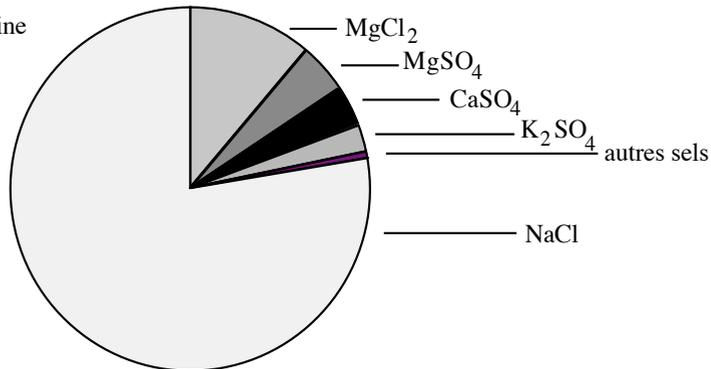


E

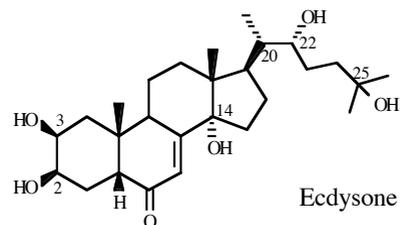
Eau de mer - Son pH est proche de 8,05-8,1, avec en moyenne 35 g L⁻¹ d'éléments minéraux, et pourrait descendre à 7,9 à la fin du siècle en rapport avec la montée du taux de CO₂ dans l'atmosphère. On définit la salinité en grammes de résidus solides par kg d'eau de mer, après conversion des carbonates en oxydes. La salinité moyenne des océans est de 34,7. Elle est plus forte en Méditerranée (environ 38), très élevée dans la Mer Morte (270), plus faible dans la Mer Noire (17,5) et dans la Caspienne (13) par suite des apports d'eau douce des grands fleuves. Les principaux gaz dissous sont N₂, CO₂, O₂ et le diméthylsulfure*. L'eau de mer loin des côtes est généralement pauvre en Fe, Mn, Zn et Cu. Il y a un gradient de concentration entre les eaux du littoral et celles de la haute mer, qui explique la répartition de diverses espèces du phytoplancton* en fonction de sa capacité à se développer en présence de taux faible de métal. Ainsi la concentration du cuivre est de l'ordre de 50 nM dans les baies et estuaires non pollués contre 0,4 nM seulement à la surface des eaux de haute mer.

ion	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Na ⁺	K ⁺	Br ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺
g kg ⁻¹	19,0	2,66	0,14	10,56	0,38	0,07	0,41	1,27

Composition saline de l'eau de mer

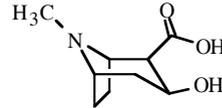


Ecdysone - Du grec ecdysis, ou mue. Stéroïde hormonal des insectes, dont l'action est de déclencher la mue. Cristallisée pour la première fois en 1954 par Karson et Butenandt à partir du ver à soie. Elle est produite par les glandes prothoraciques qui sont sous le contrôle de l'hormone prothoracicotrope (PTTH) provenant de cellules neurosécrétrices du cerveau. L'ecdysone est activée par hydroxylation, et reconnue par un récepteur intracellulaire qui est en même temps un facteur de transcription*. La mue est le résultat d'une cascade d'activations qui déclenche notamment la synthèse d'une



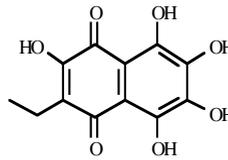
DOPA décarboxylase, à l'origine d'une chaîne de réactions aboutissant au tannage de la cuticule. Certaines plantes font des stéroïdes similaires ou phytoecdysones, qui sont des produits de défense ou des leurres.

Ecgonine - Un des alcaloïdes extraits des feuilles de coca, facilement transformé en cocaïne par estérification avec le méthanol et l'acide benzoïque (voir **Cocaïne**). Directement relié à un intermédiaire de la biosynthèse de la cocaïne.



Ecgonine

Échinochrome - L'échinochrome A est la 2,3,5,7,8-pentahydroxy-6-ethyl-1,4-naphthoquinone. Pigment rouge des œufs d'oursin (*Arbacia punctulata*) où il est stocké dans des granules intracellulaires, présent aussi dans d'autres organes. La fertilisation des ovules provoque une libération du pigment dans l'eau de mer. C'est à la fois un anti-oxydant et un complexant du fer.

