

L'union fait la force, histoire d'un succès évolutif

Auteur : Bruno DE REVIERS

Professeur, Muséum national d'histoire naturelle
Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité
Équipe Exploration, Espèces et Évolution (3E)
Paris

La théorie de l'endosymbiose qui propose que les mitochondries (compartiments des cellules eucaryotes, où s'effectuent la respiration cellulaire et la production d'énergie chimique) et les plastes (compartiments des cellules eucaryotes autotrophes, où s'effectue la photosynthèse productrice d'oxygène) soient originellement des Bactéries, a désormais été solidement démontrée. La mitochondrie serait dérivée d'une Bactérie pourpre ayant apporté à son hôte les chaînes respiratoires de transport d'électrons. Le plaste serait originaire d'une Cyanobactérie ayant, elle, apporté la photosynthèse productrice d'oxygène. Par la suite, des algues unicellulaires vertes ou rouges auraient elles-mêmes établi des relations d'endosymbiose dites « secondaires » avec d'autres Eucaryotes et auraient évolué en plaste, diffusant la photosynthèse oxygénique dans des groupes originellement hétérotrophes parfois très éloignés des Archéplastidiés (ces derniers forment la lignée constituée par les Glaucophytes, les Algues rouges ou Rhodoplantae, les algues vertes et les Embryophytes – les algues vertes et les Embryophytes constituent les Viridiplantae). Les plastes dérivés d'Algues rouges auraient aussi essaimé au travers d'autres endosymbioses (tertiaires et plus). Les cellules des Eucaryotes, y compris les nôtres, seraient donc des chimères issues de l'association puis de la coévolution de plusieurs types d'organismes ; les associations les plus complexes rencontrées chez les algues résultant d'emboîtements successifs de plusieurs partenaires procaryotes et eucaryotes [10].

Lors des endosymbioses, une partie des gènes du symbiote passe dans le génome nucléaire de son hôte, d'autres gènes disparaissent, d'autres enfin évoluent vers un usage différent de celui qu'ils avaient chez le symbiote. Ces transferts de gènes dits « latéraux » ou « horizontaux » (non hérités verticalement des parents) se cumulent et finissent donc par être considérables lors d'emboîtements successifs. L'ancêtre de la cellule eucaryote serait lui-même le fruit d'une association entre Bactéries et Archées (les deux catégories de Procaryotes constituant le monde vivant), les Archées ayant elles-mêmes évolué grâce à un apport massif de gènes bactériens par transfert latéral, au moyen de la pseudosexualité (transmission d'un fragment de génome d'un Procaryote à un autre sans que les deux partenaires aient nécessairement un quelconque lien de parenté). Les Eucaryotes seraient donc en réalité des associations complexes de Procaryotes, des Archées ayant incorporé un grand nombre de gènes bactériens et ayant ensuite été l'objet d'événements d'endosymbiose avec des Bactéries, devenues des organites cellulaires [9]. Les transferts latéraux de gènes ont lieu aussi chez les Eucaryotes même en dehors des endosymbioses : des gènes de proies peuvent accidentellement être incorporés dans le génome de prédateurs, ou des gènes en provenance d'un hôte chez des parasites. L'augmentation du nombre de génomes complets disponibles pour effectuer des études comparatives a montré que les transferts latéraux de gènes chez les Eucaryotes sont bien plus importants qu'on ne le pensait, avec des conséquences inattendues. Ainsi, chez les Algues brunes, la présence d'acide alginique, d'hémicelluloses et de phlorotannins (c'est-à-dire des principaux composants de la paroi cellulaire outre la cellulose), ainsi que la capacité à synthétiser le mannitol (un polyalcool utilisé comme osmorégulateur par ces cellules), sont le résultat d'un transfert latéral massif de gènes provenant des Actinobactéries.

