

REDRESSEUR DE HAMPE

Généralement en grès et doté d'une rainure centrale, ce type d'instrument semble avoir été employé afin de redresser les hampes des flèches avant leur utilisation.



a pu décrire très en détail l'évolution du comportement des chasseurs-cueilleurs. À cet égard, il importe d'abord de mettre en évidence quels pans de la vie sociale ont été les plus modifiés par le changement. L'évolution de l'armement n'a d'abord touché que les tailleurs et les chasseurs. Ensuite, les nouveaux approvisionnements alimentaires qui en ont découlé, et leurs effets indirects sur la conception des espaces de stockage et sur l'approvisionnement en matières premières, ont concerné tout le monde.

Sonja Grimm a ainsi déterminé quatre phases de changement d'intensité et de dynamique. Après 16000 ans BP, au tout début de la période étudiée, les innovations sont restées, pendant 3500 ans, l'œuvre de précurseurs, et n'ont pas concerné toute la société. Avant 14700 ans, les nouvelles ressources disponibles ont contribué à assouplir le système rigide des règles et des normes, mais les Magdaléniens sont dans l'ensemble restés fidèles à leur système social. On employait par exemple toujours les mêmes outils, tels les grattoirs servant au traitement des peaux, les burins et forets employés dans d'autres activités. Certains grands circuits migratoires avaient probablement aussi été conservés.

Lorsqu'il y a 14000 ans, il s'est mis à nouveau à faire très froid, la steppe aride est revenue, repoussant partiellement les forêts, mais les savoir-faire du froid, comme la préparation de bouillons gras, avaient été oubliés. Et à quoi était bon le fait que des troupeaux de rennes traversent à nouveau les paysages, puisque personne ne connaissait leurs trajets ni ne savait comment organiser de grandes chasses? La rareté des ressources qui en a résulté a alors pu plonger les sociétés de chasseurs-cueilleurs dans une crise grave, ce qui

expliquerait en partie le petit nombre des découvertes archéologiques de cette phase. La vague de froid a par ailleurs marqué le passage définitif dans l'ère des groupes aziliens. Une explication possible de ce tournant serait que le système social déjà perturbé des Magdaléniens s'est alors complètement effondré, puisque ceux qui comptaient sur leurs propres forces plutôt que sur les règles rigides du système magdalénien avaient désormais plus de chances de survivre.

L'AVÈNEMENT DE L'AZILIEN

Après deux siècles vraisemblablement chaotiques, une réorientation se fait sentir à partir d'il y a 13800 ans BP. L'expansion du couvert forestier s'accompagne d'un formidable élan de développement: bon nombre des innovations mises au point au cours des 1000 dernières années, mais qui ne se sont répandues que sporadiquement, telles que l'arc et les flèches, dominant désormais. Elles jouent dorénavant un rôle essentiel dans les stratégies de survie des chasseurs-cueilleurs. Cela se produit très différemment d'une région à l'autre, selon la stratégie qui y réussit. Ainsi, alors qu'en Rhénanie, certains groupes utilisent déjà des pointes à dos courbe typiques de la culture azilienne et chassent le cerf rouge, dans la vallée de Somme d'autres groupes préfèrent chasser les aurochs à l'aide d'une plus grande variété d'armes de chasse. Une mosaïque de cultures similaires, quoique différentes, apparaît ainsi dans le nord-ouest de l'Europe.

Ce n'est qu'après la stabilisation des conditions climatiques et environnementales que les groupes reprennent contact et, au cours des 800 années suivantes, établissent le système culturel stable des Aziliens. Un système beaucoup plus souple, qui laisse plus de place à l'initiative et aux essais que le système rigide des Magdaléniens.

Il ressort de notre analyse qu'à la fin de la glaciation, les évolutions sociales ne furent pas synchronisées avec les évolutions climatiques. Elles les suivirent souvent avec environ un siècle de retard. Les sociétés résistaient même à des changements de l'environnement aussi drastiques que ceux qui ont marqué la fin du Weichsélien. Des vagues de froid aussi intenses que celles de la fin de cette période n'ont provoqué l'effondrement des comportements et des valeurs traditionnelles qu'après et seulement après que les innovations tentées par certains individus eurent démontré que des alternatives existaient. Finalement, le comportement des Européens de la fin de l'ère glaciaire montre que les règles d'une société, ses traditions et les mécanismes qui la régulent influencent davantage son évolution que les conditions climatiques, même extrêmes. ■

BIBLIOGRAPHIE

S. B. Grimm, **Resilience and re-organisation of social systems during the Weichselian lateglacial in Northwest-Europe. An evaluation of the archaeological, climatic, and environmental records**, Monographien des RGZM, vol. 128, sous presse.

E. Caron-Laviolette, O. Bignon-Lau et M. Olive, **(Re)occupation : Following a Magdalenian group through three successive occupations at Étiolles**, *Quaternary International* vol. 498, pp. 12-29, 2018.

Collectif, **Pincevent (1964-2014). 50 années de recherches sur la vie des Magdaléniens**, Centre archéologique de Pincevent et SPF, 2014.

J.-G. Rozoy, **Le propulseur et l'arc chez les chasseurs préhistoriques. Techniques et démographies comparées**, *Paléo*, vol. 4, 1992.

L'ESSENTIEL

> La chaîne alimentaire des océans a longtemps été décrite comme reposant sur deux groupes d'organismes : le phytoplancton et le zooplancton.

> En fait, de nombreux organismes planctoniques sont mixotrophes : pour se nourrir, ils utilisent à la fois

la photosynthèse, comme les plantes, et ingèrent d'autres organismes, comme les animaux.

> Ces mixotrophes ont une influence majeure sur les efflorescences d'algues nocives, les populations de poissons et même le cycle global du dioxyde de carbone.