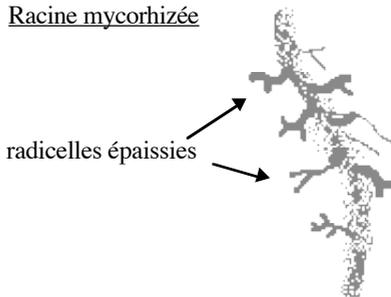


Echinochrome A

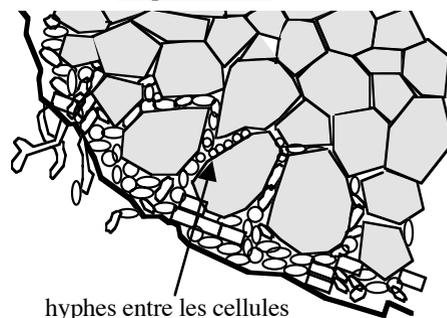
Écosystème - Comprend deux parties :

- 1 - un ensemble d'espèces vivantes en relation les unes avec les autres (une biocénose) ;
- 2 - l'environnement physico-chimique où évoluent ces espèces. Un aquarium est un écosystème miniature.

Ectomycorhizes - Mycorhizes associées aux racines des plantes sans pénétrer à l'intérieur des cellules. On reconnaît deux parties : des hyphes formant un manchon autour de la racine, et des filaments qui s'insinuent entre les cellules. C'est le cas de *Pisolithus tinctorius*, connu pour son association avec le pin. Ce type d'association est fréquent chez les arbres des pays tempérés. Les racines modifiées par le partenariat perdent leurs poils absorbants qui sont remplacés fonctionnellement par le mycélium du champignon. Celui-ci modifie sa morphologie modulée au contact de l'hôte. Le feutrage mycélien autour de la racine émet des hyphes dans le sol à la recherche des sources nutritives. Les principaux échanges entre le champignon et la plante se produiraient au contact des cellules. Le feutrage mycélien interne à la racine est désigné dans la littérature comme le réseau de Hartig ^[1] et c'est par lui que se feraient les échanges.

Racine mycorhizée

racelles épaissies

coupe de racine

hyphes entre les cellules

1 Nylund YE (1980) *New Phytol.* **86** : 373-378 ;
Lei J & Dexheimer J (1988) *New Phytol.* **108** : 329-334.

Les ectomycorhizes comprennent donc trois parties : les hyphes propagées dans le milieu extérieur assumant les rôles d'exploration et de collecte, le manchon mycélien autour de la racine et le réseau de Hartig.

Les ectomycorhizes ne se rencontrent pratiquement que dans les plantes ligneuses et restent minoritaires auprès de l'ensemble des plantes vasculaires, ne concernent que 5 % des espèces, mais dominent sur les racines des arbres dans les forêts des pays tempérés [2]. Les grandes étendues forestières donnent par conséquent une grande importance à ces associations autant sur le plan économique que dans les équilibres naturels. Les champignons mycorhiziens colonisent au moins 140 genres de plantes parmi les pinacées, abietacées, myrtacées, fagacées, ulmacées, salicacées et autres. Un même arbre peut contenir plusieurs mycorhizes. Les champignons ectomycorhiziens sont parfois des ascomycètes (truffes), plus couramment des basidiomycètes (amanites, chanterelles, cortinaires). Les truffes associées aux chênes et aux noisetiers sont bien connues, et sont dues à des ascomycètes du genre *Tuber*, dont *T. melanosporum* (la truffe noire du Périgord) qui se récolte de Novembre à Mars, et *T. aestivum* de mai à septembre. Les fructifications dites hypogées sont faites sous la surface du sol. Les basidiomycètes comme les amanites font des fructifications au-dessus du sol, par exemple l'amanite tue-mouche (*Amanita muscaria*), qui est associée à des hôtes très variés : bouleau, épicéa, sapin de Douglas ou eucalyptus. L'influence de la plante est responsable des fructifications du champignon, dont les cèpes, girolles, lactaires et trompettes-des-morts que nous récoltons en forêt. L'azote et le phosphore sont les principaux éléments limitants des sols des forêts. Les mycorhizes contiennent du phosphore à l'état de phytate* dans leurs vacuoles, et peuvent réduire le nitrate en ammoniac comme le fait la plante. Les champignons sont capables de se développer à la fois sur ammoniac et sur un acide aminé comme source azotée [3].

Grâce à ses ectomycorhizes un végétal peut donc s'approvisionner en azote provenant des matières organiques, au moins par voie indirecte. Du côté champignon, la libération d'ammoniac à partir des matières organiques peut aussi faire figure de détoxification. En effet, la microflore du sol manque assez souvent de carbone par rapport à l'azote présent. Elle va chercher à récupérer ce carbone à partir des molécules organiques azotées comme les acides aminés et leurs produits de transformation, pour prélever la chaîne carbonée et se débarrasser de l'azote en excès. En outre les champignons contribuent à collecter les oligo-éléments et à détoxifier les métaux lourds présents en excès. La symbiose entre un arbre et ses mycorhizes se traduit donc par des échanges réciproques.