Le degré de complexité des associations augmente encore du fait que les Eucaryotes s'associent volontiers entre eux ou avec des Procaryotes. Ces associations peuvent être obligatoires (les partenaires ne survivent pas l'un sans l'autre) ou non (les partenaires peuvent vivre séparément). Pour ne citer que les exemples les plus connus, on sait par exemple que les légumineuses (Fabaceae) hébergent dans leurs nodosités des Bactéries fixatrices de diazote ; des champignons (Asco- et Basidiomycètes) s'associent avec des Cyanobactéries ou des algues vertes (et une espèce avec une Algue brune) pour former des lichens ; les arbres sont associés à des champignons dans les mycorhizes ; nombre d'organismes planctoniques marins comme les Radiolaires ou les Ciliés, sont en symbiose avec des algues. Dans les sources hydrothermales profondes, la symbiose entre des procaryotes chimolithotrophes et des animaux marins a permis le développement de la vie à des profondeurs où l'absence de lumière interdit toute production primaire issue de la photosynthèse. L'histoire des emboîtements peut aller très loin puisque, par exemple, les Dinophytes résultant d'une association à sept ou huit (selon les scénarios envisagés) partenaires sont elles-mêmes, sous le nom de zooxanthelles, en symbiose avec des coraux qui ne peuvent survivre sans le bénéfice de leur photosynthèse.

Des symbioses que l'on pensait simples se révèlent parfois être des endosymbioses accompagnées de transferts de gènes depuis le symbiote vers le noyau des cellules de l'hôte. Par exemple, la Gammaprotéobactérie *Carsonella rudii* endosymbiotique de l'Hémiptère *Pachypsylla venusta* possède l'un des plus petits génomes bactériens (160 kilobases, 182 gènes, le plus petit connu à l'époque de son étude), et sa taille est trop faible pour assurer le fonctionnement de la bactérie. Elle survit car une partie des gènes de la bactérie a été transférée dans le noyau des cellules de l'insecte [6]. De même, la limace de mer *Elysia chlorotica* (Sacoglossa) ingère les plastides de sa source de nourriture, l'algue *Vaucheria litorea* (Xanthophyceae), et les organites restent actifs dans l'épithélium digestif du mollusque où ils effectuent la photosynthèse pendant des durées atteignant 10 mois. Or, le plaste d'une Algue brun-doré ne peut fonctionner en l'absence du noyau et du cytoplasme puisqu'une grande partie de ses gènes ont été transférés dans le noyau. Cette conservation des plastides n'est donc possible que parce que le mollusque a acquis une copie des gènes nécessaires par transfert latéral depuis le noyau de l'algue qu'il consomme [7]. Chez l'hydre d'eau douce *Hydra viridissima* hébergeant des algues vertes du genre *Chlorella*, la relation endosymbiotique est à un stade très avancé, avec un rôle important du symbiote dans la nutrition de l'hôte et la mise en place de mécanismes de lutte contre le stress oxydatif généré par la photosynthèse [4]. On a là pratiquement un animal pourvu d'un plaste.

On connaît même un exemple d'association entre une algue internalisée et un Vertébré. L'algue verte *Oophila amblystomatis* colonise les tissus de l'embryon de la salamandre *Amblystoma maculatum*, avant que son système immunitaire ne l'interdise. Il a été montré que cette symbiose fournit un supplément d'oxygène à l'embryon et améliore son développement ; l'algue trouve en échange un environnement stable et protecteur [5].

Un être humain est aussi associé à des Bactéries et des Archées dans ses flores, buccale, nasale, bronchiale, vaginale et surtout intestinale. C'est aussi le cas des Ruminants qui digèrent la cellulose grâce à leurs Bactéries et Archées symbiotiques, ou des Termites qui le réalisent grâce à une association avec des protistes, des Bactéries et des Archées. De telles associations se rencontrent dans tous les groupes d'Eucaryotes, et les communautés de Procaryotes associées ont des conséquences décisives sur la nutrition, la physiologie, le développement, l'adaptation à l'environnement, la santé et l'évolution des hôtes. L'organisme et son microbiote constituent un ensemble nommé l'holobionte [8].

