

La symbiose : ses rôles écologiques et évolutifs

par *Marc-André SELOSSE*,
maître de conférence à l'université Paris VI
et chercheur à l'institut de systématique moléculaire du Muséum

Très souvent, la symbiose est présentée sous la forme d'une suite de faits anecdotiques, indépendants les uns des autres, et constituant presque des « curiosités de la nature ». Or, en réalité, il s'agit d'un phénomène essentiel, et ceci à plusieurs niveaux : physiologique, écologique et évolutif. Les quelques exemples présentés ne le sont que pour illustrer ces conceptions générales.

Le concept de symbiose se dégage dans la deuxième moitié du XIX^e siècle, d'une « nébuleuse » d'observations et de réflexions antérieures grâce, principalement, à deux naturalistes allemands, Frank et de Barry.

Le premier observa la présence très fréquente, sur les racines d'arbres de nombreuses espèces, d'un feutrage blanchâtre, pouvant émettre à la surface du sol un corps charnu, producteur de spores, qui est un champignon, au sens courant du terme, tel que cèpe ou girolle. L'observation à l'oeil nu permet de constater que les racines latérales colonisées sont très déformées et souvent de couleur inhabituelle, et le microscope optique montre que deux types de cellules coexistent, celles de l'arbre et, beaucoup plus petites, celles du champignon. Frank en déduisit la nature mixte (chimérique) de l'organe, appelé aujourd'hui mycorhize (il a fallu attendre le microscope électronique pour observer les filaments qui s'insèrent entre les cellules, y pénétrant ou pas, suivant les espèces d'arbre et de champignon en cause, car les possibilités d'association sont très nombreuses : une espèce, de champignon comme d'arbre, peut former des mycorhizes avec diverses espèces, respectivement, d'arbre comme de champignon).

La nature des lichens est restée très controversée jusqu'à ce que de Barry montre qu'il s'agit de l'association de deux organismes différents, algue et champignon. Les deux auteurs proposèrent à la même époque, pour désigner de telles associations, des noms très voisins, correspondant au français « symbiose » (d'où le terme de symbiontes s'appliquant aux partenaires ou, plus souvent, au plus petit des deux seulement).

Etymologiquement, symbiose signifie seulement vie ensemble, mais ce terme s'est à peu à peu spécialisé au sens d'association à bénéfice mutuel, ce qui

exclut le parasitisme, même s'il est assez bien toléré, par l'hôte parasité.

Ces bénéfices mutuels dans le cas de l'arbre mycorhizé sont bien identifiés : l'arbre fournit au champignon les produits de la photosynthèse et celui-ci lui procure de l'eau et des sels minéraux en lieu et place des poils absorbants, qui sont éliminés des parties de racines colonisées. Dans le cas des lichens, de même, l'algue fournit les sucres et le champignon l'eau et les sels minéraux.

Ces associations sont essentielles dans la physiologie de ces organismes végétaux, mais elles jouent aussi un rôle fondamental pour nombre d'espèces animales, sinon pour toutes. En particulier, beaucoup d'herbivores, y compris les mammifères ruminants, sont incapables par eux-mêmes de digérer la lignine et/ou la cellulose, qui représentent 90 % de la matière sèche végétale : la digestion s'effectue grâce aux enzymes secrétées par des bactéries et des champignons hébergés dans le tube digestif ou, parfois, situés en dehors de l'organisme, comme c'est le cas pour les fourmis et termites champignonnistes. Les alentours des termitières de ces derniers sont parsemés de débris de feuilles découpées comme à l'emporte-pièce par les termites, qui broient les feuilles et les ingèrent, mais ne peuvent digérer que la cellulose, la lignine

