

Relation de couple au soleil : l'endosymbiose Cnidaires-Dinoflagellés

Nombre de coraux, anémones de mers, gorgones et autres méduses, appartenant tous au phylum des Cnidaires, forment une association surprenante mais très répandue dans les océans et mers du monde entier, avec des algues unicellulaires, des Dinoflagellés du genre Symbiodinium, encore appelées zooxanthelles. De cette vie de couple, les deux partenaires tirent des bénéfices mutuels : ils constituent une endosymbiose mutualiste photosynthétique.

Paola Furla* et Denis Allemand**

* Université de Nice-Sophia-Antipolis, UFR Sciences, EA4228 ECOMERS, Parc Valrose, 28 av. Valrose, 06108 Nice Cedex 2
paola.furla@unice.fr

** Centre scientifique de Monaco, av. Saint-Martin 98000, Principauté de Monaco

Les cnidaires symbiotiques assurent depuis longtemps leur succès évolutif par une vie en association avec les zooxanthelles. Malgré les contraintes que cette vie de couple a créées, l'animal se montre aujourd'hui bien adapté.

Le couple Cnidaire-zooxanthelle

Parmi les endosymbioses mutualistes photosynthétiques, les couples Cnidaires-zooxanthelles et *Symsagittifera roscoffensis-Tetraselmis convolutae* (voir p. 44) sont parmi les plus étudiés. L'histoire de l'union Cnidaires-zooxanthelles est ancienne, puisque les paléontologistes considèrent que les cnidaires modernes apparus au Trias (245-250 millions d'années) vivaient déjà avec des zooxanthelles (1). Par ailleurs, l'importance écologique des cnidaires symbiotiques est remarquable, puisqu'ils comportent les coraux constructeurs de récif qui appartiennent à l'ordre des Scléractiniaires. Ces derniers construisent les récifs coralliens qui hébergent, sur moins de 0,2 % de la surface des océans, le tiers de toute la faune marine (2) ! Ils assurent nombre de fonctions importantes pour l'homme : grenier alimentaire, rempart contre l'érosion des côtes, attraction

touristique, source potentielle de nouvelles molécules bioactives et de bio-implants (reconstruction osseuse...) (3,4).

L'anatomie des Cnidaires, relativement simple, est caractérisée par une symétrie radiaire et seulement deux feuillets embryonnaires. Ces derniers forment, chez le Cnidaire adulte, les deux couches cellulaires, l'épiderme et le gastroderme (figure 1), séparées par une couche de tissu conjonctif, la mésoglée. Les Cnidaires sont également caractérisés par des cellules urticantes, les cnidocytes, qui enferment un filament contenant des toxines très puissantes. Chez les cnidaires symbiotiques, le symbiote unicellulaire appartient souvent aux Dinoflagellés (ou Dinophytes, voir p. 28 figure 1) et vit généralement à l'intérieur même des cellules gastrodermiques, isolé de celles-ci par une membrane périsymbiotique d'origine animale : c'est un endosymbiote.

Union monogame ou polygame ? Plusieurs critères font pencher la réponse vers la polygamie. Tout d'abord, il faut remarquer l'exceptionnelle quantité de zooxanthelles à l'intérieur des tissus animaux : un mètre carré de récif corallien peut contenir jusqu'à 10¹⁰ algues symbiotiques. Dans une anémone de mer, on peut compter jusqu'à plusieurs millions de zooxanthelles par milligramme de protéines animales !

(1) Saffo MB (1992) *Amer Zool* 32, 557-65
(2) Porter GW, Tougas JI (2000) *Encyc Biodiv* 5, 73-95
(3) Paracer S, Ahmadjian V (2000) *Symbiosis - An introduction to biological associations*, Oxford University Press, Inc, USA
(4) Lopez E *et al.* (2008) *Biofutur* 291, 53-6