L'AUTEURE



ADITEE MITRA
spécialiste du zooplancton
et des organismes mixotrophes
à l'université de Swansea,
au Pays de Galles (Royaume-Uni)

Le plancton animal qui voulait devenir végétal

Certains microorganismes du plancton marin font de la photosynthèse, comme les plantes, et mangent d'autres organismes, comme les animaux. Les biologistes ont découvert que ces minuscules végétaux prédateurs jouent dans les océans un rôle bien plus important qu'on ne le pensait.

Dans les eaux chauffées par le soleil d'été des côtes espagnoles, paisibles en apparence, se déroule une bataille invisible à l'œil nu. La scène a lieu à proximité de la surface, dans un essaim d'organismes microscopiques du plancton. Certains sont rose orangé, d'autres vert sombre. Ils nagent paresseusement en cercles, tout en captant l'énergie fournie par le Soleil pour produire par photosynthèse les nutriments nécessaires à leur survie.

Soudain, un microorganisme à tentacules, un *Mesodinium*, surgit en zigzaguant, attiré par les sucres et les acides aminés qui s'échappent

des autres organismes. Il ne dépasse pas les 22 micromètres, mais il fait figure de géant par rapport aux autres, qui mesurent 3 micromètres. Ses tentacules jaillissent et happent ses malheureuses proies vertes (des nanoflagellés) qui sont alors consommées et complètement digérées.

Avec ses proies de couleur rose (les cryptophytes), le prédateur est plus sélectif, bien que tout aussi brutal. Il les détruit et les digère en grande partie, mais il prend soin d'engloutir intacts leurs organites responsables de la photosynthèse, les chloroplastes et les nucléosomes. En quelques minutes, le *Mesodinium*, qui jusque-là était pâle, se pare d'une teinte >



Un microorganisme mixotrophe, du genre *Dinophysis* (à droite), aspire les organites responsables de la photosynthèse d'un autre microorganisme du plancton, du genre *Mesodinium*.

© Mark Ross Studios

> rouge sombre tandis qu'il assimile les organites de ses proies. *Mesodinium* n'est pas capable de produire lui-même ces éléments, donc de capter et d'utiliser le dioxyde de carbone comme le font les véritables organismes photosynthétiques. Il dépend donc des chloroplastes de ses victimes pour accomplir cette tâche. La double stratégie de cet organisme, qui consiste à la fois à chasser sa nourriture comme un animal et à utiliser la photosynthèse comme une plante, est nommée mixotrophie.

Toutefois, le *Mesodinium* ne profite pas bien longtemps de son butin. Non loin de là, un autre mixotrophe s'approche. Légèrement plus grand, ce dinoflagellé du genre *Dinophysis* a une méthode de chasse différente. Il tourne autour de sa proie et déploie des fils en forme de harpons qui immobilisent le *Mesodinium*. Le nouveau prédateur administre alors le coup de grâce : il perce sa cible grâce à un appendice, le pédoncule, par lequel il aspire, comme avec une paille, les entrailles de sa victime, notamment ses chloroplastes. Ces petites usines photosynthétiques sont alors assimilées par leur nouvel hôte auquel elles vont commencer à fournir de l'énergie. Les restes du premier voleur, le *Mesodinium*, dérivent avec le courant.

On a longtemps considéré les mixotrophes comme de simples curiosités

Ces tueurs unicellulaires ne sont que deux exemples parmi les innombrables microorganismes mixotrophes qui nagent dans les mers. La plupart des biologistes marins ont longtemps considéré les mixotrophes comme de simples curiosités, comparés aux deux principaux groupes d'organismes planctoniques supposés dominer le premier maillon de la chaîne alimentaire des océans. L'un de ces groupes, le phytoplancton, fonctionne d'une façon proche de celle des plantes. Ses membres utilisent l'énergie de la lumière du soleil et les nutriments inorganiques présents dans l'eau pour réaliser la photosynthèse. L'autre groupe, le zooplancton, fonctionne plutôt comme les animaux : ses membres se procurent leurs nutriments en

chassant et en mangeant du phytoplancton. De cette façon, les nutriments remontent la chaîne alimentaire vers les animaux plus grands.

Comparés à ces deux groupes « puristes », les organismes mixotrophes étaient considérés comme des sortes d'anomalies, qui jouent sur les deux tableaux sans être efficaces ni sur l'un ni sur l'autre. De la même façon, on ne connaît que quelques rares exemples de mixotrophes terrestres, telle la dionée attrape-mouche, une plante carnivore.

UNE VISION OBSOLETE DE LA CHAÎNE ALIMENTAIRE

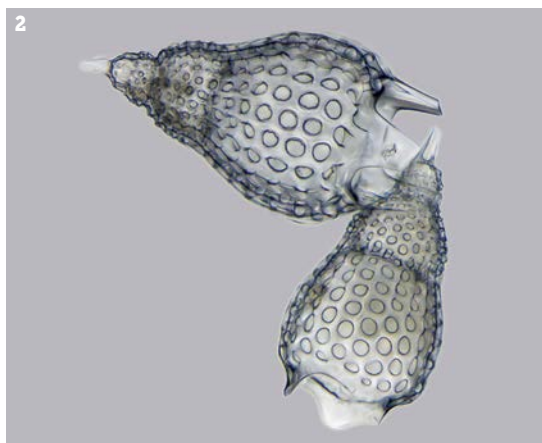
Cette conception classique de la chaîne alimentaire des océans est cependant obsolète. Grâce à une accumulation d'observations, d'expériences et de résultats de modèles de populations planctoniques, les biologistes ont mis en évidence ces dernières années que la plupart des organismes unicellulaires du plancton ne sont ni purement photosynthétiques, ni purement prédateurs. Les mixotrophes auraient ainsi un rôle bien plus important que nous le pensions. La dynamique du bas de la chaîne alimentaire – et par conséquent tout ce qui se trouve au-dessus – serait alors à revoir. Si une grande part des microorganismes du plancton sont effectivement mixotrophes, la croissance de leurs populations ne dépend pas seulement de la photosynthèse, mais aussi de la disponibilité des proies.