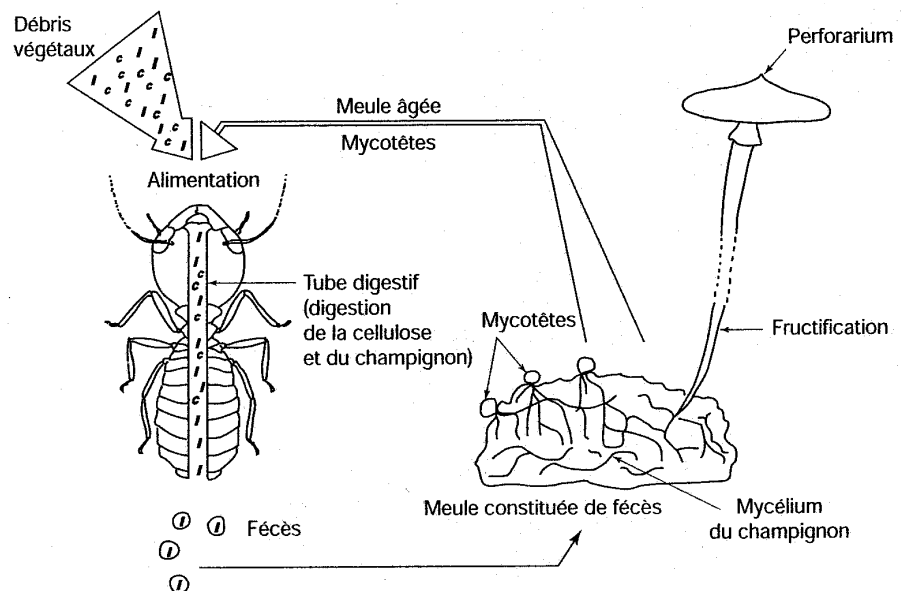


FIGURE 1 - ECHANGES ENTRE LES TERMITES CHAMPIGNONNISTES ET LE CHAMPIGNON. Le champignon est cultivé sur des meules constituées d'excréments et abritées dans les termitières. Dans l'alimentation végétale des termites, les polymères sont désignés par les lettres l (lignine) et c (cellulose). Le perforarium pointu des fructifications du champignon permet à celles-ci de se frayer un chemin hors de la termitière en grandissant.

restant intacte. Une fois rentré à la termitière, le termite expulse par défécation ce qui n'est plus que de la lignine, malaxe cet excrément et place la boulette obtenue sur une des petites meules édifiées par les apports successifs des termites et colonisées par le champignon de l'espèce associée, qui s'en nourrit – car il secrète les enzymes nécessaires à la dégradation de la lignine – en étendant son mycélium de couleur blanchâtre. Lorsque la meule a été transformée en champignon, et est ainsi devenue digestible par les termites, ceux-ci la mangent. Ainsi, les termites fournissent de la nourriture au champignon, qui peut vivre à l'abri et se reproduire (les organes de reproduction apparaissent hors de la termitière) et eux-mêmes disposent d'une nourriture adaptée à leurs capacités digestives.

L'importance physiologique de la symbiose peut tenir à un phénomène autre que l'échange de nourriture, par exemple la synthèse de vitamines par la flore du tube digestif, chez les mammifères, mais aussi chez les insectes.

Un autre type de symbiose a pour effet d'assurer à l'un des participants une **protection contre les prédateurs** ; « l'élevage » de pucerons par certaines fourmis est bien connu : celles-ci protègent les premiers et en retour, se nourrissent de leur exsudation sucrée, le miellat. Mais d'autres fourmis peuvent, elles, protéger des plantes qui les nourrissent directement en retour. Ainsi, certaines rosacées ligneuses, comme le cerisier, possèdent des nectaires à l'aisselle des pétioles ; le nectar, sucré, attire les fourmis qui assurent à l'arbre une certaine protection contre les prédateurs et parasites.

Certains acariens jouent un tel rôle vis-à-vis d'un bon nombre d'arbres des latitudes tempérées : à la face inférieure des feuilles, l'aisselle des nervures est souvent très poilue et constitue un refuge ("domacie") pour des acariens, qui y pondent leurs œufs : prédateurs ou mycophages, ils protègent la feuille contre d'autres acariens, phytophages, ou contre des champignons parasites. Privé de ses acariens, l'arbre pousse moins bien.

