



Les végétaux marins ou le succès de poupées russes

Auteur : Bruno DE REVIERS

Professeur, Muséum national d'histoire naturelle

Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, Équipe Exploration, Espèces et Évolution (3E), Paris

Le monde marin recèle une extraordinaire diversité de formes de vie. Il y coexiste des organismes eucaryotes (c'est-à-dire dont le matériel génétique est inclus dans un noyau, au sein de cellules compartimentées [voir la fiche *Sommes-nous constitués d'une association de procaryotes ?* [5]), des organismes procaryotes (comme les bactéries) et des virus. Visibles à l'œil nu et parfois de grande taille ou au contraire microscopiques, ces organismes assurent des fonctions écologiques majeures sur notre planète. Ainsi, le dioxygène que nous respirons provient pour moitié d'un assemblage très diversifié d'organismes marins eucaryotes et procaryotes qui, comme les plantes ont la capacité de faire la photosynthèse. La photosynthèse est un processus qui assure la fabrication de la matière vivante à partir de l'énergie solaire et du gaz carbonique. L'énergie lumineuse est captée par la chlorophylle, un pigment vert. D'autres pigments de couleurs diverses (rouges, bleus, dorés) lui servent d'antenne collectrice de lumière, conférant des teintes variées aux organismes ; c'est notamment le cas chez les algues. Les recherches réalisées au cours des 60 dernières années ont permis de retracer l'origine et l'évolution de la photosynthèse au sein des êtres vivants. Il apparaît que la photosynthèse, inventée par des bactéries, a été acquise plusieurs fois par diverses lignées d'organismes sans liens directs de parenté. Ces résultats expliquent aussi pourquoi tous les organismes capables de photosynthèse ne sont plus regroupés en un seul ensemble dans les classifications modernes.

Les organismes capables de photosynthèse sont dispersés dans l'arbre du vivant

Les zostères de l'Atlantique ou les posidonies de Méditerranée, comme quelques autres phanérogames, se sont installées dans le milieu marin, ce qui est très inhabituel pour des plantes à fleurs. Ce sont des plantes vertes, rien d'étonnant donc à ce qu'elles soient capables de photosynthèse comme les autres plantes. Il en est de même pour les algues vertes et pour les algues rouges qui, toutes, appartiennent à la lignée des Plantae (ou Archaeplastida). En revanche, certaines algues ont des liens de parenté beaucoup plus inattendus. Les dinophytes par exemple, des algues planctoniques très éloignées des plantes, sont le groupe frère d'un groupe de parasites, les apicomplexes (ou sporozoaires), dont certains représentants pathogènes sont à l'origine de graves maladies comme le paludisme ou la toxoplasmose. Les euglénophycées, également planctoniques, sont elles aussi apparentées à un groupe de parasites parmi lesquels on peut citer les trypanosomes transmis par la mouche tsé-tsé et à l'origine de la maladie du sommeil. Un groupe d'algues, les chlorarachniophycées, se nichent au sein des rhizaires, des amibes à long filopodes tels que les radiolaires ou les foraminifères. Les algues brunes qui couvrent les rochers littoraux ainsi que les autres algues brun-doré comme, par exemple, les diatomées, sont, comme les euglénophycées, les chlorarachniophycées et les dinophytes, très éloignées des plantes. Les haptophytes, une composante très importante du plancton marin, sont proches du vaste ensemble contenant les algues brun-doré et les dinophytes mais ne sont pas directement apparentées à ces groupes ; elles sont donc aussi éloignées des plantes.

Plantes vertes, algues rouges, algues brun-doré, dinophytes, haptophytes, euglènes et chlorarachniophycées possèdent toutes dans leurs cellules des compartiments spécialisés où a lieu la photosynthèse : les plastes.