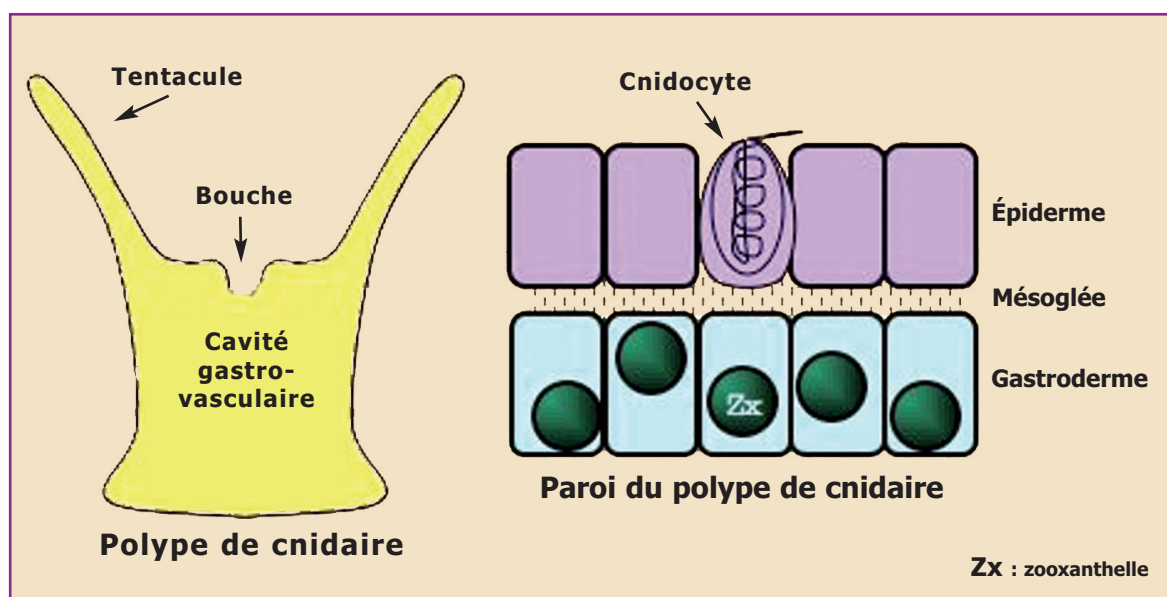


Figure 1 Morphologie d'un cnidaire symbiotique

De plus, dans chaque cellule gastrodermique, on peut trouver un nombre variable de zooxanthelles, généralement une à huit, et jusqu'à 56 chez l'hydrozoaire *Myrionema* (3). Par ailleurs, l'analyse de la séquence génomique codant les ARNr du noyau et du chloroplaste des zooxanthelles a permis de montrer l'existence parmi elles de huit clades distincts (appelés clades A à H), aujourd'hui considérés comme des sous-genres de *Symbiodinium*.

La rencontre du couple Cnidaire-zooxanthelle

Les Cnidaires acquièrent les zooxanthelles soit par transmission directe du parent vers l'embryon (transmission verticale), soit du milieu extérieur par phagocytose (transmission horizontale – voir l'article p. 33). Ces modes de transmission dépendent des espèces de cnidaires, mais les mécanismes sous-jacents restent inconnus. Récemment, des lectines de la surface des cellules de l'hôte ont été impliquées dans les mécanismes de reconnaissance entre les deux partenaires de la symbiose, dans la transmission horizontale (5). De même, des récepteurs intracellulaires protéiques de la famille CD36, habituellement impliqués dans la réponse immunitaire chez les vertébrés et les invertébrés, pourraient jouer un rôle dans le choix du symbiote par les cellules animales (6).

Le mariage Cnidaire-zooxanthelle : privilèges et contraintes

Les relations symbiotiques entre un Cnidaire et une zooxanthelle sont de type mutualiste. Dans ces relations, c'est autant l'hôte que le symbiote qui tirent profit de la communauté de biens. Les deux partenaires apportent une dot, principalement d'ordre trophique, qui améliore la survie de chacun. Cette relation est cependant accompagnée de plusieurs contraintes auxquelles les deux partenaires font face grâce à la sélection de caractères comportementaux, biochimiques et physiologiques.

La dot : contribution des partenaires à la symbiose

Les zooxanthelles contribuent fondamentalement au budget énergétique des Cnidaires. Grâce à la photosynthèse que celles-ci effectuent dans le cytoplasme des cellules gastrodermiques, l'animal acquiert une nouvelle capacité métabolique et devient donc en partie autotrophe, sans renoncer au mode de nutrition hétérotrophe. L'apport trophique du symbiote à l'hôte peut aller jusqu'à 90 % du carbone fixé lors de la photosynthèse (7). Le carbone organique transféré de la zooxanthelle vers le cytoplasme animal peut revêtir diverses formes : glycérol, lipides, alanine, glucose, acide glutamique... Ces photosynthétats ont plusieurs destinées au sein de l'hôte animal, telles que devenir des constituants structurels, des réserves ou des composants de la matrice organique du squelette corallien. Les zooxanthelles jouent également un rôle majeur dans la respiration métabolique des cellules du Cnidaire, non seulement pour l'apport de substrats énergétiques mais également en apportant de l'oxygène. Les bénéfices des zooxanthelles dans ce mode de vie associatif sont moins clairement définis. Parmi ceux-ci, l'hôte absorbe et transfère à ses zooxanthelles divers nutriments comme l'azote, le phosphore et le sulfate. Ceci constitue un recyclage des produits du catabolisme de l'hôte, qui sont remétabolisés et recyclés par la cellule algale en produits à nouveau utilisables par l'hôte. La localisation des algues dans les tissus animaux permet également aux zooxanthelles de se protéger des prédateurs et de se développer dans un « milieu de culture » stable, le cytosol animal, contrôlé par le métabolisme animal et diminuant ainsi les coûts de régulation ionique et de protection (les zooxanthelles ont, par exemple, une surface cellulaire modifiée).

