

constituants auprès des cellules voisines qui ont des excédents. Ces communautés semblent également extraire l'énergie de l'environnement grâce à un processus collectif: des cellules effectuent certaines conversions chimiques, puis, en aval, d'autres lancent de nouvelles réactions avec le produit obtenu. Ce partage de constituants cellulaires et de ressources énergétiques à la fois requiert et permet la cohabitation de divers organismes.

Bien que des cellules proches parentes et à proximité luttent pour acquérir les mêmes ressources, la moisson récente d'informations génétiques suggère qu'à plus grande échelle, l'évolution a favorisé la spécialisation et la collaboration. De même que l'économie mondiale mise sur les atouts locaux et l'échange de biens, les communautés microbiennes des eaux souterraines et du plancher océanique optimisent l'exploitation des rares ressources et survivent dans des environnements *a priori* hostiles grâce à la division du travail.

Comment de telles symbioses émergent-elles? Certains scientifiques pensent que la promiscuité au sein de communautés denses est un facteur essentiel. À mesure que des organismes étroitement liés se reproduisent, leur progéniture reste dans les parages. Cette proximité lui offre l'avantage d'accéder aux ressources parentales, comme un étudiant habitant près de la maison familiale y retournerait pour laver son linge ou piocher dans le

réduisent le taux de partage global et la condamnent à une mort certaine. (Ce scénario s'appelle également la tragédie des biens communs, terme inventé pour décrire un groupe d'agriculteurs partageant des terres; chaque agriculteur est motivé pour avoir un troupeau de bêtes aussi important que possible, ce qui conduit au surpâturage et à la ruine financière pour tous.) Ces dynamiques montrent que la collaboration et le partage sont favorisés lorsque plusieurs générations de la même espèce s'enracinent sur un même territoire, un principe connu sous le nom de sélection de groupe.

Toutefois, ce mécanisme de sélection de groupe est-il le seul responsable de l'existence des collaborations microbiennes ou d'autres facteurs entrent-ils en jeu? Des indices sont venus de plusieurs centaines de mètres au-dessus des suintements de méthane, dans les eaux de surface où ce gaz rencontre une mer baignée de soleil, une zone riche en énergie lumineuse mais appauvrie en nutriments comme l'azote et le phosphore. En effet, les eaux de surface tropicales et subtropicales ont longtemps été considérées comme des «déserts» océaniques, et ce jusque dans les années 1980, quand les scientifiques ont commencé à se pencher de plus près sur ces environnements et ont découvert que les microbes y abondaient.

À l'instar des microbes des eaux souterraines et des sédiments océaniques récemment détectés, ces microbes de surface ont un génome réduit et il est impossible d'en cultiver un sans ajouter des cocktails complexes de nutriments au milieu de culture – un signe clair que ces espèces ont besoin les unes des autres pour survivre. Pourtant, alors que les microbes sédimentaires sont concentrés dans les interstices laissés par les particules minérales – des conditions idéales pour que la sélection de groupe opère –, les microbes de surface flottent librement, constamment chahutés par l'environnement. En l'absence de promiscuité entre voisins, la sélection de groupe ne peut expliquer leur coopération. Une autre force doit être à l'œuvre.

LE PACTE DE PROCHLOROCOCCUS

Une seule goutte d'eau de la surface de l'océan tropical contient environ un million de microbes. Un sur dix est une cyanobactérie connue sous le nom de *Prochlorococcus*. Il s'agit du plus petit et du plus abondant organisme photosynthétique de la planète. L'un de nous (Rogier Braakman) a sondé avec des collègues l'ADN de *Prochlorococcus* pour comprendre comment son métabolisme avait évolué ces dernières centaines de millions d'années. Nous avons créé un arbre de parenté «métabolique» de ce genre de >

En milieu hostile, les communautés survivent grâce à la division du travail

frigo. La sélection naturelle favorise donc les gènes qui font que ces ressources sont partagées lorsque les générations suivantes restent proches les unes des autres.