D'autres algues enfin sont encore plus éloignées de tous les groupes photosynthétiques que nous venons de citer puisque ce sont des bactéries : les cyanobactéries ou algues bleues. Ces dernières, très diverses, forment aussi bien des populations de cellules planctoniques de l'ordre du millième de millimètre de diamètre,



responsables d'une vie océanique aussi abondante qu'insoupçonnée, que des colonies mucilagineuses bien visibles sur le sol. Les cyanobactéries sont les seules bactéries capables de photosynthèse oxygénique. Certaines autres bactéries comme les bactéries vertes ou pourpres, sont elles aussi capables d'une forme de photosynthèse, mais possèdent une machinerie différente qui ne produit pas de dioxygène. Ce sont des procaryotes, leurs cellules ne sont donc pas compartimentées et elles n'ont, par définition, pas de plastes, mais leur photosynthèse est la même que celle des plastes.

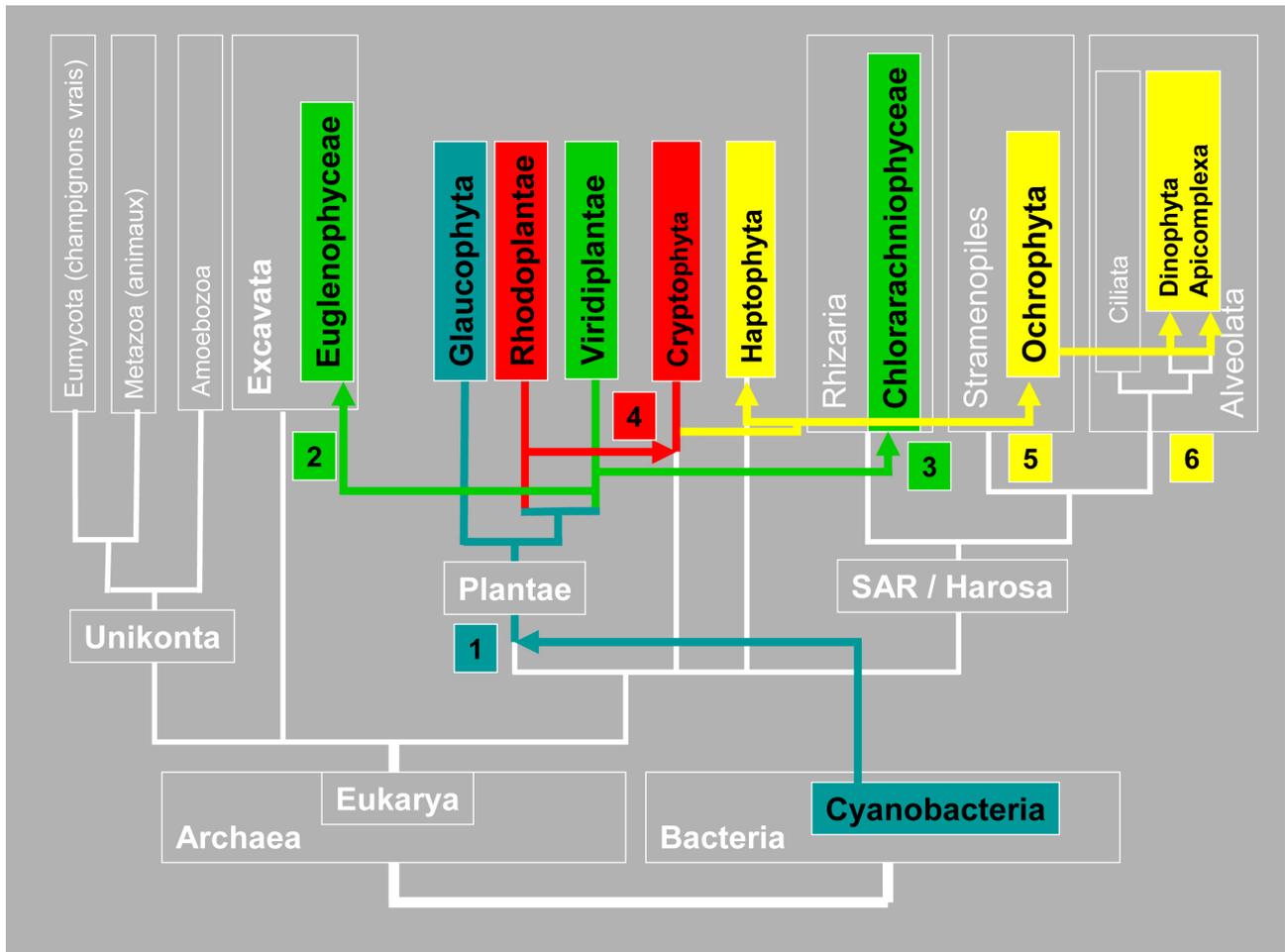


Figure 1. 1. L'ancêtre des Plantae s'associe avec une cyanobactérie qui donne naissance aux plastes des glaucophytes, des algues rouges (Rhodoplantae) et des plantes vertes (Viridiplantae, incluant algues vertes, mousses et groupes affines, fougères et groupes voisins, et plantes à graines). C'est l'endosymbiose primaire. 2. Une algue verte (Viridiplantae, prasinophytes) est à l'origine du plaste des euglénophycées. 3. Une algue verte (Viridiplantae, ulvophycées) évolue en plaste des chlorarachniophycées. 4. Une algue rouge devient le plaste des cryptophytes. 2, 3 et 4 sont des événements d'endosymbiose secondaire. 5. Une cryptophyte est à l'origine du plaste des algues brun-doré (ochrophytes, incluant les algues brunes) et des haptophytes ; l'ordre des événements reste incertain. 