

Ces situations mettent au jour la notion de conflits génétiques qui a souvent cours dans les processus d'adaptation. Les gènes n'ont pas le même succès selon qu'ils sont portés par les mâles ou les femelles et l'évolution est souvent dirigée par ces conflits. Ce type d'argument permet-il d'expliquer le système de reproduction symétrique des espèces gynodioïques, celui des plantes androdioïques où coexistent seulement des mâles et des hermaphrodites? *A priori* non, puisque la voie mâle ne dispose pas de véhicule de gènes qui lui soit propre. Ainsi, le poids des arguments théoriques a même conduit à nier l'existence de telles espèces androdioïques dans la nature. Et pourtant, elles sont certes rares, mais bien réelles!

LE TROISIÈME SEXE

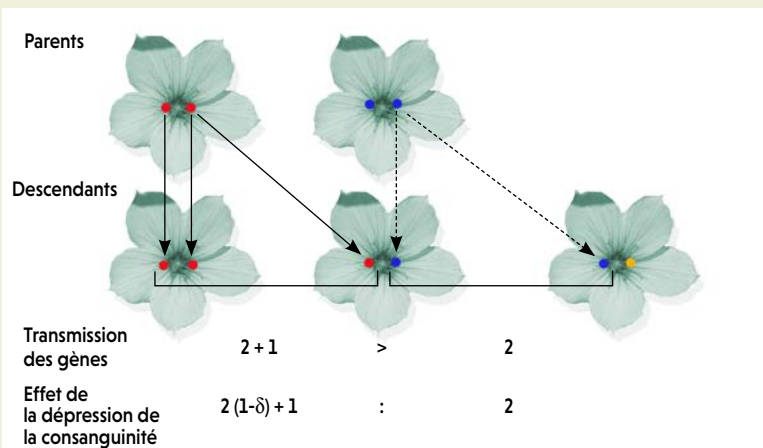
Récemment, Pierre Saumitou-Laprade et ses collègues, des universités de Lille 1 et de Montpellier ont élucidé chez l'espèce *Phillyrea angustifolia* (voir la figure page ci-contre en bas), une espèce proche de l'olivier, un mécanisme original, permettant le maintien des mâles et des hermaphrodites. Ils ont montré que les hermaphrodites sont dotés d'un système d'incompatibilité à deux groupes, les rendant compatibles avec seulement la moitié des hermaphrodites de la population. Les mâles, eux, peuvent féconder tous les hermaphrodites, soit deux fois plus que les hermaphrodites, ce qui leur permet de compenser l'absence de fonction femelle. On a donc une espèce où cohabitent trois sexes !

La grande diversité des formes florales résulte d'une diversification des stratégies de reproduction par la sélection naturelle. Les structures développées par les plantes sur lesquelles agit la sélection naturelle sont très variées (corolles plus ou moins colorées, système d'incompatibilité...), mais toutes peuvent se résumer par les règles de transmission des gènes précédentes.

Au cours de l'évolution, les changements de systèmes de reproduction ont été fréquents. Lorsqu'on reconstitue l'histoire évolutive d'un genre ou d'une famille botanique, on peut montrer que l'apparition de l'autofécondation à partir d'un ancêtre allofécondant chez les hermaphrodites est fréquente (voir la figure page 74). Dans la mesure où les formes allofécondantes sont encore présentes aujourd'hui, on peut supposer que les espèces autofécondantes s'éteignent plus souvent que les espèces allofécondantes, l'autofécondation ne constituerait pas une stratégie viable à l'échelle de la durée de vie des espèces.

Plus récemment, face aux changements planétaires et notamment face au déclin des pollinisateurs qui touche de façon directe les espèces à reproduction croisée, on a constaté que l'évolution vers l'autofécondation est possible, à très court terme. Ainsi, chez la petite

LE POIDS DE LA DÉPRESSION CHEZ LES HERMAPHRODITES



Chez les hermaphrodites, les gènes étant véhiculés à la fois par la voie mâle et la voie femelle, le nombre de gènes transmis est la somme des contributions du pollen et des ovules. Une plante qui acquiert la capacité à s'autoféconder (elle devient allogame) en détournant quelques grains de son pollen possède un avantage de 50 % en termes de nombre de gènes transmis : elle transmet ovule et pollen à sa descendance et continue à féconder d'autres plantes dans la population (flèches noires). Le génotype allogame ne transmet qu'une copie de ses gènes à ses descendants et une autre en pollinisant parmi la population (en pointillés). Cependant les descendants issus d'autofécondation ont une survie plus faible à cause de la dépression de consanguinité (δ). En terme de bilan, la stratégie allogame ou autogame dépend du nombre de gènes transmis, une fois la dépression prise en compte.