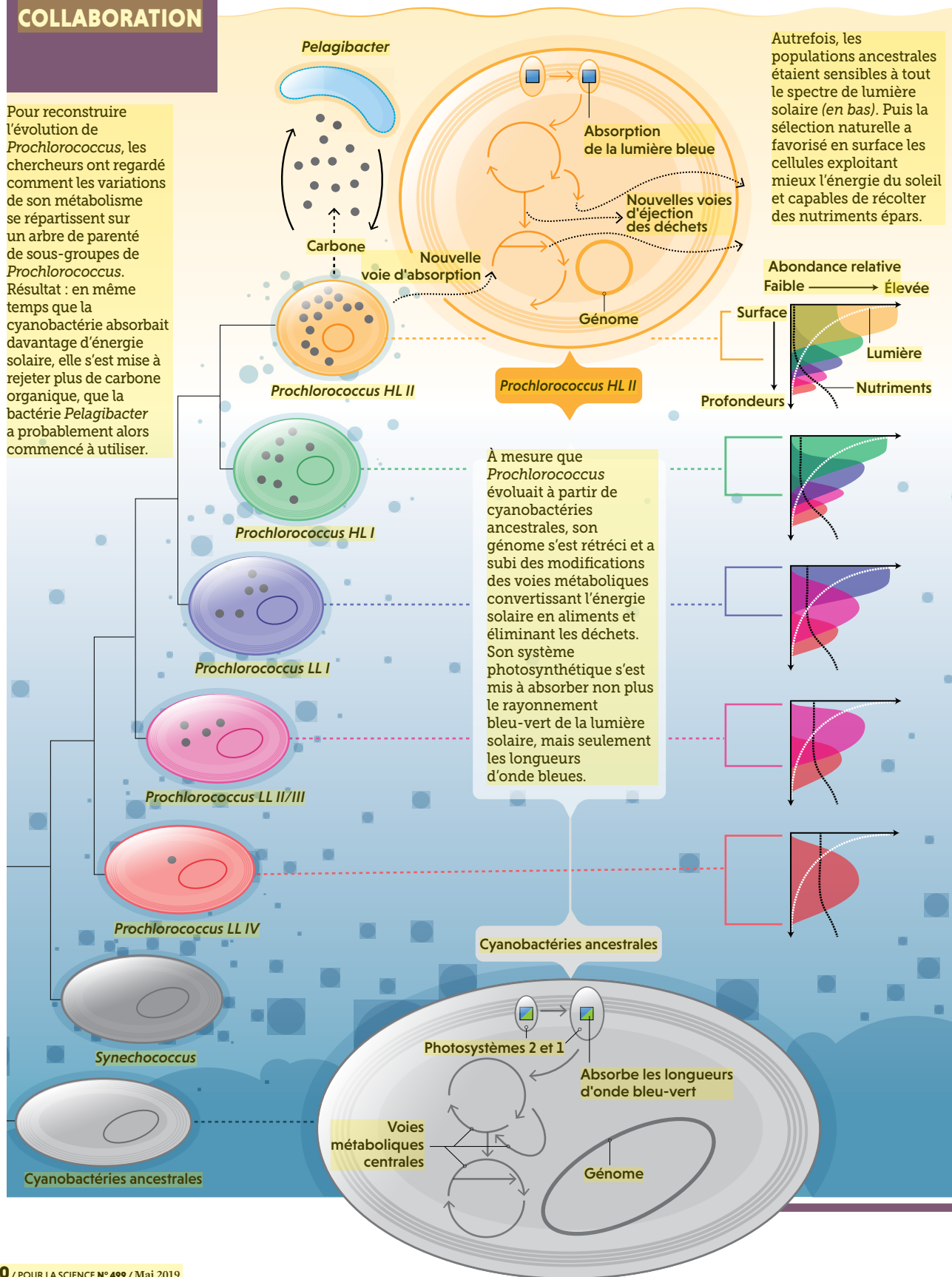
Mais que se passe-t-il si la proximité physique entre les parents et la progéniture diminue et qu'apparaissent des cellules génétiquement divergentes et profiteuses, autrement dit l'équivalent cellulaire de pique-assiette? Ces cellules récoltent les avantages des ressources partagées sans payer le coût de leur fabrication, envahissent la communauté,

HISTOIRE D'UNE COLLABORATION

Pour reconstruire l'évolution de *Prochlorococcus*, les chercheurs ont regardé comment les variations de son métabolisme se répartissent sur un arbre de parenté de sous-groupes de *Prochlorococcus*. Résultat : en même temps que la cyanobactérie absorbait davantage d'énergie solaire, elle s'est mise à rejeter plus de carbone organique, que la bactérie *Pelagibacter* a probablement alors commencé à utiliser.

Il y a des millions d'années, deux des microorganismes marins les plus abondants — *Prochlorococcus* et *Pelagibacter* — se sont associés de telle façon que chacun profite des déchets de l'autre. Leur collaboration a posé les

bases de l'oxygénation des océans — un phénomène qui a révolutionné la vie sur Terre. Des études récentes du métabolisme des deux organismes ont révélé comment leur partenariat est né et s'est développé.