Par ailleurs, ces particularités des mixotrophes ont des répercussions sur divers aspects de l'environnement et de l'écosystème. Par exemple, une plus grande activité mixotrophe modifie la vitesse à laquelle les océans emmagasinent le dioxyde de carbone (gaz à effet de serre qui contribue au réchauffement climatique) et le confinent dans les sédiments des fonds marins.

Les mixotrophes sont aussi moins sensibles aux changements de luminosité liés aux saisons, leur capacité de prédation leur offrant une grande flexibilité d'adaptation. Les populations de mixotrophes peuvent ainsi nourrir davantage les larves de poissons, ce qui augmente les ressources en poisson pour l'alimentation humaine. Mais il peut aussi y avoir des effets négatifs. Certaines espèces mixotrophes engendrent des efflorescences algales, dont les émissions massives de toxines conduisent à la fermeture d'écloseries de crustacés et de mollusques et à la mort de grandes quantités de poissons.

Ces quelques exemples montrent qu'il est important de prendre en compte ces étranges organismes que sont les mixotrophes. C'est donc un schéma plus riche et complexe qui a été élaboré ces dernières années par les spécialistes de biologie marine.

À bien y regarder, les organismes mixotrophes semblent sortir tout droit d'un roman de



DES MONSTRES MINUSCULES

Il existe une grande variété de mixotrophes. Certains, comme *Triplos longipes* (1), sont capables de réaliser la photosynthèse par eux-mêmes. En revanche, d'autres, comme certaines espèces de l'ordre des *Nassellaria* (2), présentent des symbioses avec des organismes photosynthétiques. Les espèces du genre *Karlodinium* (3) fonctionnent comme *T. longipes*.

science-fiction. Les harpons et les pédoncules de *Dinophysis* rappellent, à plus petite échelle, les caractéristiques des plantes qui envahissent la Terre dans *Le Jour des triffides*, de l'auteur britannique John Wyndham. Dans ce roman paru en 1951, les triffides sont capables d'utiliser leurs racines pour extraire les nutriments du sol et pour se déplacer. Elles ont aussi des dards venimeux dont elles se servent comme des fouets pour aveugler ou tuer les humains, afin de se repaître de leurs cadavres.

J'ai entendu parler du plancton mixotrophe pour la première fois il y a un peu plus de dix ans, pendant mon doctorat qui portait sur le microzooplancton. À l'époque, les manuels décrivaient encore les mixotrophes comme d'étranges raretés des mers. Pourtant, avec la double capacité de chasser et de faire de la photosynthèse, combinée dans une seule cellule, les mixotrophes apparaissent à mes yeux comme des organismes parfaits. L'évolution ayant tendance à favoriser l'efficacité, j'étais surprise que la mixotrophie ne soit pas plus répandue dans le règne du vivant.

En cherchant à approfondir le sujet, j'ai découvert toute une série d'articles fascinants de Diane Stoecker, une spécialiste du plancton au laboratoire Horn Point, à l'université du Maryland, aux États-Unis. Depuis les années 1980, cette chercheuse et d'autres

avaient montré que la mixotrophie était loin d'être négligeable dans le plancton océanique. Je l'ai contactée et les discussions que j'ai eues avec elle m'ont convaincue que les mixotrophes n'étaient pas rares dans la nature. Mais il restait à savoir combien ils étaient et quel était leur impact dans l'écosystème.

IL N'EXISTAIT AUCUN MODÈLE PRENANT EN COMPTE LES MIXOTROPHES

Je suis spécialisée dans le développement de modèles mathématiques et de simulations numériques qui décrivent les chaînes alimentaires afin de comprendre le comportement des divers organismes impliqués. Parmi les modèles d'écosystèmes océaniques existants, je n'en ai pas trouvé un seul capable de simuler les détails de la double vie des mixotrophes. À l'époque, l'idée de mettre au point un tel modèle intéressait peu les comités scientifiques. En l'absence de financement pour ce projet, j'y travaillais le soir avec mon mari, Kevin Flynn, spécialiste de biologie marine. Au printemps 2009, notre simulation fonctionnait et était capable de représenter différentes populations de mixotrophes, certaines davantage tournées vers la prédation, d'autres vers la photosynthèse. Nous avons publié nos résultats cette même année dans une revue spécialisée.

>

> Notre objectif était de montrer qu'un modèle incluant les mixotrophes simulait l'écologie marine de façon plus réaliste que les modèles qui ne distinguaient dans les populations océaniques que des prédateurs ou des plantes. Nous avons donc ajusté les caractéristiques des mixotrophes au sein du modèle jusqu'à ce que nos simulations se rapprochent au plus près des observations réelles des flux de nutriments au sein des chaînes alimentaires, mais aussi des interactions avec d'autres organismes du plancton tels que les bactéries et les copépodes (de minuscules crustacés). Ces dynamiques de la chaîne alimentaire différaient des modèles classiques sans mixotrophes.

Toutefois, nous avons besoin d'aller au-delà des simulations. Nous devons rassembler des preuves permettant d'appuyer notre hypothèse selon laquelle les mixotrophes jouaient un rôle clé dans les flux de nutriments en milieu océanique et au sein de tous les organismes qui y vivent. Suite à ces travaux, plusieurs congrès ont permis aux chercheurs qui travaillaient sur les mixotrophes, sur le terrain et en laboratoire, de partager leurs connaissances.

Lors d'un congrès, en 2011, notre groupe (que nous avions surnommé «l'équipe mixotrophe») a dressé une liste de toutes les espèces planctoniques connues à la fois pour ingérer d'autres organismes et pour pratiquer la photosynthèse.