Tous les champignons sont hétérotrophes pour le carbone et ont donc besoin de constituants organiques, et même assez souvent de vitamines comme la thiamine et la biotine. Le champignon récupère efficacement des éléments minéraux, y compris le potassium provenant de la dégradation des feldspaths qu'ils arrive à corroder, et collecte efficacement les phosphates. La plante fournit en retour des sucres (le plus souvent des hexoses) que le champignon transforme en alcool du type mannitol ou arabitol. Le champignon se présente comme un collecteur pour la diffusion d'hexoses, qu'ils viennent du végétal ou de l'hydrolyse de la cellulose par les germes du sol.

2 Malloch DW, Pirozynski KA & Raven PH (1980) *Proc. Natl Acad. Sci.* **77** : 2113-2118 ; Francis R & Read DJ (1994) *Plant Soil* **159** : 11-25.

3 Tibbett M, Hartley M & Hartley S (2000) *J. Basic Microbiol.* **40** : 393-395 ; Nasholm T & Persson J (2001) *Physiol. Plant.* **111** : 419-426.

On estime que les champignons mycorhiziens consomment une part non négligeable des produits de la photosynthèse pouvant s'élever dans certains cas à plus de 30 %. L'inoculation de plantes de pépinières par des champignons, par exemple les sapins de Douglas destinés au reboisement, accélère leur croissance. L'importance des ectomychorizes en économie forestière a conduit des chercheurs finlandais à se préoccuper de la toxicité des pesticides utilisés pour protéger les arbres [4]. Certains fongicides (propiconazole*, chlorothalonil) se sont montrés beaucoup plus toxiques que des insecticides (cyperméthrine*) ou des herbicides (glyphosate*, linuron*). Chose curieuse, certains herbicides stimulaient même la croissance des ectomychorizes.

Édestine - Protéine de 300 kDa, présente dans *Cannabis sativa* et d'autres espèces de composition $\alpha_3\beta_3$. Les sous-unités de 27 et 23 kDa sont liées par des ponts disulfures. L'édestine représente 65 % de la masse des graines.

EDTA - Ethylènediamine-tétra-acétate. Agent complexant très utilisé pour séquestrer le fer ferrique, les cations des métaux lourds, divers cations divalents (Mg^{2+} , Ca^{2+} , Mn^{2+}).

EF - Facteurs d'élongation* utilisés au cours de la traduction* sur les ribosomes.

Effet de serre - Réchauffement climatique général causé par un certain nombre de gaz de l'atmosphère qui retiennent la chaleur induite par le rayonnement solaire ainsi que l'énergie du rayonnement thermique de la surface du sol et des mers. La terre reçoit en moyenne 350 watts par m^2 , soit sur une surface perpendiculaire aux rayonnement solaire environ 1360 watts par m^2 . Les gaz à effet de serre retiennent l'infrarouge émis par la surface et le transforment en chaleur en fonction de l'énergie absorbée et de la vibration des liaisons moléculaires. La vapeur d'eau est responsable de plus de la moitié de l'effet de serre, mais les effets de l'eau sont rendus complexes par la formation des nuages, qui réfléchissent de l'énergie à la fois vers le sol et vers l'espace (albedo). La nébulosité est soumise à de nombreux facteurs. Elle est encouragée par les aérosols et poussières formant des germes de condensation (trainées des avions). Aussi les discussions sur l'effet de serre laissent-elles souvent de côté le rôle de la vapeur d'eau. Les autres gaz sont le CO_2 , présent à 375 ppmv dans l'atmosphère et le principal responsable de l'effet de serre, le CH_4 (1,8 ppmv), le N_2O (0,31 ppmv, 0,275 au début du xx^e siècle) et l'ozone (0,03 ppmv mais variable). Les chloro-fluorocarbures (CFC) ajoutent leurs effets. L'influence des activités humaines dans l'augmentation des gaz à effet de serre comme le CO_2 a été démontrée par les études de composition en isotopes.

Élastase - EC 3.4.21.11. Protéase* animale spécifique de l'élastine (tendons, ligaments, paroi des artères et des bronches). L'enzyme est proche de la trypsine par sa structure et sa séquence, est activée à partir d'un propeptifde (proélastine). Une enzyme similaire a été trouvée chez des micro-organismes (*Pseudomonas aeruginosa*, *Myxobacter*).

Electron-volt - Unité d'énergie définie comme l'énergie acquise par un électron accéléré par une différence de potentiel de 1 volt : $1 \text{ eV} = 1,6 \cdot 10^{-19}$ joules.