BIBLIOGRAPHIE

P. SAUMITOU-LAPRADE ET AL., *A Self-Incompatibility System Explains High Male Frequencies in an Androdioecious Plant*, Science, vol. 327, pp. 1648-1650, 2010.

R. DAWKINS (trad. N. Jones-Gorlin), *Le gène égoïste*, Odile Jacob, 2003.

P.H. GOUYON, J.P. HENRY et J. ARNOULD, *Les avatars du gène*, Belin, 1997.

C. DARWIN, *The different forms of flower on plants of the same species*. London, Murray, 1877.

centaurée *Centaurium erythraea*, une équipe belge a montré que les plants se développant en milieu urbain, appauvri en pollinisateurs, avaient développé la capacité de se reproduire par autofécondation alors même que les spécimens ruraux se reproduisent par fécondation croisée (voir la figure page 75).

Ce type d'évolution a été reproduit en conditions expérimentales chez la mimule *Mimulus guttatus*. Des chercheurs américains en ont cultivé avec ou sans pollinisateurs : en moins de cinq générations, le groupe de plantes sans pollinisateurs avait acquis la capacité à produire des graines sans pollinisateurs ! Ainsi, face aux changements environnementaux, les plantes sont en mesure de s'adapter rapidement. Est-ce une bonne nouvelle ? Pas si sûr... Si les plantes confrontées à la raréfaction des pollinisateurs acquièrent par l'autofécondation la capacité à s'en affranchir, de quelles ressources alimentaires disposeront les pollinisateurs dans le futur ? Assistera-t-on à la disparition d'une chaîne trophique dans les écosystèmes ? Verra-t-on dans nos campagnes des fleurs sans couleurs et sans odeurs ? ■

L'ESSENTIEL

● On a longtemps pensé que la chaîne alimentaire des océans était fondée sur deux groupes supposés majoritaires: le phytoplancton et le zooplancton.

● C'était sans compter les organismes mixotrophes, mi-plante, mi-animaux. Pour se nourrir, ils utilisent

la photosynthèse et chassent également des proies.

● Ces créatures hybrides auraient une influence majeure sur les niveaux globaux de dioxyde de carbone, sur les populations de poissons et les efflorescences d'algues toxiques.