Au fil des décennies, les scientifiques avaient identifié des espèces mixotrophes dans des échantillons d'eau prélevés dans tous les systèmes marins, des milieux côtiers jusqu'aux zones situées en plein océan, des pôles jusqu'à l'équateur. Ils ont mené des expériences dans des laboratoires embarqués sur des navires de recherche et ont parfois ramené du plancton dans leurs instituts respectifs pour réaliser des études complémentaires. Ils ont exposé les mixotrophes à divers nutriments, proies et intensités lumineuses pour comprendre comment ces organismes se comportent dans différentes conditions.

DES FORMES DE VIE FRÉQUENTES DANS LES OCÉANS

Avant que l'«équipe mixotrophe» ne commence à rassembler ces observations, la plupart des chercheurs pensaient qu'ils avaient affaire à des cas particuliers et non à une forme de vie commune dans tous les océans du globe.

La compilation de toutes ces données nous a fait constater que la mixotrophie est fréquente dans les mers et qu'elle est essentielle sur le plan écologique. Par exemple, Per Juel Hansen, écophysiologiste à l'université de Copenhague, et ses collègues ont montré que sans un nombre suffisant de cryptophytes (les proies roses mentionnées en début d'article), la population de *Mesodinium* serait incapable

d'acquérir des chloroplastes et finirait par disparaître. Diane Stoecker et son équipe, ainsi que Hae Jin Jeong et ses collègues de l'université de Séoul, ont montré que lorsque les mixotrophes ont une activité photosynthétique, ils se nourrissent de davantage de plancton que si la photosynthèse n'est pas active. Ainsi, un processus renforce l'autre. Et lorsque la lumière et les nutriments sont présents en abondance, ces mêmes mixotrophes prolifèrent bien plus rapidement que le plancton ne faisant appel qu'à un seul processus.

En 2012, nous avons voulu aller plus loin que la constatation de la présence de ces orga-



Une grande activité mixotrophe augmente la capacité des océans à capturer le CO₂



nismes dans les écosystèmes marins. Nous avons commencé à identifier divers groupes en fonction de la nature de leur alimentation, de la manière dont ils se nourrissent et de celle dont ils réalisent la photosynthèse. Nous avons ainsi mis en évidence quatre groupes distincts, chacun occupant une place spécifique au sein d'un spectre de comportements.

Le premier critère de distinction était l'origine des capacités photosynthétiques (voir l'encadré ci-contre). Celles-ci sont-elles inhérentes, ou l'organisme doit-il se procurer les organites photosynthétiques des proies? Nous avons nommé mixotrophes constitutifs le groupe doté du matériel génétique permettant de produire et maintenir les photosystèmes.

Ce groupe comprend de nombreux membres inoffensifs mais cruciaux au sein des chaînes alimentaires océaniques. Il inclut cependant aussi des fauteurs de troubles capables de produire des efflorescences algales destructrices lorsque leur prolifération devient hors de contrôle. Par exemple, le mixotrophe *Karlodinium* est connu pour tuer fréquemment de grands nombres de poissons partout dans le monde, de la baie de Chesapeake, aux États-Unis, aux eaux côtières de la Malaisie. Un autre mixotrophe constitutif, *Prymnesium*, a provoqué à plusieurs reprises la mort de poissons au large >

QUATRE GROUPES DE MIXOTROPHES

Les scientifiques pensaient que le microplancton, l'ensemble des organismes marins unicellulaires (ou protistes), regroupait seulement deux catégories, ceux qui se nourrissent comme les plantes et ceux qui se nourrissent comme les animaux. De nouvelles études montrent

que la plupart de ces microorganismes sont en fait mixotrophes : ils font de la photosynthèse (comme les plantes), mais ingèrent d'autres microorganismes (comme des animaux), selon des modes variés. Les biologistes les répartissent en quatre grandes familles, indiquées ci-dessous.

Microorganisme à classer

NON

Peut-il faire de la photosynthèse ?

OUI

NON

Peut-il se nourrir d'autres organismes ?

OUI

Peut-il faire de la photosynthèse par lui-même ?

NON

OUI

Mange-t-il des proies spécifiques pour acquérir ses capacités photosynthétiques ?

OUI

NON

Ingère-t-il des microorganismes entiers qu'il maintient dans son corps ?

OUI

NON

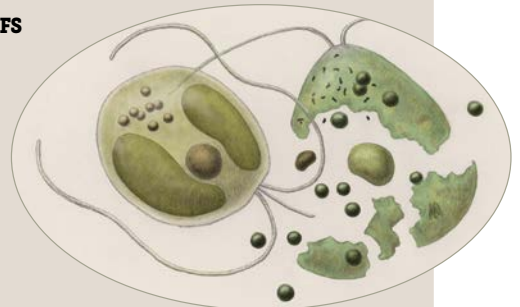
MICROZOOPLANCTON

Ces organismes n'ont aucune capacité similaire à celles des plantes, qui vivent grâce à la photosynthèse. Ils doivent donc se nourrir d'autres organismes pour vivre.

MIXOTROPHES

MIXOTROPHES CONSTITUTIFS

Ces cellules prédatrices disposent d'une physiologie qui leur permet aussi de faire de la photosynthèse. L'un de ces protistes, *Prymnesium parvum*, est représenté ci-contre en train d'attaquer *Dunaliella tertiolecta*.



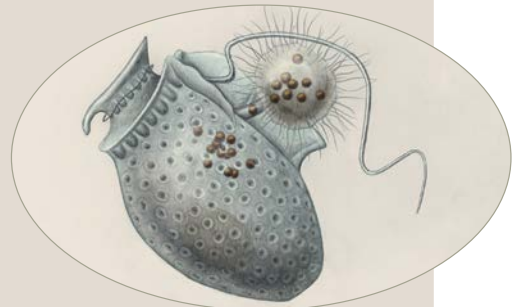
MIXOTROPHES NON CONSTITUTIFS, GÉNÉRALISTES

Ces organismes exploitent les organites photosynthétiques extraits de leurs diverses proies. Ici, *Strombidium oculatum* est en train de subtiliser des éléments de sa victime, un membre du genre *Ulva*.