Les virus peuvent aussi servir de vecteur de transfert de gènes et intervenir dans l'évolution des organismes. La guêpe *Cotesia congregata* injecte en même temps que ses œufs, dans les chenilles qu'elle parasite, des éléments viraux fonctionnels intégrés dans son génome. Ces éléments viraux jouent un rôle

immunosuppresseur et permettent aux larves de la guêpe de se développer à l'intérieur de la chenille vivante [3]. Huit pour cent du génome humain correspondent à des rétrovirus intégrés ou rétrovirus endogènes (ERV, pour *endogenous retrovirus*), et certains s'expriment. On a ainsi pu montrer que des protéines d'origine virale comme la syncytine sont indispensables à la formation du placenta, et les gènes qui les codent ont donc peut-être eu un rôle décisif dans l'évolution des mammifères. Un de ces virus inhibe le système immunitaire de la souris gestante pour que le fœtus, dont les antigènes sont pour moitié originaires du père, ne soit pas rejeté [2].

Les Procaryotes se sont adaptés aux pressions de l'environnement en inventant de nouveaux métabolismes, mais les transferts latéraux de gènes ont joué un rôle majeur dans leur évolution et leur diversification. Les Eucaryotes, au contraire, ont évolué et se sont diversifiés plutôt au travers des associations, avec des Procaryotes ou d'autres Eucaryotes, en utilisant ou modifiant les métabolismes déjà existants. Les transferts latéraux ont cependant joué un rôle très important aussi chez les Eucaryotes. Ces unions ont fait leur force et leur succès. L'« arbre de la vie » apparaît bien plus réticulé que nous ne le pensions, et c'est avec raison que le biologiste américain W. Ford Doolittle évoque plutôt « un réseau de la vie » [1].

Pour en savoir plus

- [1] Doolittle W.F., 2000. Uprooting the tree of life. *Scientific American*, 282(2) : 90-95.
- [2] Dupressoir A. *et al.*, 2009. Syncytin-A knockout mice demonstrate the critical role in placentation of a fusogenic, endogenous retrovirus-derived, envelope gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (PNAS)*, 106 (29) : 12127-12132.
- [3] Herniou E.A. *et al.*, 2013. When parasitic wasps hijacked viruses: genomic and functional evolution of polydnviruses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 368 (1626) : 20130051.
- [4] Ishikawa M. *et al.*, 2016. Different endosymbiotic interactions in two hydra species reflect the evolutionary history of endosymbiosis. *Genome Biology and Evolution*, 8 (7) : 2155-2163.
- [5] Kerney R. *et al.*, 2011. Intracellular invasion of green algae in a salamander host. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (PNAS)*, 108 (16) : 6497-6502.
- [6] Nakabachi A. *et al.*, 2010. Genome size of *Pachypsylla venusta* (Hemiptera: Psyllidae) and the ploidy of its bacteriocyte, the symbiotic host cell that harbors intracellular mutualistic bacteria with the smallest cellular genome, *Bulletin of Entomological Research* 100 (1) : 27-33.
- [7] Rumpho M.E. *et al.*, 2008. Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene psbO to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (PNAS)*, 105 (46) : 17867-17871.
- [8] Selosse M.-A., 2016. Au-delà de l'organisme, l'holobionte. *Pour la Science*, 469 : 80-84.

Fiches de l'Institut océanographique

- [9] Bruno de Reviere, juillet 2016. *Sommes-nous constitués d'une association de procaryotes ?*
<http://institut-ocean.org/rubriques.php?lang=fr&article=1467793296&pg=1&categ=1265713871&sscategorie=1324551762>
- [10] Bruno de Reviere, avril 2017. *Les végétaux marins ou le succès de poupées russes.*
<http://www.institut-ocean.org/rubriques.php?lang=fr&article=1493283624&pg=1&categ=1265713871&sscategorie=1324551762>