Éleuthérine - (9R,11S)-éleuthérine. Pigment jaune d'*Eleutherina bulbosa*. Inhibiteur de la topo-isomérase* II, activité partagée par des dérivés voisins, les lapachones, dans la famille des pyrano-naphthoquinones.

Éliciteur - Tout facteur organique ou minéral pouvant induire la formation de phytoalexines* chez une plante, et de façon générale une réaction de défense. Jouant ce rôle sont des glucanes appartenant à la paroi des champignons pathogènes, facilement obtenus par un traitement thermique à des fins expérimentales. Des enzymes produites par le champignon, comme dans le cas de *Trichoderma viride**, agissent également comme éliciteurs. Parmi les composés les plus actifs sont des β -1,3-glucanes ramifiés en β -3,6 avec une masse moléculaire d'environ 10 kDa. Servent aussi d'éliciteurs des oligosaccharines* détachés de la paroi végétale, soit par des enzymes apportées par le champignon au cours de son invasion, dont les cellulases font partie, soit par des enzymes de l'hôte libérées de la paroi par le traumatisme. La flagelline des bactéries pathogènes intervient comme éliciteur, qui est reconnu par un récepteur porté par la plante et présent chez *Arabidopsis*. La paroi cellulaire reconnaît probablement les éliciteurs par des lectines*. Les sels de métaux lourds (Hg, Cu) ont une action similaire.

Il s'agit donc d'un système d'alerte peu spécifique qui permet à la plante de mobiliser ses défenses. La réaction de défense induite par les éliciteurs se traduit par la synthèse de produits volatils et de composés intracellulaires tels que le jasmonate*, qui déclenche à son tour l'expression de divers gènes de stress. L'apport artificiel de substances ayant qualité d'éliciteurs permet d'améliorer la résistance aux pathogènes des plantes cultivées. L'emploi de certaines décoctions végétales, en particulier faites à partir d'orties, est bien connu empiriquement des jardiniers.

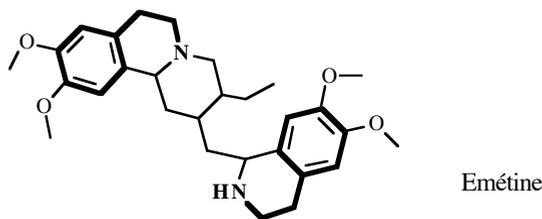
ELISA - Technique classique de recherche : *Enzyme-linked Immunosorbent Assays*. Un antigène fixé sur un support (verre ou membrane) est reconnu par une globuline IgG anticorps. Le complexe fixé est reconnu à son tour par un deuxième anticorps anti-IgG fourni par une espèce animale différente, et soudé à une enzyme permettant la détection du nouveau complexe formé entre antigène-anticorps et anticorps anti-IgG + enzyme. On utilise souvent la peroxydase et une réaction colorée. Il existe de nombreuses variantes de cette technique. Par exemple l'anticorps peut être immobilisé sur le support et c'est l'antigène qui est soudé à une enzyme. L'antigène ainsi conjugué est mis en compétition avec l'antigène libre du milieu à doser. La quantité d'antigène conjugué à l'enzyme, retenu par le support et dosé par la réaction enzymatique, varie inversement avec l'antigène compétiteur libre.

Elliptone - Roténoïde* abondant dans la racine de *Derris elliptica*, une fabacée tropicale grimpante (Hawaii, îles du Pacifique) contenant aussi de la roténone* et du malaccol*.

Embden-Meyerhof-Parnas (voie de) - Dite voie glycolytique ou voie EMP. Voir **Glycolyse**. À partir du glucose-6P par la glucose-6-phosphate isomérase*, l'axe principal est : fructose-6P \longrightarrow fructose-1,6-BP \longrightarrow triose-phosphates \longrightarrow 3-phosphoglycérate \longrightarrow 2-phosphoglycérate \longrightarrow PEP* \longrightarrow pyruvate*. Cette voie transforme une molécule de glucose en deux molécules de pyruvate, avec production nette de 2 NADH et 2 ATP. Elle est empruntée aussi par la gluconogénèse*. Le pyruvate est décarboxylé et oxydé en acétyl-CoA, précurseur de l'éthanol dans la fermentation alcoolique de la levure. Celle-ci a permis historiquement l'élucidation de cette voie et les premiers progrès des connaissances sur le métabolisme cellulaire. Voir aussi **Glucose (métabolisme du)**.

Éméatine - Alcaloïde isoquinoléique* principal tiré de l'Ipeca (*Cephaelis ipecacuanha*), arbuste d'Amérique du Sud. Formé par la condensation de deux molécules de

phényléthylamine avec le noyau en C-9 d'origine terpénique. Utilisé pour lutter contre les amibiases.