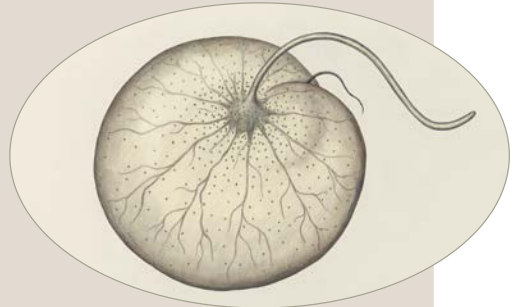
MIXOTROPHES NON CONSTITUTIFS, SPÉCIALISTES ET PLASTIDIQUES

Ces prédateurs s'attaquent à des proies spécifiques et en prélèvent certaines parties, ce qui les tue. Ici, *Dinophysis acuminata* aspire les organites de *Mesodinium rubrum*.



MIXOTROPHES NON CONSTITUTIFS, SPÉCIALISTES ET ENDOSYMBIOTIQUES

Les organismes de ce groupe conservent en leur sein des colonies de proies photosynthétiques. Ici, *Noctiluca scintillans* est rempli de *Pedinomonas noctulacae*.



MICROPHYTOPLANCTON

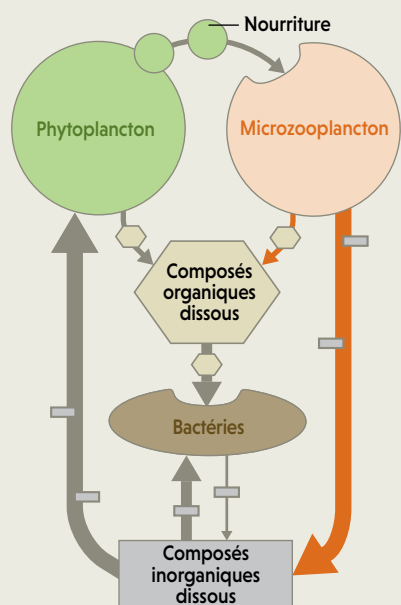
Les organismes de ce groupe vivent de la photosynthèse, comme les plantes terrestres.

L'EFFET MIXOTROPHE

La prise en compte des microorganismes planctoniques mixotrophes dans les modèles écologiques montre que cette composante du plancton joue un rôle notable. Les flux de nutriments au sein de la chaîne alimentaire et la dynamique des populations sont fortement modifiés. On observe aussi des effets sur le cycle global du carbone. Par ailleurs, les chercheurs ont développé divers modèles de mixotrophes pour les comparer avec les anciens scénarios n'incluant que le phytoplancton et le zooplancton. Ces modèles conduisent à des résultats qui s'accordent mieux avec les observations.

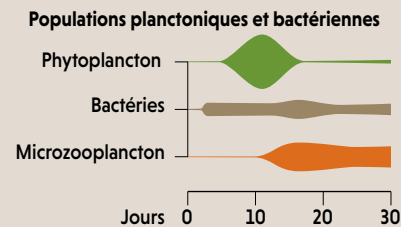
SCÉNARIO SANS MIXOTROPHES

Les organismes du phytoplancton utilisent l'énergie solaire et la matière inorganiques pour se nourrir. Ceux du zooplancton les mangent. Les bactéries marines décomposent les déchets organiques et les recyclent. Les contraintes de ce cycle limitent la taille des populations.

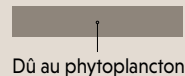


SÉQUENCE CLASSIQUE « UN-DEUX »

Sur un cycle de trente jours, le phytoplancton (en vert) commence par proliférer. C'est seulement ensuite que le microzooplancton (en orange) peut se nourrir suffisamment pour que ses populations augmentent. Cette consommation diminue les populations de phytoplancton.

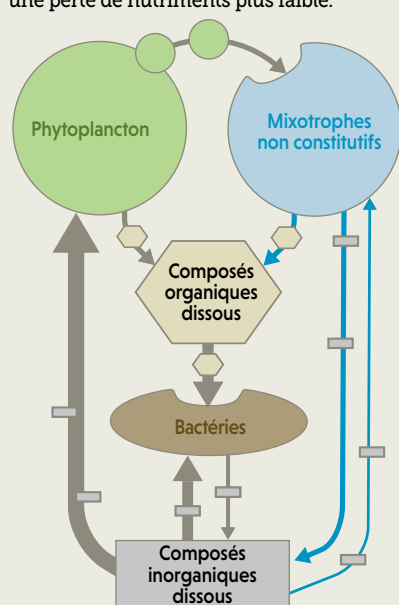


Dioxyde de carbone retiré de l'eau de mer : 30 grammes de carbone par mètre cube



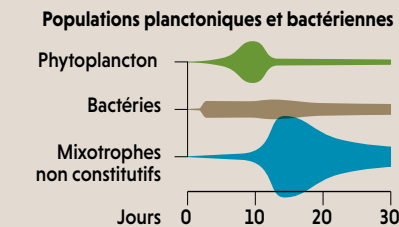
ANIMAUX PHOTOSYNTHÉTIQUES

Lorsque les mixotrophes dits non constitutifs remplacent le microzooplancton, davantage de nutriments sont retenus, grâce aux capacités hybrides (photosynthèse et ingestion d'autres microorganismes). Les fines flèches bleues indiquent une perte de nutriments plus faible.

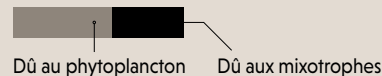


EXPLOSION DE LA POPULATION

Les populations de mixotrophes (en bleu) augmentent plus que celles du microzooplancton, en raison du gain d'énergie donné par les parties photosynthétiques extraites de leurs proies. Toutefois, leur croissance s'interrompt et s'inverse lorsque les mixotrophes ne trouvent plus d'organites à subtiliser.