➤ cyanobactérie en cartographiant les variations de son réseau métabolique – les réactions biochimiques qui convertissent les éléments nutritifs en constituants cellulaires – sur un arbre de parenté génétique qui montre les relations entre les différents types de *Prochlorococcus*.

Or en comparant cet arbre métabolique des sous-groupes de *Prochlorococcus* avec les caractéristiques de leurs milieux d'origine (la quantité de lumière reçue et la concentration en nutriments), nous nous sommes rendu compte que l'évolution avait sélectionné des lignées de cellules capables de récolter au mieux l'énergie solaire et de moissonner des nutriments clairssemés. Dans le même temps, puisqu'absorber davantage d'énergie accélère le métabolisme du carbone, les cellules ont commencé à être saturées en carbone. Elles ont alors libéré sous forme de déchets des molécules riches en énergie, renfermant du carbone organique, à la manière d'une soupape d'échappement relâchant la pression d'une cocotte. Les cyanobactéries *Prochlorococcus* sont ainsi devenues des usines cellulaires, absorbant la lumière du soleil et rejetant du carbone organique.

Ce flux de déchets, à son tour, est devenu une ressource attrayante pour les microbes incapables de synthétiser eux-mêmes leurs constituants et qui doivent donc les puiser dans leur environnement. Or parmi ces organismes marins figure *Pelagibacter*, qui est

Prochlorococcus pourrait utiliser comme énergie lorsque le soleil se couche. Chaque membre de ce partenariat recyclerait ainsi les déchets de l'autre, dont il extrairait de l'énergie par ailleurs inutilisée.

Ces découvertes, publiées en 2017, éclairent d'un jour nouveau l'évolution passée des communautés microbiennes dans les océans et les autres habitats de surface. À mesure que les cellules ont appris à mieux exploiter les nutriments éparpillés à leur disposition, ces ressources se sont encore raréfiées, ce qui a modifié en conséquence le régime alimentaire de tous les autres organismes. Ainsi, les pique-assiette n'ont pas leur place dans ces écosystèmes, car les cellules qui ne font que consommer et ne produisent pas de carbone organique sont moins aptes à acquérir d'autres nutriments tels que l'azote ou le phosphore. La consommation de nutriments et la production de déchets organiques sont inextricablement liées, ce qui renforce le lien *Prochlorococcus-Pelagibacter* favorisé par la sélection naturelle. Cette puissante entente montre que la promotion des interactions collaboratives au fil de l'évolution ne concerne pas seulement les groupes de cellules génétiquement apparentées avec une forte promiscuité. Au moins dans certains cas, ce moteur évolutif serait simplement un sous-produit – une boucle de rétroaction autoamplificatrice – d'une sélection agissant sur des cellules individuelles.

En surface, la cyanobactérie libère du carbone, que *Pelagibacter* consomme

aujourd'hui presque aussi abondant que *Prochlorococcus* dans les océans de surface tropicaux et subtropicaux. Pour étudier la relation entre ces deux groupes microbiens, nous avons créé un arbre métabolique pour *Pelagibacter*, où nous avons identifié un chemin évolutif qui refermait la boucle collaborative des deux groupes taxonomiques. Alors que *Prochlorococcus* consomme du dioxyde de carbone et libère des composés carbonés organiques, *Pelagibacter* absorbe ces composés et relâcherait à son tour d'autres molécules que

HARMONIE OU LOI DE LA JUNGLE ?

Le partenariat *Prochlorococcus-Pelagibacter* est peut-être né de quelques changements génétiques mineurs, mais ses effets à long terme ont été énormes. Lorsque les ancêtres de *Prochlorococcus* et de *Pelagibacter* ont colonisé les océans, il y a entre 600 et 800 millions d'années, les eaux étaient pauvres en oxygène et riches en fer. Le fer est un composant essentiel des protéines photosynthétiques (qui convertissent l'énergie lumineuse en oxygène), mais il est très peu soluble en présence d'oxygène et était donc très peu disponible pour former des protéines. Cet obstacle aurait pu empêcher les organismes photosynthétiques de s'étendre en pleine mer, car le fer serait devenu une ressource rare si ceux-ci s'étaient installés au large et avaient commencé à y produire beaucoup d'oxygène. Mais un élément a tout de même rendu possible cette extension: les déchets de carbone organique de *Prochlorococcus* – alimentés par la croissance du microbe aux côtés de *Pelagibacter* – se lient remarquablement bien au fer, ce qui a dû augmenter sa disponibilité, même en présence d'oxygène. Nous avons donc émis l'hypothèse suivante: grâce à l'affinité de leurs déchets organiques pour le fer, *Prochlorococcus* et *Pelagibacter* ont contribué au ➤

L'EXTRÊME DIVERSITÉ DES INTERACTIONS MICROBIENNES MARINES



Dans la mer, des bactéries et des archées (en bleu) colonisent des agrégats de cellules photosynthétiques dont on distingue ici le contour (des diatomées, par exemple) et de matière non vivante.