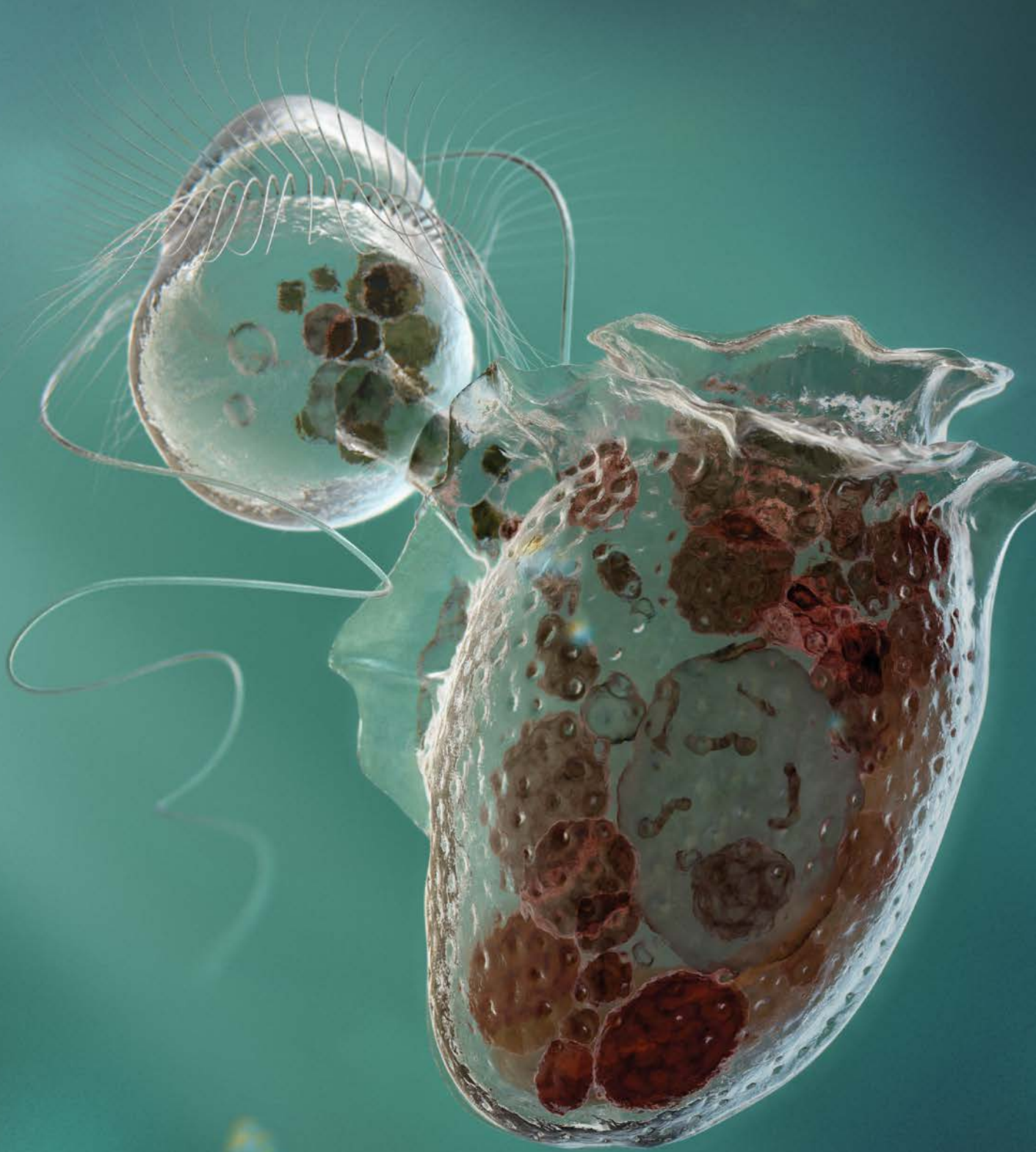
L'AUTEURE



ADITEE MITRA enseigne les sciences de la vie à l'université de Swansea, au Pays de Galles.

Le règne des plantes-garous

De minuscules créatures marines vivent comme des plantes, grâce à la photosynthèse. Cependant, il leur arrive aussi de chasser comme des animaux. Parce qu'ils régendent les populations de poissons, ces mixotrophes seraient les maîtres des océans.



Scène d'horreur sous-marine :
un mixotrophe, *Dinophysis*
(à droite), aspire les organes
d'un autre, *Mesodinium*.

D

rame au large des côtes espagnoles. Les lumières de l'été scintillent à la surface paisible des eaux chaudes. Proche de la surface, un essaim d'organismes, certains d'un rose orangé, d'autres d'un vert sombre, nagent paresseusement. Soudain, une créature apparaît en zigzaguant et se précipite sur le groupe, faisant le plus possible de victimes en les happant goulûment. Fin du premier acte. C'est une hécatombe... qui ne trouble en rien la quiétude de la mer, car elle est invisible à l'œil nu.

Les proies, d'environ trois micromètres de longueur, captaient l'énergie du Soleil pour synthétiser des nutriments par photosynthèse. Le prédateur, du genre *Mesodinium*, atteint avec ses tentacules 22 micromètres, un géant ! Il a été attiré par les sucres et les acides aminés qui s'échappent des petits organismes.