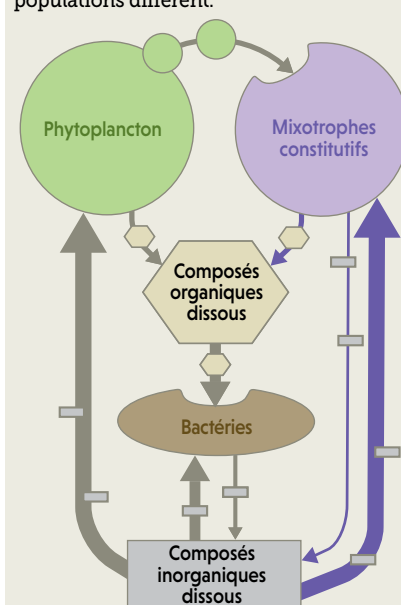


Dioxyde de carbone retiré de l'eau de mer : 30 grammes de carbone par mètre cube



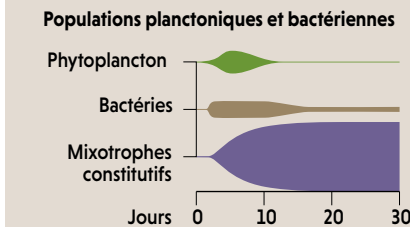
DES PLANTES QUI MANGENT

Les mixotrophes dits constitutifs ont des capacités photosynthétiques propres. Ils consomment beaucoup de matière inorganique (grosse flèche violette) et agissent aussi comme des prédateurs. Cela sustente le groupe sur une plus grande durée et on obtient un profil de populations différent.

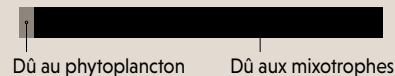


CROISSANCE AUTOSUFFISANTE

Grâce à leurs capacités photosynthétiques propres, les mixotrophes constitutifs (en violet) dépendent peu du phytoplancton classique pour croître. Leur population augmente rapidement et reste importante pendant trente jours.



Dioxyde de carbone retiré de l'eau de mer : 65 grammes de carbone par mètre cube



> du Texas et dans les eaux du parc britannique The Broads. Il libère une toxine qui dégrade les membranes cellulaires des microorganismes rivaux du plancton. Résultat : ces cellules enflent, explosent et *Prymnesium* consomme les débris. Les poissons sont des victimes collatérales, les toxines s'attaquant par exemple aux cellules des branchies des poissons. Une autre espèce encore, *Alexandrium*, produit une toxine qui s'introduit dans les mollusques. Les producteurs de fruits de mer sont alors contraints de fermer leurs exploitations en raison du risque d'intoxication des consommateurs par une phycotoxine aux effets paralysants.

Les espèces du second groupe, les mixotrophes non constitutifs, n'ont pas les outils nécessaires pour faire la photosynthèse. Elles doivent donc se les procurer. Parmi elles, on retrouve *Mesodinium* et *Dinophysis*. On a d'abord pensé que la photosynthèse, chez les membres de ce groupe, était un mécanisme de survie complémentaire, utilisé uniquement si les proies n'étaient pas assez nombreuses. En réalité, ces mixotrophes exploitent l'énergie solaire bien plus qu'on ne le pensait.

On peut subdiviser les mixotrophes non constitutifs en espèces généralistes et spécialistes. Les ciliés *Laboea* et *Strombidium*, par exemple, sont généralistes et subtilisent les chloroplastes de nombreux types de microorganismes. Les généralistes ne peuvent pas préserver les organites pillés plus de quelques jours et doivent constamment s'attaquer à de nouvelles proies pour les renouveler. En contribuant activement au flux des nutriments dans les chaînes alimentaires, ils jouent ainsi un rôle régulateur parmi les populations planctoniques. Ils sont donc involontairement très utiles pour protéger les pêcheries.

SYMBIOSE AVEC DES MICROORGANISMES PHOTOSYNTHÉTIQUES

Les mixotrophes non constitutifs spécialistes, en revanche, ne dépendent que d'un type particulier de proie et semblent mieux équipés pour intégrer les organites étrangers à leur propre organisme. Ils sont capables de conserver les photosystèmes dérobés entre quelques semaines et plusieurs mois. Certains, comme *Dinophysis*, sont toxiques. La consommation de coquillages exposés à *Dinophysis* peut provoquer des gastro-entérites chez l'homme. Ainsi, l'efflorescence massive de ces organismes, comme cela arrive dans le golfe du Mexique, est une menace pour les fermes aquacoles, qui doivent fermer lors de tels épisodes.

Certains mixotrophes non constitutifs spécialistes peuvent encore être classés dans un autre groupe caractérisé par un comportement particulier, l'endosymbiose. Ils ne se contentent pas de subtiliser certains fragments de leurs

proies, comme le fait *Mesodinium*, mais capturent des colonies entières de proies photosynthétiques. Les colonies vivent et prolifèrent au sein de leur hôte, en se nourrissant de nutriments qu'il produit et en profitant de sa protection contre d'autres prédateurs. Cette association profite tant aux proies qu'au mixotrophe. C'est donc une symbiose, que l'on qualifie d'endosymbiose puisque les proies vivent à l'intérieur du mixotrophe.

Des microorganismes du phytoplancton vivent à l'intérieur de certains mixotrophes

Ces sortes de serres planctoniques contiennent des microorganismes nommés foraminifères (ce groupe a un rôle crucial dans le cycle global du carbone : ses membres en absorbent d'immenses quantités de cet élément, le séquestrent lorsqu'ils coulent vers le fond et le relarguent en plus petites quantités lorsqu'ils se décomposent) et radio-laires, et on les trouve partout dans les océans. Elles ne sont pas toutes inoffensives. En particulier, l'une d'elles, *Noctiluca*, peut donner lieu à des efflorescences nocives dans les eaux côtières polluées.