EMP (voie) - Voir Embden-Meyerhof-Parnas (voie de).

Emulsifiants - Produits complexes, libérés principalement par de nombreuses espèces bactériennes, également chez les eucaryotes, notamment dans les plantes (saponines*), leur permettant d'émulsionner les huiles et les graisses [5]. Les émulsifiants forment un sous-groupe de détergents qui facilite la dispersion d'un liquide dans un autre non miscible sous forme d'une émulsion stable. Ils tendent à se concentrer à la limite des deux phases grâce à leurs propriétés amphipathiques par leurs groupes polaires et non polaires.

De nombreux agents émulsifiants sont produits dans la nature, avec des structures chimiques et des masses moléculaires très diverses. Les agents émulsifiants ont été particulièrement étudiés chez les *Acinetobacter** capables de se développer sur hydrocarbures*. L'émulsifiant ou bioémulsant est généralement constitué de polysaccharides complexes et de protéines, libérés de la surface cellulaire par une estérase, et il en existe une grande variété en fonction des espèces et des souches. Un *A. radioresistens* fait de l'alsan, un émulsifiant composé d'un polysaccharide anionique attaché par liens covalents à de l'alanine et 3 protéines différentes, dont la plus grosse (45 kDa) joue le rôle essentiel dans le pouvoir émulsifiant et présente de fortes homologies avec la porine* *OmpA* [6]. Dans d'autres souches, la partie polysaccharidique joue un rôle important. Le polysaccharide complexe de l'émulsant dans *A. venetianus*, contient de la *D*-galactosamine, de la 2-désoxy-*N*-galactosamine et de l'acide *L*-galactosamine uronique, soit des unités relativement "exotiques". Ce polysaccharide porte des acides gras attachés par liens esters ou amidiques. La partie protéique permettrait de former des micelles ou des microvésicules autour de la phase hydrophobe et de faciliter la décharge de celle-ci à travers la membrane cellulaire. Tous ces constituants largués par les bactéries semblent avoir une importance considérable dans l'environnement, facilitant les biodégradations de substances hydrophobes, stabilisant les biofilms*, facilitant l'adhérence aux végétaux et participant éventuellement à des mécanismes de défense ou des infections à caractère pathogène. Ils sont activement étudiés en vue des applications.

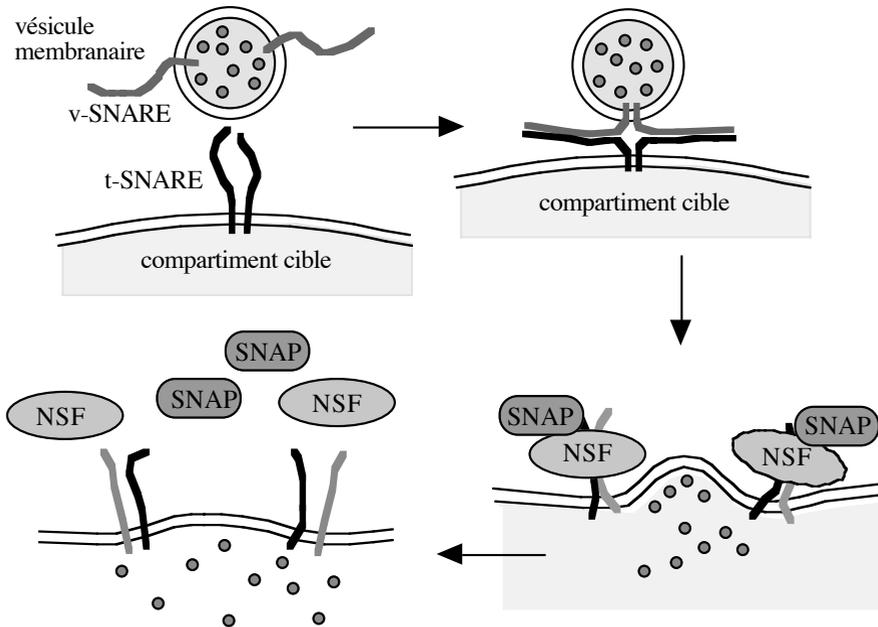
Emulsine - Mélange d'enzymes présent dans les amandes amères, hydrolysant l'amygdaline* avec libération de cyanure.