Echanges trophiques et « services de protection » interviennent, séparément ou ensemble, pour un très grand nombre d'organismes. D'autres « services » sont plus rares, comme la production de lumière par des bactéries au profit de poissons d'eau profonde.

L'association symbiotique peut jouer un rôle primordial dans le **fonctionnement de certains écosystèmes**, et même conditionner leur existence. C'est elle qui confère aux lichens leur capacité de colonisation de substrats complètement inertes. C'est elle aussi qui permet l'existence des oasis de vie sur les dorsales océaniques, conditionnée par l'association de procaryotes tirant leur énergie de l'oxydation de molécules minérales réduites (hydrogène, hydrogène sulfuré, méthane...) et vivant à l'intérieur des tissus de leur hôte, des vers du genre *Riftia* (inconnu en surface des mers et des continents), qui leur fournit carbone et oxygène et s'en nourrit, lui-même étant consommé par des animaux libres.

C'est le cas également de certains récifs coralliens frangeants, comme, par exemple, sur la côte du Kenya où l'eau de mer, très bleue de ce fait, contient peu de matières en suspension et paraît peu capable de nourrir des êtres vivants. Pourtant, à une profondeur de quelques dizaines de mètres, encore assez bien éclairée, apparaît un écosystème corallien animé d'une vie exubérante, tant par le nombre d'espèces représentées que

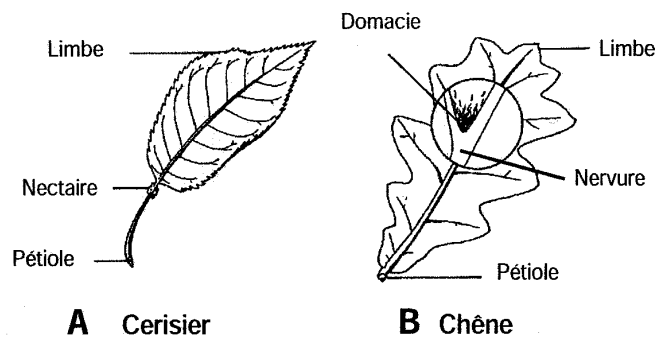


FIGURE 2 - DIFFERENCIATION DE PLANTES ASSOCIEES AVEC DES ARTHROPODES A ROLE DEFENSIF :
(A) nectaires de cerisiers attirant des fourmis ;
(B) domacies de chênes servant de refuge à acariens.

par celui des organismes. Le fonctionnement de cet écosystème est basé sur l'abondance de dinoflagellés, algues unicellulaires photo-synthétiques, qui peuvent être libres dans le plancton ou symbiotiques, et alors appelées xanthes, dans les cellules des Cnidaires qui construisent le récif corallien. Ces animaux, fixés, rejettent, en l'absence d'algues, du gaz carbonique et de l'azote, déchets de la respiration, et également du phosphore et d'autres minéraux. Lorsque les algues symbiotiques sont présentes, elles interceptent ces déchets, qui sont recyclés dans les molécules issues de la photosynthèse. Une partie de celles-ci, pouvant couvrir jusqu'à 50 % de ses besoins en carbone organique, est cédée à l'hôte, qui se nourrit aussi de proies. Mais les apports extérieurs sont peu abondants et irréguliers et sans l'algue, le corail aurait beaucoup de mal à survivre aux périodes de disette.

L'homme peut utiliser la symbiose, comme il le fait depuis les débuts du néolithique, en **cultivant des légumineuses**. Dans la grande majorité des espèces de cette famille, les racines portent de petites boules, appelées nodosités. L'observation au microscope électronique des grandes cellules qui les constituent montre que leur cytoplasme contient de nombreux corpuscules, qui ne sont pas des organites de la cellule, car chacun est isolé du cytoplasme par une enveloppe (non adhérente à sa propre membrane) secrétée par la cellule hôte, dite « membrane de séquestration ». Ces corpuscules sont en fait des bactéries, du genre *Rhizobium*, qui existent d'ailleurs aussi sous forme libre.

