydase, ATPase, apocytochrome-b) ainsi vraisemblablement qu'une protéine ribosomique et quelques polypeptides dont la nature et le rôle ne sont pas encore élucidés.

Plusieurs de ces gènes sont interrompus, chez certaines plantes, par des introns; peu de renseignements sont disponibles quant aux régions promotrices et il n'est pas impossible que le codon **CGG code l'arginine dans les mitochondries des plantes, au lieu du tryptophane dans le code universel.**

Il existe par ailleurs des séquences d'ADN chloroplastique insérées dans le génome mitochondrial; ces insertions ne sont pas fonctionnelles. Il s'agit donc d'un génome dont le réel contenu informationnel, tel qu'il est connu actuellement, ne diffère pas significativement de celui des animaux supérieurs et de celui de la levure; sa grande longueur et son aspect recombinogène sont cependant très particuliers. Il se transmet de façon maternelle stricte au cours des croisements sexués chez les angiospermes et l'on ne dispose pas encore, à part dans le cas de la stérilité mâle cytoplasmique, de mutants utilisables en génétique moléculaire. La recombinaison de l'ADN mt mise en évidence au cours de la fusion de protoplastes constitue certainement une alternative intéressante.

**Résumé :** Le génome mitochondriaux code pour :

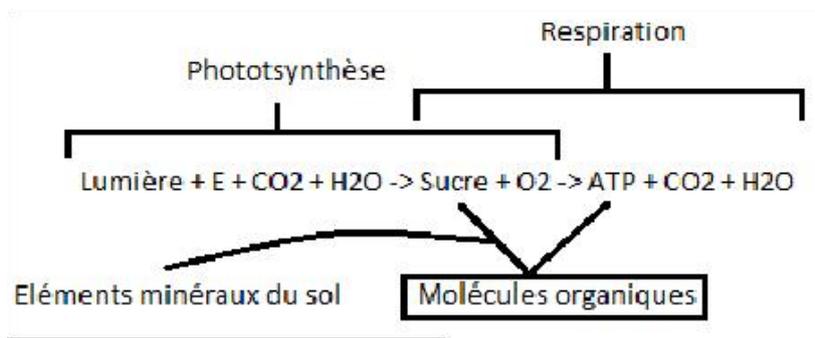
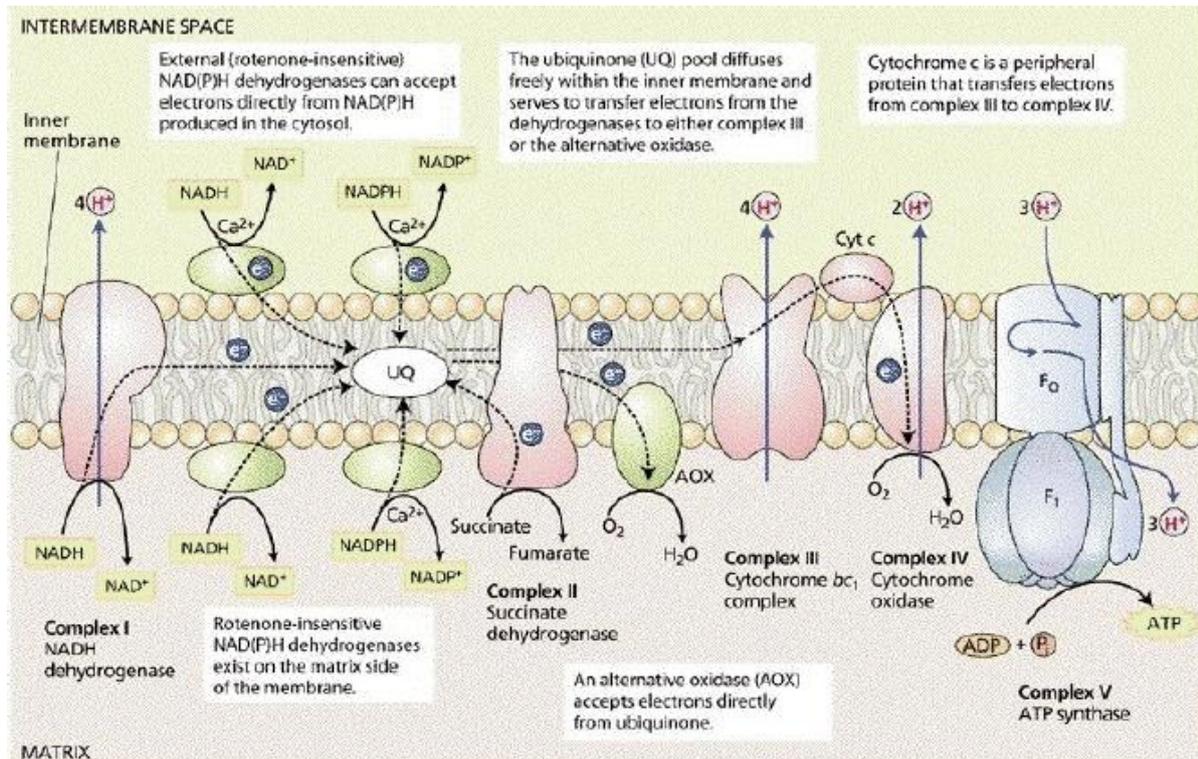
- 3 ARNr (26S, 18S, 5S)
- plusieurs protéines ribosomales
- plusieurs ARNt
- les sous unités NAD1 et NAD7 du complexe NADH déshydrogénase ou complexe I
- l'apocytochrome b du complexe bc1 ou complexe III
- 3 sous unités du complexe Cyt C ou complexe IV
- au minimum 4 sous unités du complexe ATP synthèse f0-f1 ou complexe V

## V. Cartes génétiques et physiques des génomes mitochondriaux

Les cartes génétiques et physiques des génomes mitochondriaux des plantes sont représentées sous la forme de cercles-maîtres. Un cercle-maître peut être défini comme une représentation sur un cercle de l'ensemble de l'information génétique d'un génome mitochondrial.

La caractéristique la plus frappante observée chez le génome mitochondrial de certaines espèces végétales est la présence de séquences répétées variables en taille, en nombre de répétition et en orientation sur le cercle-maître. Ces séquences répétées sont impliquées dans des recombinaisons entre molécules d'ADN mitochondrial, une mitochondrie comportant plusieurs molécules d'ADN de tailles différentes résultant d'une intense activité recombinatoire. Cette flexibilité du génome mitochondrial est à l'origine d'une variabilité génétique importante. On peut ainsi trouver plusieurs types mitochondriaux au sein d'une même espèce et

même au sein d'une même population, comme chez le thym. On peut aussi induire artificiellement cette variabilité en réalisant la fusion somatique de protoplastes (cellules débarrassées de leur paroi rigide) provenant d'espèces ou de genres différents. Les « cybrides » (pour cytoplasmes hybrides) obtenus disposeront de nouveaux génomes mitochondriaux, résultant de recombinaisons entre les ADN parentaux. Dans les croisements réalisés par les voies naturelles, le génome mitochondrial est très généralement hérité par voie maternelle (hérédité cytoplasmique) et ces événements ne se produisent pas.



## Conclusion

Le génome des mitochondries est moins utilisé, car il est très instable et très différents d'un individu à l'autre au sein d'une même espèce, il est fréquemment réarrangé.