

> 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