Entre organismes que l'on peut qualifier de végétaux prédateurs et ceux qui sont des animaux pratiquant la photosynthèse, entre minuscules organismes de deux micromètres et animalcules atteignant le millimètre, les mixotrophes étendent leur influence à de nombreux aspects de la vie océanique.

Par exemple, il existe une vaste région pauvre en nutriments qui couvre des milliers de kilomètres carrés au milieu de l'océan Atlantique. Les scientifiques pensaient que, dans cette zone, le phytoplancton entraînait en compétition avec les bactéries marines pour se procurer des nutriments inorganiques solubles tels que le fer et le phosphate, ressources rares en ces endroits.

Cependant, Mikhail Zubkov, chercheur au Centre d'océanographie britannique, et ses collègues ont découvert en 2008 une population importante de mixotrophes constitutifs – ceux qui font la photosynthèse par eux-mêmes – dans >

MIXOTROPHIE ET POMPE BIOLOGIQUE À CARBONE

De récents projets, telle l'expédition *Tara Océans*, qui a débuté en 2009, ont permis de préciser la dynamique entre les différents types de plancton: le phytoplancton, ou plancton végétal, autotrophe (qui pratique l'autoalimentation et la photosynthèse); le zooplancton, ou plancton animal, hétérotrophe (qui se nourrit des autres); et les mixotrophes, qui combinent autotrophie et hétérotrophie. Grâce à ces résultats, les chercheurs ont aussi déterminé le rôle du plancton dans la séquestration du carbone atmosphérique *via* la pompe biologique à carbone.

En effet, l'océan profond est le plus grand réservoir de carbone de la planète. Il a emmagasiné à lui seul un tiers du dioxyde de carbone (CO₂) émis depuis le début de l'ère industrielle. Ce carbone est séquestré au fond des océans par un ensemble de processus physico-chimiques et biologiques qui constituent la «pompe à carbone océanique».

Au sein de ces mécanismes, la pompe dite biologique assure le transfert du CO₂ atmosphérique vers l'océan profond *via* la photosynthèse. Dans ce pompage, le CO₂ d'origine atmosphérique est fixé par l'activité photosynthétique des microorganismes marins autotrophes ou mixotrophes. Il subit ensuite une série de transformations conduisant à sa séquestration en profondeur principalement sous forme de particules, surnommées «neige marine» en 1951 par la biologiste marine et écologiste américaine Rachel Carson. Cette neige, produite à la fois par les autotrophes, les hétérotrophes et les mixotrophes, est composée de déchets, d'organismes morts, etc. La mixotrophie

joue un rôle important dans ce processus puisqu'elle intervient à la fois au niveau du transfert du CO₂ atmosphérique vers l'océan *via* la photosynthèse et de son transport vers le fond *via* la production de particules marines.

Des études avaient montré que le flux de carbone vers les profondeurs dépend de la composition de la communauté planctonique de surface. Mais les informations sur cette communauté restaient très limitées, notamment à cause de sa complexité et des méthodes d'observation dont disposaient les chercheurs. Les récents développements techniques en matière de séquençage massif ont permis d'appréhender le système vivant depuis

La mixotrophie intervient *via* la photosynthèse et *via* la production de particules marines

la molécule jusqu'à l'écosystème. Ces nouvelles mesures collectées au cours de l'expédition *Tara Océans* ont conduit à une description quasi complète du catalogue d'organismes planctoniques incluant virus, procaryotes et eucaryotes. Couplées à des approches informatiques poussées, ces mesures ont mis en évidence la richesse et la complexité des interactions qui relient ces organismes. À partir de l'ensemble de ces informations, avec nos collègues, nous avons décrit le réseau d'espèces, ou «Facebook du plancton», liées à la pompe biologique des océans.



Dans ce dinoflagellé *Ornithocercus magnificus*, observé dans la baie de Villefranche-sur-Mer, les petites billes orangées sont des cyanobactéries symbiotiques.

Au sein de ce réseau, de nombreux acteurs, tels que certaines algues photosynthétiques (en particulier des diatomées) ou des organismes du zooplancton (des copépodes), étaient déjà connus comme ingrédients majeurs de la pompe biologique. Mais l'implication de certains microorganismes (parasites unicellulaires, cyanobactéries et virus) dans la séquestration du carbone était jusqu'alors très sous-estimée. En particulier, ce réseau contient de nombreux mixotrophes, tels les dinoflagellés *Noctiluca* ou les collodaires, des radiolaires unicellulaires marins qui appartiennent au super-groupe des *Rhizaria*.

Les radiolaires sont très intéressants parce que certaines de ces espèces mixotrophes vivent en symbiose avec des microalgues intégrées à leur cytoplasme, et on a très longtemps sous-estimé leur abondance. Un autre cas de symbiose pertinente ici est celle entre des algues procaryotes, les cyanobactéries, et des dinoflagellés tels que les *Ornithocercus* (voir la photographie ci-dessus). Il reste beaucoup d'aspects à étudier: par exemple, nous ne savons toujours pas à qui profite le plus la symbiose entre l'hôte hétérotrophe et son symbiote autotrophe.

Connaître la structure de ces réseaux et le mode trophique des organismes qui le compose ouvre de nombreuses perspectives, notamment la possibilité de mieux appréhender l'impact de ces organismes sur l'environnement et, à l'inverse, du changement de l'environnement sur ces communautés.

LIONEL GUIDI ET JOHN DOLAN
Laboratoire d'océanographie
de Villefranche-sur-Mer

> cette zone, lorsqu'ils ont prélevé des échantillons d'eau lors de leurs expéditions.