Elles fixent l'azote atmosphérique et synthétisent, au bénéfice de l'hôte, des précurseurs de protéines ; ces réactions consomment beaucoup d'énergie, qui est fournie par les sucres provenant de la photosynthèse réalisée par la plante. L'azote fixé est en partie restitué au sol pendant la vie de la plante, et en totalité lorsqu'elle meurt, en quantité importante : un engrais vert de légumineuse fournit jusqu'à 300 kg d'azote par hectare, soit environ le double des besoins d'un hectare de blé !

A l'inverse, certaines **associations symbiotiques ignorées** ont causé de sérieux déboires. Ainsi l'ergot de seigle, responsable du « Feu St Antoine » ou « Mal des Ardents », caractérisé en particulier par des atteintes neurologiques graves et par la « gangrène sèche », redouté pendant des siècles – et qui a encore frappé au milieu du XX^e siècle, à Pont St Esprit – est un parasite bien apparent. Mais certains

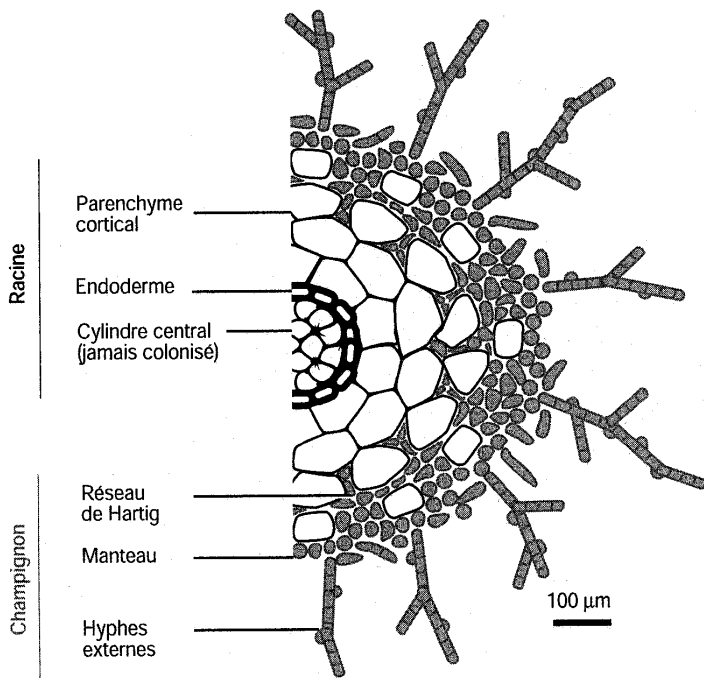


FIGURE 3 - STRUCTURE D'UNE ECTOMYCORHIZE (PORTION D'UNE COUPE TRANSVERSALE).

champignons apparentés se développent sur d'autres graminées sans produire de symptômes visibles : le mycélium s'in-sinue entre les cellules et envahit les tissus de la graine, sans dommage pour l'hôte. Les graines saines et infestées sont semées ensemble, et la reproduction du champignon, uniquement végétative, est ainsi assurée. Cette association était encore ignorée, au début du XX^e siècle. A cette époque, aux Etats-Unis, une sélection de fétuque fourragère semblait très prometteuse, donnant de fort belles pâtures. Pourtant, on constata rapidement que la santé du bétail était médiocre, la croissance ralentie, les avortements nombreux ; certaines bêtes perdaient la queue, parfois même des sabots, sans ulcé-ration, symptôme rappelant la gangrène sèche. La responsa-bilité du champignon hébergé put être démontrée : dans les pâtures de fétuque débarrassées du champignon, ces symp-tômes n'apparaissaient plus ; par contre, le fourrage poussait moins bien, probablement parce que les fétuques sont plus consommées par les insectes herbivores en l'absence du cham-pignon.