6. Une ou deux ochrophyte(s) devien(en)t respectivement le plaste des perkinsozoaires (apparentés aux apicomplexes possédant un plaste résiduel non fonctionnel) et des dinophytes (considérées comme ancestralement photosynthétiques), ainsi que celui des chroméridés (apparentés aux apicomplexes, certains photosynthétiques et d'autres possédant un plaste résiduel) et des apicomplexes (la plupart possédant un plaste résiduel). Environ la moitié des dinophytes ont perdu leur plaste ancestral mais nombre d'entre elles l'ont remplacé par une autre forme d'association ou un nouveau plaste, voire plusieurs successivement (voir le texte).

Comment des organismes allant de nos plantes d'appartement jusqu'aux cyanobactéries, qui n'ont donc souvent aucun lien direct de parenté entre eux, ont-ils pu acquérir le même processus métabolique leur permettant à tous de capter l'énergie lumineuse et de produire de la matière vivante et du dioxygène ?

L'endosymbiose ou le mécanisme d'acquisition de la machinerie photosynthétique

Dès le milieu du XIX^e siècle, il est noté que les plastes se divisent comme des bactéries. Andreas Franz Wilhelm Schimper (1856-1901) va alors émettre, en 1883, l'hypothèse selon laquelle les plastes seraient en réalité des bactéries installées dans les cellules eucaryotes. Konstantin Sergejewitz Merezkovskij (1855-1921) va préciser cette idée dès 1905, en proposant que les plastes soient non seulement des bactéries mais des cyanobactéries. Ces auteurs n'avaient pas les moyens de démontrer expérimentalement leur intuition qui va être peu considérée, jusqu'à ce que les techniques scientifiques permettent de la réexaminer et de la remettre sur le devant de la scène.