Endocyttaire (voie) - Mécanisme de fusion entre membranes délimitant des compartiments cellulaires différents. Elle opère dans le trafic des vésicules intracytoplasmiques ou dans l'endocytose, par laquelle des vésicules membranaires entou-

5 Ro EZ & Rosenberg E (2001) *Environ. Microbiol.* **3** : 229-236.

6 Toren A, Segal G, Ron EZ & Rosenberg E (2002) *Environ. Microbiol.* **4** : 257-261.

rant des macromolécules ou des particules virales peuvent décharger leur contenu dans la cellule. Le processus inverse est l'exocytose. Des protéines solubles appelées SNAP (*Soluble NSF Attachment Protein*) sont reconnues par les protéines SNARE (*SNAP Receptors*) spécifiques des deux compartiments à fusionner : v-SNARE (v pour "vésicule") et t-SNARE (t pour "target" ou cible). Un complexe de fusion met en contact SNAP et SNARE. Une protéine essentielle pour la fusion est NSF (*N-ethylmaleimide Sensitive Factor*) qui est une ATPase. L'hydrolyse de l'ATP par NSF permet la dissociation du complexe NSF/SNAP/SNARES comme l'indique le schéma. L'endocytose et l'exocytose sont des processus spécifiques, contrairement à la pinocytose*.



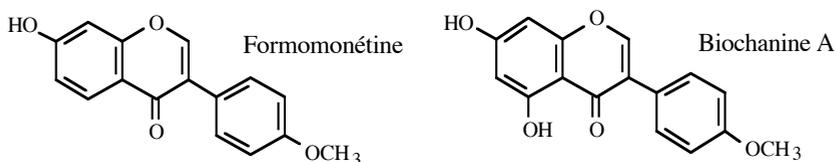
Endocytose - Fonction biologique fondamentale réservée aux eucaryotes, permettant l'entrée par internalisation d'éléments du milieu extracellulaire, c'est-à-dire à l'aide de vésicules limitées par une membrane. L'endocytose de phase fluide ou pinocytose permet d'internaliser une gouttelette de fluide extérieure chargée non spécifiquement des éléments dissous qu'il contient. L'endocytose à récepteurs internalise par invagination membranaire en des sites spécialisés ou "puits" des éléments spécifiques reconnus par récepteurs, et les transporte à l'intérieur de la cellule par vésicules mantelées (recouvertes de clathrine*). La phagocytose concerne l'internalisation de particules solides ou de bactéries.

L'adaptateur AP2 est un hétérotétramère qui a un rôle central dans l'endocytose réglée par clathrine. Il se lie aux récepteurs membranaires tels que les RTK* destinés à être internalisés et s'attache en même temps au réseau de clathrine. La littérature a l'habitude de désigner par "cargo" le groupe formé par le récepteur activé et les protéines associées. L'AP2 interagit avec les protéines impliquées dans la formation des vésicules recouvertes de clathrine. Il a 4 sous-unités dont les plus grandes sont α et $\beta 2$. Chacune a un domaine principal et un prolongement ou "oreille" (*ear domain*), séparés par un segment intermédiaire. La polymérisation de la clathrine est encouragée par l'oreille de la sous-unité $\beta 2$. Le rôle de l'oreille de

la sous-unité α , de structure voisine, est de s'accrocher aux protéines accessoires nombreuses qui règlent le voyage des vésicules vers leur destination, dont l'eps15 (protéine impliquée dans l'endocytose du récepteur de l'EGF ou *Epithelium Growth Factor*), l'epsine*, l'amphiphysine (une protéine associée aux vésicules synaptiques), l'AP180, l'auxilie* et Dab2 (un adaptateur nécessaire à l'assemblage de la clathrine). Il est devenu certain que la mono-ubiquitination des récepteurs et la disposition des segments d'ubiquitine* sur la protéine est un langage de reconnaissance qui prend en charge le voyage des vésicules d'endocytose et leur décharge à destination.

Endomycorhizes - Mycorhizes* contractant une association avec environ 80 % des espèces végétales, essentiellement chez les plantes herbacées, quelques espèces ligneuses, comme les peupliers, les eucalyptus et la plupart des plantes cultivées. Les gymnospermes (sauf les pinacées) sont concernées, ainsi que bon nombre de ptéridophytes et de mousses au niveau de leurs gamétophytes. Certaines plantes sont dépourvues de mycorhizes : brassicacées, *Arabidopsis* et diverses espèces. Chez certaines angiospermes nitrophiles, l'absence de mycorhization en milieu riche en azote pourrait leur conférer un avantage concurrentiel. Parmi les endomycorhizes, les plus nombreuses sont les mycorhizes vésiculaires et arbusculaires, engendrées par des glomales, qui sont des mucoracées, et appelés VAM*. Le genre *Gigaspora* colonise des plantes variées telles que le poireau, le coton et l'acacia. La culture *in vitro* de ces champignons nécessite des techniques particulières, mais ne permet pas toujours d'observer des fructifications, ce qui complique la détermination des espèces. L'association plante-champignon est très peu spécifique.