Les concessions :

adaptation des partenaires à la vie en symbiose

Une des raisons du succès évolutif de la symbiose Cnidaire-zooxanthelle réside donc dans les apports trophiques des zooxanthelles à l'animal. Mais en contrepartie, l'hôte doit assurer à son symbiote un apport constant et suffisant des principaux substrats de la photosynthèse : lumière et carbone inorganique. L'exposition à la lumière est certainement une

(5) Kvennefors EC *et al.*

(2008) *Dev Comp Immunol* 32, 1582-92

(6) Rodriguez-Lanetty M *et al.* (2006) *BMC Gen* 7, 23

(7) Muscatine L *et al.* (1984) *Proc Roy Soc Lond B* 222, 181-202

Dossier Endosymbioses

des contraintes les plus évidentes chez ces organismes. En plus d'une distribution océanique principalement en surface, les Cnidaires symbiotiques présentent des adaptations morphologiques et biochimiques parfois surprenantes. Certains coraux présentent notamment des formes de squelette calcaire, ou écomorphes, variables en fonction de la profondeur de leur habitat (**figure 2**). Leur écomorphe adopte alors une structure branchue en surface et en platier en profondeur pour favoriser l'exposition des symbiotes à la lumière. D'autres espèces, comme *Plerogyra sinuosa*, sont capables d'étendre leur tissu tentaculaire jusqu'à former le jour des bulles-captatrices de lumière et de longs tentacules prédateurs la nuit (**figure 2**). Par ailleurs, les cellules animales des Cnidaires présentent des molécules photoprotectrices, tels que des pigments fluorescents, les « pocilloporines », et des acides aminés, les *mycosporine-like amino acids* (MAA). Présents dans 97 % des coraux de la Grande Barrière, les pocilloporines sont capables d'absorber un rayonnement lumineux soit excessif (qui pourrait endommager les zooxanthelles), soit non photosynthétiquement utile (comme les UV). Dans le cas des UV, les pocilloporines réémettent le rayonnement par fluorescence à une longueur d'onde supérieure, cette fois-ci photosynthétiquement active, c'est-à-dire capable de stimuler les pigments photosynthétiques du symbiote (**8**). Les MAA sont des molécules anti-UV présentes en fortes concentrations dans les tissus animaux des cnidaires symbiotiques (**9**). Dérivées de la chaîne de synthèse du shikimate, mais habituellement absentes chez les Métazoaires, ces molécules sont transférées des zooxanthelles vers l'hôte puis modifiées par les cellules de l'épiderme pour constituer une barrière aux rayonnements UV nocifs. Il est néanmoins possible que la synthèse des MAA

puisse également s'effectuer dans l'hôte, car une étude bioinformatique y a montré la présence d'une chaîne de synthèse du shikimate, vraisemblablement issue d'un transfert de gènes d'une bactérie (**10**).

Pour permettre une photosynthèse efficace, la zooxanthelle doit disposer d'une quantité constante de CO_2 . Or, chez les cnidaires symbiotiques marins, la fixation du CO_2 par la photosynthèse présente des contraintes supplémentaires par rapport aux végétaux aériens ou à d'autres organismes marins : carbone inorganique présent principalement sous forme de bicarbonate (2 mM HCO_3^- , contre $10 \mu\text{M CO}_2$) et localisation intracellulaire du symbiote. L'enzyme fixatrice de carbone inorganique, la RuBisCO (*Ribulose bis-phosphate carboxylase oxygenase*), a des caractéristiques biochimiques peu favorables aux réactions de carboxylation qu'elle catalyse : elle montre notamment une faible affinité pour le carbone inorganique et une tendance à l'inhibition par l'oxygène.