Le développement de la microscopie électronique, dans la seconde moitié du XX^e siècle, va montrer que le système de membranes interne (les thylacoïdes, propres aux cyanobactéries et dans lesquels est insérée la chlorophylle) est présent chez les plastes des organismes photosynthétiques eucaryotes. Des analyses biochimiques vont montrer que les deux membranes entourant le plaste sont d'origine bactérienne. On va observer que les plastes ont un génome circulaire comme les bactéries et que leurs ribosomes, ces machines à produire les protéines à partir du programme génétique, sont aussi d'origine bactérienne. Mais c'est surtout l'apparition des techniques d'analyse des séquences d'ADN, à partir de la fin des années 1970, qui, permettant de tracer l'origine de ce génome plastidial, va démontrer qu'il s'agit bien de cyanobactéries. La bactérie est installée dans le cytoplasme et, dans cet environnement stable et protecteur, elle a perdu sa paroi bactérienne. En échange, son hôte profite des sucres et d'autres métabolites essentiels pour sa survie, notamment des acides gras, qu'elle produit. C'est donc une association à bénéfice réciproque, une symbiose, mais dont le symbionte est établi à l'intérieur d'une cellule : on parle d'endosymbiose. L'histoire explicative de l'origine des plastes est désormais nommée « théorie de l'endosymbiose ».

Une caractéristique fascinante de l'endosymbiose est aussi que le génome du plaste a été réduit à l'extrême. Quatre-vingt-dix pour cent des gènes qui le constituaient ont été soit perdus, soit transférés dans le noyau de la cellule hôte. Ce dernier a donc dû développer des processus cellulaires très complexes pour pouvoir réaffecter dans le plaste des protéines désormais codées par le noyau et synthétisées dans le cytosol.

Plusieurs histoires évolutives impliquant plusieurs événements d'endosymbiose permettent de comprendre l'acquisition de la photosynthèse par les divers groupes végétaux

S'il ne fait plus de doute que les plastes des Plantae (plantes à graines, fougères au sens large, mousses au sens large, algues vertes, algues rouges et un minuscule groupe d'algue d'eau douce, les glaucophytes) sont des cyanobactéries, il reste un débat sur le nombre d'événements d'endosymbiose qui leur a donné naissance. Même si une certaine incertitude subsiste sur ce nombre, considérer un seul événement qui se serait produit chez leur ancêtre commun suffit à expliquer l'ensemble des observations dont nous disposons. Par ailleurs, aucun résultat expérimental n'est venu contredire formellement cette hypothèse. C'est donc généralement le scénario évolutif retenu.

Même si on peut se demander si l'origine du plaste des Plantae est unique ou plurielle, elle est donc établie ; mais comment expliquer celle des autres groupes d'algues n'ayant pas de lien direct de parenté avec la lignée des Plantae et une histoire évolutive différente ? Ils n'ont pas pu hériter leur plaste et la machinerie photosynthétique qu'il contient, d'un ancêtre commun photosynthétique partagé avec les Plantae puisqu'ils ont divergé avant. Or, les analyses génétiques et génomiques montrent que cette machinerie a bien la même



origine ancestrale chez tous les végétaux eucaryotes ; elle provient d'une cyanobactérie. Comment résoudre ce paradoxe ? Au microscope électronique, une particularité des plastes de ces organismes plus ou moins éloignés des plantes a attiré l'attention des observateurs. Contrairement à ce qu'on observe chez les Plantae, les plastes de ces groupes sont entourés de plus de deux membranes (trois, quatre, parfois plus) et, chez certains, on peut observer au microscope électronique les restes d'un noyau et de cytoplasme au-dessus des deux membranes les plus internes, dans un espace nommé « compartiment périplastidial ». C'est la chercheuse canadienne Sarah Gibbs qui émit pour la première fois, en 1978, l'hypothèse que ces plastes ne dérivent pas directement d'une cyanobactérie mais d'une algue unicellulaire eucaryote possédant déjà un plaste dérivé d'une cyanobactérie. Cette fois, l'endosymbiose était le résultat d'un symbiote eucaryote installé dans un hôte eucaryote. Le symbiote étant déjà le résultat d'une endosymbiose avec une cyanobactérie, il y avait donc une succession de deux événements d'endosymbiose. Le concept d'endosymbiose secondaire était né, l'endosymbiose ayant donné naissance au plaste des plantes étant alors qualifiée d'endosymbiose primaire.