Étonnamment le sort des proies dépend de leur couleur. Les vertes (des nanoflagellés) sont complètement digérées. Les roses (des cryptophytes) ont droit à un « traitement de faveur » : leurs organites responsables de la photosynthèse – les chloroplastes et les nucléosomes – restent intacts et fonctionnels. En quelques minutes, le *Mesodinium*, jusque-là pâle, se pare d'une teinte rouge sombre. Ce faisant, il devient à son tour capable de capter et d'utiliser le dioxyde de carbone. Il joue donc sur deux tableaux et use d'une double stratégie, nommée mixotrophie : il chasse sa nourriture comme un animal et utilise la photosynthèse comme une plante. C'est d'ailleurs aussi le cas du corail, mais il n'est pas planctonique.

LE COMBAT DES VÉGÉTAUX

Deuxième acte. *Mesodinium* ne profite guère de son butin. Un autre mixotrophe s'approche, légèrement plus grand. Ce dino-flagellé *Dinophysis* projette des harpons qui immobilisent le *Mesodinium* et porte le coup de grâce : il perce sa cible grâce à un appendice, appelé pédoncule, par lequel il aspire, comme avec une paille, les entrailles de sa victime, y compris les chloroplastes. Ces petites usines photosynthétiques sont alors assimilées par leur nouvel hôte auquel elles

vont désormais fournir de l'énergie. Et les reliques du *Mesodinium* partent à la dérive.

Ces tueurs unicellulaires ne sont que deux exemples parmi les innombrables organismes planctoniques mixotrophes de nos mers. Où les situer dans le tableau du vivant ? Les océanologues distinguent deux groupes principaux de planctons unicellulaires. Le premier, le phytoplancton, à l'instar des plantes, utilise l'énergie lumineuse et des nutriments inorganiques pour proliférer. L'autre groupe, le zooplancton, se rapproche des animaux : il chasse le phytoplancton. Ils constituent tous les deux les premiers maillons de la chaîne alimentaire qui conduit aux plus grands animaux. À côté de ces deux groupes écrasants, le plancton mixotrophe est longtemps resté cantonné au rang de « curiosités », d'anomalies... Ils ont le même statut que les rares mixotrophes terrestres, telle la plante carnivore dionée attrape-mouche.

Nous pensons que cette conception doit être remise en cause. Des expériences, des observations et des modélisations ont récemment montré que beaucoup d'organismes planctoniques unicellulaires ne sont ni strictement photosynthétiques, ni purement « planctovores ». Une grande part serait en fait mixotrophe. C'est tout le fonctionnement de la chaîne alimentaire qui serait alors à revoir.

Si la majeure partie du plancton est bien mixotrophe, sa prolifération n'est plus nécessairement limitée par la photosynthèse. L'énergie solaire, lorsqu'elle est disponible, devient un bonus. Les conséquences sont nombreuses.

L'ATTAQUE DES TRIFFIDES

Une plus grande activité mixotrophique, par exemple, diminue la vitesse à laquelle les océans absorbent le dioxyde de carbone atmosphérique dû au réchauffement climatique pour le confiner dans les sédiments des fonds marins. Les populations de mixotrophes, moins sensibles aux variations saisonnières de la lumière du Soleil, peuvent nourrir plus de larves de poissons et augmenter les ressources halieutiques. Cependant, certaines espèces mixotrophes peuvent engendrer des efflorescences algales, des « bloom » qui nuisent aux élevages de crustacés, de mollusques, de poissons... À quoi ressemblent ces organismes d'un nouveau genre qui bouleversent ce que l'on croyait savoir de l'écologie marine ?

Les organismes mixotrophes ont l'air de sortir d'un roman de science-fiction. Les