L'association entre VAM et racines résulte d'une séquence complexe d'interactions mutuelles. Elles rappellent étroitement les mécanismes génétiques mis en jeu au cours de la nodulation des racines de légumineuses par un *Rhizobium*. Plusieurs produits exsudés à partir des racines de plantes attirent le champignon et ont été identifiés, comme les strigolactones*. Les racines de trèfle carencé en phosphore émettent des isoflavonoïdes* qui induisent la croissance du champignon, sa différenciation et sa pénétration dans la racine [7]. Ces substances ont été considérées comme des phytoalexines*. Deux isoflavonoïdes stimulent à la dose de 5 ppm les VAM à partir des racines de trèfles, ont été isolés. Il s'agit de la formomonétine et de la biochanine A. D'autres substances ont été isolées à partir des racines de *Lotus japonicus*. Ce sont des sesquiterpènes, strigolactones* et analogues, actifs à des concentrations très faibles.



On estime que les endomycorhizes et en particulier les VAM ont une importance majeure dans la diversification de la flore et la répartition des plantes. Leur reproduction est asexuée et se fait par spores contenant de nombreux noyaux, avec pour conséquence la présence dans les hyphes d'une population de noyaux géné-

7 Nair MG et coll. (1991) *Appl. Environ. Microbiol.* **57** : 434-439 ;
Tsai SM & Phillips DA (1991) *Appl. Environ. Microbiol.* **57** : 1485-1488.

tiquement hétérogènes. Cette situation est relativement exceptionnelle dans le monde vivant et implique un mode d'évolution particulier [8].

Endonucléases - Enzyme scindant une chaîne d'acide nucléique par hydrolyse d'une liaison phosphodiester entre nucléotides. Chaque endonucléase est spécifique de l'ADN ou de l'ARN, bicaténaire ou monocaténaire. On distingue les endonucléases de type I, comme l'AP lyase*, qui opèrent selon un mécanisme particulier, alors que les autres sont des hydrolases, endonucléases de restriction* et endonucléase IV* dans le type II. Diverses endonucléases président à la réplication, à la réparation, à la résolution entre portions d'ADN au cours de la recombinaison. La structure locale de l'acide nucléique détermine leur activité. Voir la revue de Nishino et coll. [9]. Voir aussi DNase.

Endonucléase III - EC 4.2.99.18. Enzyme de réparation de l'ADN, observée des bactéries aux mammifères, bien étudiée chez *E. coli* (Nth), a l'activité d'une AP-lyase*. Elle contient un centre [4Fe-4S] caractérisé par son spectre Raman, et sa spécialité est de fonctionner à la fois comme ADN N-glycosylase* et comme AP-lyase (voir Excision-réparation). Elle contribue à enlever les bases altérées issues d'une modification chimique de l'ADN et engendre un site apyridimique ou apurinique (AP), puis l'activité AP-lyase scinde d'une façon particulière le squelette phosphodiester, facilite l'apparition d'une extrémité 3'OH libre à partir de laquelle l'ADN-polyomérase I fera une synthèse réparatrice, déplaçant la coupure de plusieurs nucléotides côté 5'. La ligase* scelle la coupure restante. L'endonucléase III n'est pas très spécifique, reconnaît et élimine la 5,6-dihydroxythymine, l'uracile et d'autres bases. La structure de Nth de *E. coli* est connue [10]. Le noyau [4Fe-4S] semble rester en permanence à l'état oxydé, et son rôle semble être d'aider la protéine à se lier à l'ADN par une structure de type inhabituel.

Endonucléase IV - EC 3.1.21.2. Codée par *nfo*. Enzyme bactérienne de réparation de l'ADN après lésion par oxydation. Distincte de l'endonucléase III*. Fait partie des endonucléases de classe II. Une base endommagée est détachée du désoxyribose par une glycosylase, l'ADN localement apurinique ou apyrimidique est alors hydrolysé par l'endonucléase IV sur la liaison phosphodiester en 5' de la lésion, laissant une extrémité 3'OH libre et une extrémité désoxyribose 5'-phosphate. L'enzyme possède aussi des activités hydrolytiques secondaires, libère un 3' bloqué par un phosphoglycolaldéhyde ou d'autres groupements. Chez *E. coli*, c'est une enzyme monomérique contenant du zinc.