Les analyses génétiques ont largement validé ce concept et on a pu démontrer que le plaste des cryptophytes, des petits flagellés proches des plantes, est une algue rouge dont on peut encore voir les restes du noyau et un peu de cytoplasme contenant les grains d'amidon floridéen servant habituellement de réserve nutritive à l'algue rouge. Le plaste possède quatre membranes. Les deux plus internes sont celles de la cyanobactérie à l'origine du plaste de l'algue rouge, la troisième correspond à la membrane plasmique de l'algue rouge et la plus externe, tapissée de ribosomes, appartient au réticulum endoplasmique granulaire du flagellé qui abrite ce plaste dérivé d'une algue rouge. De la même manière, on a pu montrer que le plaste des chlorarachniophycées était une algue verte dont on voit encore les restes du noyau. Là aussi le plaste est entouré de quatre membranes mais la plus externe est lisse (dépourvue de ribosomes) et sa nature exacte reste mal comprise. Les euglénophycées ont, elles aussi, un plaste dérivé d'une algue verte, mais celle-ci n'est pas du même groupe que celle qui a donné le plaste des chlorarachniophycées et on ne voit plus de trace de son noyau. En outre, elle n'est entourée que de trois membranes. Soit une membrane a disparu au cours de l'évolution, soit le plaste a été capturé par myzocytose, un procédé de capture consistant à aspirer le contenu de la proie en laissant sa membrane à l'extérieur.

Et pour les autres groupes d'algues : des endosymbioses successives...

Tous les plastes des autres groupes d'algues (haptophytes, algues brun-doré et dinophytes) descendent d'une algue rouge, la même que celle qui est à l'origine du plaste des cryptophytes. On a donc pensé au départ qu'ils dérivent tous de cet événement d'endosymbiose secondaire. Il a cependant été montré, grâce à l'examen de leur génome, que l'acquisition de ces plastes, provenant pourtant tous du même ancêtre, ne résultait pas d'un héritage vertical.

On a en effet constaté que les gènes de ces plastes avaient divergé beaucoup plus rapidement entre eux que ceux des noyaux de leurs hôtes respectifs. Par ailleurs, on ne trouve pas de trace convaincante de l'existence ancienne d'un plaste qui aurait été perdu chez les divers groupes hétérotrophes qui coexistent avec ces divers groupes d'algues. Or, ils auraient dû, eux aussi, hériter du plaste de leur ancêtre commun. L'explication actuellement proposée est que le plaste des haptophytes, des algues brun-doré et des dinophytes dérive d'endosymbioses successives, tertiaires puis quaternaires ou plus, dans un ordre qui reste encore à certifier. Une cryptophyte aurait été à l'origine du plaste des ochrophytes, lesquelles auraient donné le plaste des haptophytes et des dinophytes (tout au moins le plus fréquent, considéré comme ancestral). À la suite de chacun de ces événements d'endosymbiose, le génome du symbiote aurait dû s'adapter à son nouvel environnement et son évolution aurait été accélérée, ce qui expliquerait qu'elle ait été plus rapide que celle observée dans les génomes nucléaires.

Chez les dinophytes, le plaste ancestral a souvent été perdu. Il a parfois été remplacé par des plastes temporairement empruntés à d'autres algues unicellulaires, un phénomène connu sous le nom de