Si l'importance actuelle de la symbiose est grande, il est aujourd'hui quasi-certain qu'elle a joué un **grand rôle dans l'évolution**, en particulier en ayant permis aux cellules euca-roytes de compléter leur « équipement » en organites cyto-plasmiques jouant un rôle majeur dans leur fonctionnement.

Les chloroplastes, qui assurent la photosynthèse chez les plantes*, sont entourés par deux membranes et contiennent des molécules qui sont inconnues dans le reste de la cellule, mais sont présentes chez les cyanobactéries, qui sont photo-

* cf. J. Dupont : L'autotrophie au carbone chez les organismes eucaryotes aquatiques et terrestres : une origine endosymbiotique des chloroplastes. *Les Amis du Muséum national d'histoire naturelle*, n° 204, déc. 2000.

synthétiques. Ils se reproduisent en même temps que la cellule, mais en se divisant eux-mêmes, sans intervention de synthèses cellulaires, et possèdent un génome, mais réduit par rapport à celui des organismes libres auxquels ils ressemblent. D'où l'hypothèse, aujourd'hui très bien étayée, que les chloroplastes proviennent de cyanobacté-ries incluses dans une enveloppe de séquestration, comme on en trouve dans les nodosités des légumineuses, et d'ailleurs aussi autour de certaines bactéries endocellu-laires parasites.

A une certaine époque, dans un groupe – ou plusieurs, à des dates éventuellement diverses – des prédateurs de cyanobactéries ont commencé à les conserver, au lieu de les digérer, pour le bénéfice mutuel des deux partenaires : photosynthèse au bénéfice de l'hôte, accès à des molé-cules qu'elles ne synthétisent pas et sécurité dans la repro-duction pour les bactéries. Cette idée du « passage de la chasse à l'élevage » pourrait paraître gratuite, mais on connaît des algues libres actuelles, qui, après ingestion par certains gastéropodes, peuvent rester capables de réaliser leurs propres synthèses, donc vivantes, après plusieurs mois.

Les mitochondries, qui existent chez les végétaux comme chez les animaux, fabriquent les molécules éner-gétiques nécessaires au fonctionnement de la machinerie cellulaire. Elles présentent des caractéristiques analogues à celles des plastes : deux membranes, reproduction synchrone mais autonome, présence d'ADN, dont les gènes sont proches de ceux de certaines bactéries, par exemple du typhus, et des rhizobiums des légumineuses. Une origine symbiotique paraît, là aussi, très probable.

Dans le détail, le tableau des cas possibles se complique. Certains plastes n'ont pas deux membranes mais quatre, avec un espace entre les deux doubles membranes, ce que l'on interprète comme le résultat de deux étapes de symbiose : l'hôte aurait inclus un autre eucaryote, plus petit, possédant un plaste.

Dans ce cas, cependant, il n'existe que rarement d'ADN, et seulement à l'état de vestige, dans l'espace entre les deux doubles membranes. Cette disparition pourrait être liée au fait que l'eucaryote inclus possédait un ADN proche de celui de l'hôte, faisant donc double emploi, et qui a dépéri par suite d'inutilisation. Au contraire, chez les plastes à deux mem-branes et les mitochondries, l'appauvrissement de l'ADN résulterait plutôt de transfert de gènes vers le noyau de la cellule, où ils ont eu peu de chance de rencontrer des gènes jouant le même rôle qu'eux.

N.B. — Ce résumé ne donne qu'un aperçu de l'évolution des connaissances en la matière. Le livre de M.-A. Selosse, « La Symbiose » permet d'en suivre l'évo-lution et de mieux comprendre les questions qui se posent (Librairie Vuibert, 2000).

Les trois figures illustrant le présent résumé sont tirées de cet ouvrage.