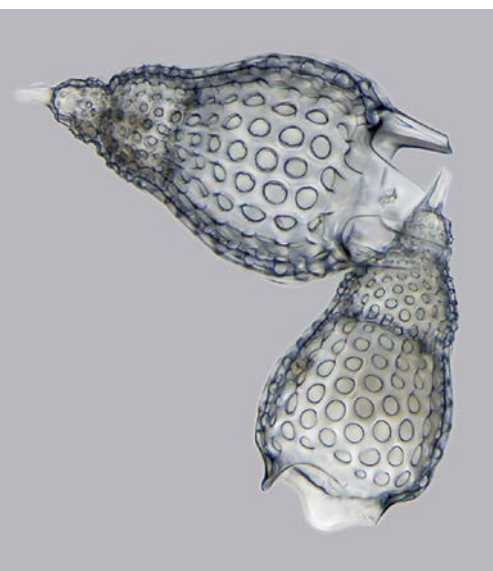
harpons et les pédoncules de *Dinophysis* rappellent les caractéristiques des plantes qui envahissent la Terre dans *Le Jour des Triffides* le roman de science-fiction britannique de John Wyndham, paru en 1951. Dans ce livre, les truffides utilisent leurs racines pour extraire les nutriments du sol et pour se déplacer. Elles sont également pourvues de dards venimeux dont elles se servent comme des fouets pour aveugler ou tuer les hommes afin de se repaître de leurs cadavres.

J'ai découvert le plancton mixotrophe il y a une dizaine d'années pendant mon doctorat consacré au microzooplancton (une catégorie de zooplancton définie par sa taille). À l'époque, les manuels ne s'attar-

vers la photosynthèse. Nos travaux furent publiés dans *Journal of Plankton Research*.

Notre objectif était de montrer qu'un modèle incluant les mixotrophes est plus réaliste que ceux séparant les populations océaniques entre prédateurs et plantes. Nous avons affiné les caractéristiques de nos mixotrophes virtuels jusqu'à ce que nos simulations se rapprochent au plus près des observations réelles des flux de nutriments au sein des chaînes alimentaires et des interactions entre les autres types de planctons comme les bactéries et les copépodes (de minuscules crustacés). Les dynamiques de chaîne alimentaire obtenues différaient notablement des modèles à populations distinctes de planctons.

La galerie des mini-monstres. Les *Karlodinium* (à gauche) sont naturellement photosynthétiques, ce qui ne les empêche pas de capturer des proies. Les *Nassellaria* (à droite) volaient les organes photosynthétiques de leurs victimes planctoniques.



daient guère sur ces mixotrophes, des organismes pourtant redoutablement efficaces avec leur double stratégie de subsistance : la chasse et la photosynthèse.

En enquêtant davantage, j'ai découvert les travaux de Diane Stoecker, du laboratoire Horn Point, à l'université du Maryland, aux États-Unis. Mes échanges avec elle m'ont convaincu que la mixotrophie était plus répandue qu'on ne le pensait. Comment le démontrer ?

Ma spécialité consiste à élaborer des modèles mathématiques de chaînes alimentaires pour comprendre le comportement des organismes qui les constituent. En explorant les modèles d'écosystèmes océaniques existants, je n'en ai trouvé aucun capable de simuler en détail la double vie des mixotrophes. Je m'y suis donc attelé, avec l'océanologue Kevin Flynn, et nous avons conçu en 2009 un premier modèle fonctionnel. Notre simulation rendait compte de différentes populations de mixotrophes, certaines davantage tournées vers la chasse, d'autres

Nous devions aller au-delà des simulations virtuelles et rassembler des preuves appuyant notre hypothèse selon laquelle les mixotrophes jouent un rôle clé dans les flux de nutriments à travers tout l'océan et les créatures qui l'habitent. Nous avons pu le faire grâce à l'appui de la fondation *Leverhulme Trust* qui a financé une série de congrès en Europe et aux États-Unis durant lesquels, pour la première fois, les spécialistes des mixotrophes pouvaient partager leurs connaissances.

UN MONDE D'HYBRIDES

Beaucoup avaient, chacun de leur côté identifié des espèces mixotrophes dans tous les systèmes marins, des côtes au plein océan, des pôles jusqu'à l'équateur. Et nombreux sont ceux qui avaient mené des expériences pour comprendre les déterminants comportementaux de ces organismes (abondance de nutriments, proies disponibles, intensité lumineuse...). Tous pensaient n'avoir eu à faire qu'à des phénomènes inhabituels et de petite envergure. Ils se trompaient. ➤

➤ Au premier congrès, en 2011, nous avons dressé une liste commune de toutes les espèces mixotrophes que nous avons repérées. Force fut de conclure que la mixotrophie est courante dans les mers et qu'elle est essentielle d'un point de vue écologique.