Prochlorococcus et Pelagibacter ne sont que deux représentants de la communauté microbienne très diverse qui habite l'océan. D'une manière générale, l'ensemble des microorganismes (c'est-à-dire les organismes unicellulaires microscopiques) jouent un rôle clé dans les cycles des éléments. Ils sont responsables d'une grande part des flux de matière et d'énergie. Leur implication dans le cycle du carbone est illustrée par le rôle des microorganismes photosynthétiques (le microplancton) qui transforment annuellement environ 40 millions de tonnes de carbone inorganique (le CO_2 , qui provient à l'échelle annuelle de l'atmosphère et de l'océan profond) en matière organique. Environ la moitié de ce carbone synthétisé constitue l'un des déchets dont il est question dans l'article (le carbone organique jeté à la mer par *Prochlorococcus*). Ce carbone est utilisé en tant que substrat de croissance par des microbes, bactéries comme archées. Cette utilisation s'effectue à des temps allant de minutes à quelques semaines.

Comment la vaste diversité des microorganismes influe sur ces transformations et échanges ainsi que sur les flux d'énergie associés est une question encore largement non résolue. De nombreuses études ont récemment mis en évidence une large gamme de substances échangées qui semble constituer la base des interactions spécifiques de deux espèces microbiennes. À titre d'exemple, des vitamines sont échangées contre des composés organiques,

les composés riches en carbone sont troqués contre des substances contenant de l'azote, du phosphore, du soufre ou du fer. L'excrétion par un microorganisme d'hormones régulant la division cellulaire d'une autre espèce de microbe représente un autre exemple d'interaction.

Mais comment toutes ces cellules peuvent-elles s'épauler alors qu'elles sont présentes de manière diluée dans l'océan? En effet, si l'on considère une distribution homogène de mille millions de microbes dans un litre d'eau de mer, la distance moyenne entre une cellule et sa voisine la plus proche correspond à

Une part des microorganismes se regroupent au sein de patchs riches en substrats

environ 100 à 200 fois son diamètre... En fait, il s'avère qu'une part des microorganismes se regroupent au sein de patchs riches en substrats (les composés organiques de manière générale, qui contiennent des éléments tels que du carbone, de l'azote, du phosphore, du soufre, etc.) et que les microbes vont et viennent entre ces patchs et l'eau de mer environnante.

De taille variable (du nanomètre à quelques centimètres), ces patchs se trouvent partout dans l'océan, du fond jusqu'en surface. Ils peuvent être de

différentes natures. Certains consistent en une agrégation de cellules photosynthétiques: la matière organique produite par ces cellules rend ces dernières gluantes et agit comme une colle naturelle. D'autres sont des particules constituées de matière non vivante: la matière organique peut, sous l'action du mouvement de l'eau, former ce qu'on appelle des «microgels». Enfin des débris d'organismes multicellulaires morts ou des particules provenant de sédiments ou d'une rivière peuvent aussi être très attractifs pour les communautés microbiennes.

L'ensemble de ces microniches constituent un objet d'étude formidable pour de futures découvertes sur la richesse des interactions microbiennes dans l'océan et leur impact sur le fonctionnement des communautés microbiennes. Leur étude n'en est qu'à ses débuts. Dans notre laboratoire, notamment, nous nous intéressons au contenu en carbone organique et en fer des patchs et à leur accessibilité pour les microbes dans l'océan Austral. Cette question et d'autres nous amènent à explorer des océans lointains, où nous découvrons des écosystèmes fascinants et vulnérables comme celui de la région des îles Kerguelen. Nous avons observé qu'au début du printemps, des associations se créent entre certaines diatomées (des algues unicellulaires) et des espèces de bactéries et d'archées. Ce résultat suggère que les diatomées façonnent l'habitat pour les microbes et influencent ainsi leur diversité.

INGRID OBERNOSTERER
Laboratoire d'océanographie microbienne,
CNRS, Sorbonne Université