À partir de ces observations, mes collègues et moi avons développé deux simulations de chaîne alimentaire. Nous avons trouvé que la simulation prenant en compte la mixotrophie correspondait le mieux aux quantités de nutriments – et à leur cycle de renouvellement – mesurées par Mikhail Zubkov. Au lieu d'être en compétition avec le phytoplancton, les bactéries croissent en utilisant les sucres et autres nutriments libérés par les mixotrophes. Ceux-ci se nourrissent des bactéries, qui leur fournissent plus de fer et de phosphate qu'ils n'en pourraient extraire directement de l'océan. Et le modèle n'était en accord avec les observations que si les mixotrophes en question étaient constitutifs (voir l'encadré page 55).

Un autre élément clé est à prendre en compte. Avec les mixotrophes, et non avec le phytoplancton classique, les niveaux de fixation du carbone – la quantité de dioxyde de carbone extraite de l'eau de mer par les organismes – augmentent notablement. Nos découvertes suggèrent que si ces organismes hybrides n'étaient pas présents, la quantité globale de carbone qui circule entre l'eau de mer et l'atmosphère (et qui contribue au réchauffement climatique sous la forme de dioxyde de carbone), pourrait être bien plus importante qu'elle ne l'est.

LES MIXOTROPHES SONT AU CŒUR DE PLUSIEURS PROBLÉMATIQUES

Comme nous l'avons évoqué, les mixotrophes sont présents dans les eaux côtières, et ils peuvent avoir un impact important sur la pêche et l'aquaculture. En 2017, nous avons utilisé un modèle de plancton de la mer du Nord intégrant divers types de mixotrophes et avons découvert que lorsque de petits mixotrophes mangent des bactéries marines, leur population croît suffisamment pour surclasser d'autres microorganismes qui tendent à produire des efflorescences algales. Même lorsqu'elles ne sont pas toxiques, ces proliférations sont une source de problèmes pour les élevages de poissons. En effet, l'accumulation de plancton à la surface de la mer bloque la lumière du soleil, ce qui perturbe le cycle des nutriments nécessaires à la croissance des larves. Moins d'efflorescences signifie donc plus de poissons.

Concernant la santé des poissons, il est aussi important que les mixotrophes soient la forme prévalente de plancton en été. Le phytoplancton au sens strict prospère au printemps, mais les populations déclinent ensuite; les fragiles larves de poissons ne peuvent donc pas dépendre de lui, sans quoi elles ne trouveraient pas assez de nourriture en été. Les

mixotrophes, en revanche, sont présents en permanence et constituent une source de nourriture riche et viable.

Les mixotrophes sont au cœur de plusieurs problématiques: la pêche, la prévision d'efflorescences algales destructrices, le changement climatique ou encore la reconstitution des cycles passés du carbone. Le défi, désormais, est de réussir à associer les observations réelles et nos simulations pour comprendre ce

Près des côtes, les mixotrophes ont un impact sur la pêche et l'aquaculture

que font les divers groupes de mixotrophes en fonction de leur localisation et des saisons. C'est important car, tandis que notre climat change, nous devons savoir quelles conditions environnementales peuvent conduire à la prolifération du *Karlodinium* toxique, du *Noctiluca* vert, dangereux pour les écosystèmes, ou encore des ciliés ayant un rôle protecteur en aquaculture. Nous avons franchi la première étape vers cet objectif en cartographiant la présence de différents groupes de mixotrophes à travers les mers du monde. Nous devons encore estimer la taille de leurs populations durant les diverses saisons, car les changements de luminosité et de température ont une forte influence sur leur croissance et leur prolifération.

Il est important de garder en tête que nos conclusions ne peuvent se fonder uniquement sur des simulations. Nous avons donc besoin de récolter davantage de données réelles, non pas en laboratoire, mais *in situ*, directement dans les océans.

En 2017, la Commission européenne a accepté de financer un projet dont l'objectif est de former des chercheurs à faire ces analyses en mer. L'équipe mixotrophe, qui s'agrandit sans cesse, va pouvoir accélérer la mise en place de la prochaine génération de chercheurs. Ensemble, nous espérons comprendre en détail comment des organismes aussi minuscules ont une influence aussi importante sur le monde. ■

BIBLIOGRAPHIE

D. K. Stoecker et al., **Mixotrophy in the marine plankton**, *Annual Review of Marine Science*, vol. 9, pp. 311-335, 2017.

L. Guidi et al., **Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean**, *Nature*, vol. 532, pp. 465-470, 2016.

A. Mitra et al., **Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition**, *Protist*, vol. 167(2), pp. 106-120, 2016.

K. J. Flynn et A. Mitra, **Building the « perfect beast » : Modelling mixotrophic plankton**, *Journal of Plankton Research*, vol. 31(9), pp. 965-992, 2009.

Pleins feux sur les premières galaxies

Les astronomes commencent à observer les galaxies les plus anciennes de l'Univers. Ce qui ouvre une fenêtre sur une période quasi inconnue de l'histoire cosmique.

L'histoire de l'Univers a commencé il y a près de 13,8 milliards d'années, avec le Big Bang. Les cosmologistes et les astrophysiciens ont construit un modèle qui donne une vision globale assez précise de l'évolution de l'Univers depuis sa naissance jusqu'à aujourd'hui. Mais certains épisodes qui restent encore mal connus pourraient bientôt se dévoiler, notamment ceux concernant la naissance des premières étoiles et galaxies. En effet, les astronomes ont récemment observé des galaxies remontant à quelques centaines de millions d'années après le Big Bang.

La lumière d'une de ces galaxies, nommée SPT0615-JD, a entamé son voyage vers la Terre il y a 13,3 milliards d'années. Elle a été observée pour la première fois en 2017 grâce au télescope spatial *Hubble*, dans le cadre du projet que je dirige : *Relics* (*Reionization, Lensing Cluster Survey*). Ce programme a été conçu précisément pour détecter des galaxies parmi les premières formées dans le cosmos. Le relevé *Relics* a collecté des données entre octobre 2015 et octobre 2017, en accumulant plus de 100 heures d'observation sur le télescope *Hubble*, et plus de 900 heures sur le télescope spatial *Spitzer*. Le projet a permis de >