cleptoplastie et pratiqué aussi par des animaux. Il a dans d'autres cas été remplacé par une symbiose simple, facultative pour les deux partenaires. Il a parfois aussi été remplacé par un autre plaste, dérivé d'une algue verte, d'une cryptophyte, d'une haptophyte ou d'une algue brun-doré. Une dinophyte a ainsi perdu son plaste ancestral, l'a remplacé par un plaste dérivé d'une diatomée, qu'il a perdu à son tour et substitué par une seconde diatomée. Enfin, il a été observé que la plupart des apicomplexes possèdent un plaste incolore non fonctionnel (ou apicoplaste). Ce plaste résiduel semble avoir une origine commune avec celui de deux genres photosynthétiques vivant en étroite association avec des coraux et très étroitement apparentés avec les apicomplexes : *Chromera* et *Vitrella* (chroméridés). Il serait dérivé d'une algue brun-doré, peut-être une eustigmatophycée. Les perkinsozoaires (groupe frère des dinophytes) ont aussi un plaste résiduel. Tous ces plastes ont-ils la même origine ? La réponse à cette question n'est pour l'instant pas connue.

Les cyanobactéries ont eu un impact majeur sur notre planète en émettant dans l'atmosphère le dioxygène que nous respirons. Par ailleurs, les végétaux dans leur ensemble constituent le premier maillon des chaînes alimentaires, grâce à cette capacité dont ils disposent de production de matière vivante à partir de l'énergie lumineuse. Ayant transformé le carbone minéral en matière organique (production primaire), ils peuvent alors servir de nourriture à des organismes comme les animaux pour qui la lumière, l'eau et une source de carbone minéral ne suffisent pas à produire de la matière vivante. La dissémination de la photosynthèse a donc été un événement d'une importance considérable dans l'histoire de l'évolution des êtres vivants et le développement des écosystèmes. Dans les océans, où se sont principalement développés les organismes dont les plastes sont dérivés d'une algue rouge, le succès adaptatif a été tel qu'on estime le nombre de ces organismes à 50 % de celui des protistes décrits. Cette dissémination s'est faite par associations, par emboîtements d'organismes, qui ont fait qualifier les algues eucaryotes de poupées russes. Cette évolution par association ne se limite pas aux algues (par exemple, les lichens sont des champignons en association avec des algues, les coraux ne peuvent survivre sans les dinophytes photosynthétiques qu'ils abritent) ; elle fera l'objet d'une prochaine fiche.

Pour en savoir plus

[1] Reviere B. de, 2002. *Biologie et phylogénie des algues. Tome 1*. Belin, Paris, 352 p.

[2] Reviere B. de, 2014. Les algues. In : *La science au présent. 2014. Une année d'actualité scientifique et technique*. Encyclopaedia Universalis, France, p. 184-197.

[3] Ševčíková T., Horák A., Klimeš V., Zbránková V., Demir-Hilton E., Sudek S., Jenkins J., Schmutz J., Přibyl P., Fousek J., Vlček C., Lang B.F., Oborník M., Worden A.Z. & Eliáš M., 2015. Updating algal evolutionary relationships through plastid genome sequencing: did alveolate plastids emerge through endosymbiosis of an ochrophyte? *Scientific Reports*, 5, 10134.

[4] Stiller J.W., Schreiber J., Jipei Yue, Hui Guo, Qin Ding & Jinling Huang, 2014. The evolution of photosynthesis in chromist algae through serial endosymbioses. *Nature Communications*, 5, 5764.

Fiche de l'Institut océanographique :

[5] Bruno de Reviere, juillet 2016 : *Sommes-nous constitués d'une association de procaryotes ?*

[http://www.institut-](http://www.institut-ocean.org/rubriques.php?lang=fr&article=1467793296&pg=1&categ=1265713871&sscategorie=132455176)

[ocean.org/rubriques.php?lang=fr&article=1467793296&pg=1&categ=1265713871&sscategorie=132455176](http://www.institut-ocean.org/rubriques.php?lang=fr&article=1467793296&pg=1&categ=1265713871&sscategorie=132455176)

L'auteur remercie Florence Rousseau (UPMC, MNHN, Paris) et Nathalie Simon (UPMC, Roscoff) pour leurs suggestions lors de la rédaction de cette fiche.