Endonucléases de restriction - ou Endonucléases restrictives. Découvertes en 1974 par le Suisse Werner Harber, qui a partagé en 1978 avec Daniel Nathans et Hamilton Smith le prix Nobel de médecine pour les application en génétique moléculaire. Ces endonucléases de source bactérienne n'hydrolysent un ADN bicaténaire que lorsqu'elles rencontrent une séquence déterminée longue de 4 à 7 paires de bases. Le terme de restriction a été utilisé à l'origine car elles permettaient à certaines souches de colibacille de freiner une infection virale. Ces endonucléases sont interprétées comme des enzymes de défense contre un ADN étranger, leur

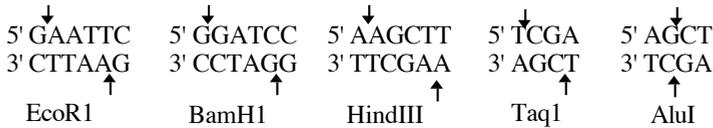
8 Kuhn G, Hijri M & Sanders IR (2001) *Nature* **414** : 745-748.

9 Nishino T, Ishino Y & Morikawa K (2006) *Curr. Opin. Struct. Biol.* **16** : 60-67.

10 Kuo C-F Jr, McRee DE, Fisher CL, O'Handley SF, Cunningham RP & Tainer JA (1992) *Science* **258** : 434-440 ; Thayer MM, Ahern H, Xing D, Cunningham RP & Tainer JA (1995) *EMBO J.* **14** : 4108-4120.

activité étant accompagnée de la méthylation par S-adénosylméthionine* des séquences reconnues dans la bactérie hôte, laquelle protège ainsi son ADN. Les endonucléases restrictives sont des outils de base du clonage des gènes et des opérations du génie génétique. Celles qui sont utilisées, dites de type II, sont dépourvues d'activité comme enzymes de méthylation de l'ADN, contrairement aux enzymes de types I ou III. Ces dernières sont plus complexes et coupent l'ADN à des positions éloignées du site de reconnaissance. Dans le type IV, l'endonucléase n'agit que sur un ADN méthylé. Toutes ces enzymes ont besoin de cations divalents pour fonctionner. Bien que quelques dizaines d'enzymes de type II soient utilisées dans la pratique courante et fassent d'ailleurs l'objet d'un commerce très actif, on en connaît près de 900.

Les sites reconnus sur l'ADN sont très souvent des séquences palindromiques*. La figure donne seulement quelques exemples. Lorsque les hydrolyses ne sont pas en face l'une de l'autre (flèches), les fragments ont des extrémités monocaténaires complémentaires, dits bouts collants, car ils peuvent se réassocier pour reconstituer la continuité d'un ADN après action réparatrice d'une ligase*. Les coupures ont parfois lieu en face l'une de l'autre pour former des bouts "francs" (*blunt ends*). Les séquences cibles comportant 6 pdb sont plus rares que celles qui n'en contiennent que 4. Ainsi EcoR1 est adaptée à la fragmentation d'un plasmide en 2 ou 3 morceaux, tandis que Taq1 fait des fragments beaucoup plus courts et nombreux.

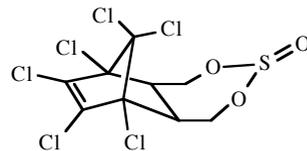


Endophyte - Littéralement être vivant qui vit à l'intérieur d'un autre être vivant. Ce terme est surtout utilisé dans le règne végétal pour désigner des bactéries et des champignons qui se développent à l'intérieur des plantes. Le nombre de ces associations est certainement immense dans la nature, et correspondent à une symbiose*, un mutualisme*, un parasitisme*, sans que la frontière exacte entre ces différentes situations soit toujours facile à établir.

Endosome - Vésicule endocytaire. Voir **Endocytose**.

Endospore - Spore formée à l'intérieur d'une cellule dite végétative, et libérée après destruction de celle-ci. La spore et la cellule végétative résultent d'une division asymétrique déclenchée par des facteurs du milieu et mettant en jeu pas moins de 80 gènes chez les *Bacillus*, connus pour faire des spores particulièrement résistantes à la chaleur, possédant de l'acide dipicolinique, une paroi épaissie et une teneur en eau très basse. Voir **Résistance (formes de)**.

Endosulfan - Insecticide polychloré utilisé dans la lutte contre les acariens. Toxique et à usage limité.



Endosulfan

Enniatines - Antibiotiques et phytotoxines polypeptidiques de *Fusarium**, agissant généralement non spécifiquement comme ionophores*, inhibent la germination et entraînent la nécrose des feuilles chez de nombreuses espèces végétales, notamment sur la pomme de terre. Leur synthèse est catalysée par l'enniatine synthase, une protéine multifonctionnelle de 347 kDa agissant sur le principe des NRPS*. L'enzyme utilise l'acide D-2-hydroxyvalérique, des L-aminoacides ramifiés, la