Par exemple, Per Juel Hansen, de l'université de Copenhague, et ses collègues ont montré que sans un nombre suffisant de cryptophytes (les proies roses du drame introductif), la population de *Mesodinium* serait incapable d'acquérir des chloroplastes et finirait par disparaître. L'équipe de Diane Stoecker et celle de Hae Jin Jeong, de l'université natio-

CERTAINS MIXOTROPHES RÉDUISENT EN ESCLAVAGE DES COLONIES ENTIÈRES DE PROIES PHOTOSYNTHÉTIQUES

nale de Séoul, en Corée du Sud, ont révélé que les mixotrophes utilisant activement la photosynthèse se nourrissent davantage de planctons que lorsqu'ils délaissent la photosynthèse. Une synergie des modes de consommation!

Lorsque la lumière et les nutriments sont abondants, ces mêmes mixotrophes croissent bien plus rapidement que les organismes planctoniques n'exploitant qu'une seule ressource.

En 2012, nous avons voulu aller plus loin et classer les mixotrophes. Nous avons ainsi établi quatre groupes distincts, chacun occupant une place spécifique au sein d'un spectre de comportements.

Le premier critère de distinction est la source de leurs capacités photosynthétiques. Sont-elles intrinsèques ou le fruit d'une chasse? Le groupe doté du matériel génétique permettant de produire et de maintenir l'équipement cellulaire nécessaire à la photosynthèse est celui des mixotrophes constitutifs. Ce groupe rassemble des créatures aux rôles

souvent critiques au sein des chaînes alimentaires. Il compte aussi en son sein quelques fauteurs de troubles *via* des efflorescences destructrices. Par exemple, *Karlodinium* est connu pour causer la mort massive de poissons partout dans le monde, de la baie de Chesapeake aux eaux côtières de la Malaisie. *Prymnesium*, un autre mixotrophe constitutif, a causé une hécatombe parmi les poissons au large du Texas et dans les eaux du parc national britannique *The Broads*. Le coupable libère une substance chimique qui dégrade les membranes cellulaires des organismes planctoniques rivaux. Résultat: ils enflent et éclatent, tandis que *Prymnesium* se régale des débris et explose démographiquement.

À L'ATTAQUE DES MOLLUSQUES

Une autre espèce, *Alexandrium*, produit une toxine qui s'introduit dans les mollusques. Des élevages d'huîtres, de moules et de palourdes ont été contraints de fermer en raison du risque d'intoxication encouru par les consommateurs.

Les espèces du second groupe, les mixotrophes non constitutifs sont obligés de se procurer l'arsenal photosynthétique. On supposait que cette photosynthèse n'était qu'un mécanisme de survie complémentaire, employé uniquement en cas de nombre insuffisant de proies. Nous pensons désormais que l'exploitation de l'énergie solaire est bien plus fréquente et cruciale dans leur mode de vie.

Les mixotrophes non constitutifs peuvent être subdivisés en espèces généralistes et spécialistes. Les ciliés, par exemple *Laboea* et *Strombidium*, sont des généralistes et subtilisent les chloroplastes à de nombreux types d'organismes. Ces généralistes ne peuvent toutefois pas maintenir ces pièces rapportées plus de quelques jours et doivent constamment s'attaquer à de nouvelles proies pour les renouveler. Ce sont souvent des mixotrophes utiles qui contribuent au flux de nutriments dans les chaînes alimentaires nécessaires aux élevages de poissons et de fruits de mer. Ils jouent donc un rôle vital dans la sûreté alimentaire globale.

Les mixotrophes spécialistes ne dépendent que d'un type particulier de proie, mais semblent mieux équipés pour intégrer les photosystèmes volés dans leur propre physiologie. Ils les gardent fonctionnels jusqu'à plusieurs mois. Certains, comme *Dinophysis*, peuvent être dangereux pour les humains à travers des fruits de mer contaminés lors d'efflorescences.

D'autres spécialistes peuvent être classés dans un groupe à part caractérisé par un comportement particulier. Ils ne se contentent pas de subtiliser des fragments de leurs proies, ils réduisent à l'esclavage des colonies entières ➤