Pour faire face à ces contraintes, l'association symbiotique a recours à plusieurs stratégies adaptatives. L'hôte animal possède des capacités d'absorption et de transport de carbone inorganique sous forme de bicarbonate (**11**), qui permettent aux zooxanthelles d'acquérir le carbone inorganique nécessaire à la photosynthèse. Ce carbone est non seulement transporté mais également accumulé à l'intérieur de l'organisme symbiotique de manière à maintenir de fortes concentrations de CO_2 au voisinage de la RuBisCO, favorisant ainsi son activité carboxylase (**11**). Enfin, au sein de la zooxanthelle, cette enzyme-clef est isolée des fortes concentrations d'oxygène issues de la photosynthèse à l'intérieur d'une zone spécialisée du stroma dépourvue de photosystèmes, le pyrénioïde.

De par la présence de zooxanthelles, les cnidaires symbiotiques sont quotidiennement soumis à une source d'oxygène issue de la photosynthèse. Ainsi, à la lumière, la pression partielle d'oxygène (pO_2) de la cavité gastrique de l'anémone de mer *Anemonia viridis* augmente très rapidement, jusqu'à atteindre, après 20 minutes, trois fois les valeurs de pO_2 de la normoxie (valeur de pO_2 en condition d'équilibre avec l'atmosphère) (**12**). À cette hyperoxie induite par la lumière s'oppose une hypoxie (voire une anoxie, lorsque $\text{pO}_2 < 1\%$ de la pression totale produite par l'ensemble des gaz) à l'obscurité. L'augmentation de la pO_2 au sein des tissus des cnidaires symbiotiques entraîne une surproduction d'espèces actives de l'oxygène, c'est-à-dire de dérivés hautement réactifs et très oxydants. L'absence de dommage chez l'hôte ou ses symbiotes démontre l'excellente adaptation de l'association symbiotique aux variations quotidiennes de pO_2 , et suggère la présence de systèmes anti-oxydants efficaces. Parmi ces défenses, des enzymes détruisant

- (8) Dove S *et al.* (2001) *Coral Reefs* 19, 197-204
 (9) Shick JM, Dunlap WC (2002) *Annu Rev Physiol* 64, 223-62
 (10) Starcevic A *et al.* (2008) *Proc Natl Acad Sci USA* 105, 2533-7
 (11) Furla P *et al.* (2005) *Integrative Comp Biol* 45, 595-604
 (12) Richier S *et al.* (2003) *Biochim Biophys Acta* 1621, 84-91

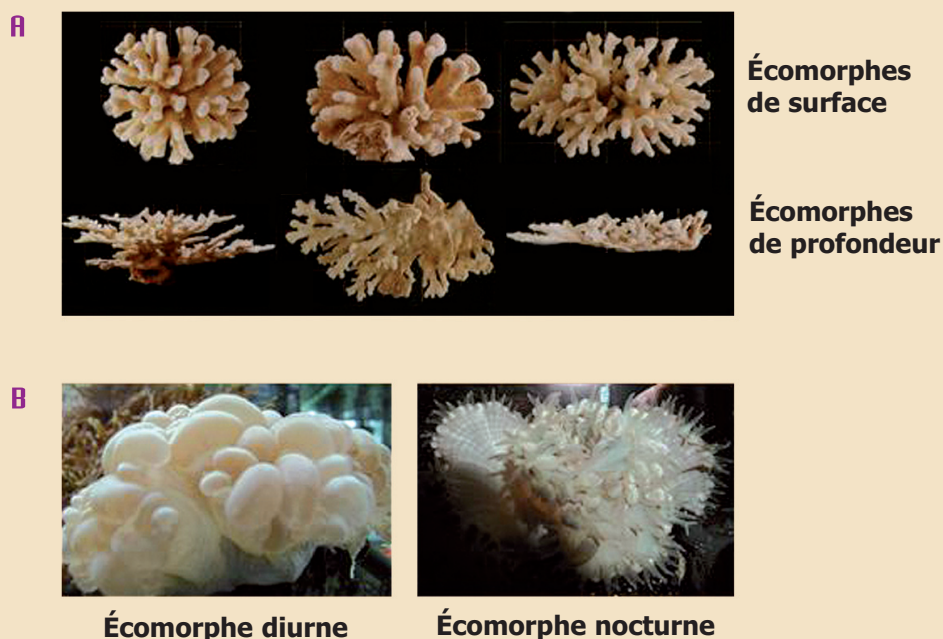
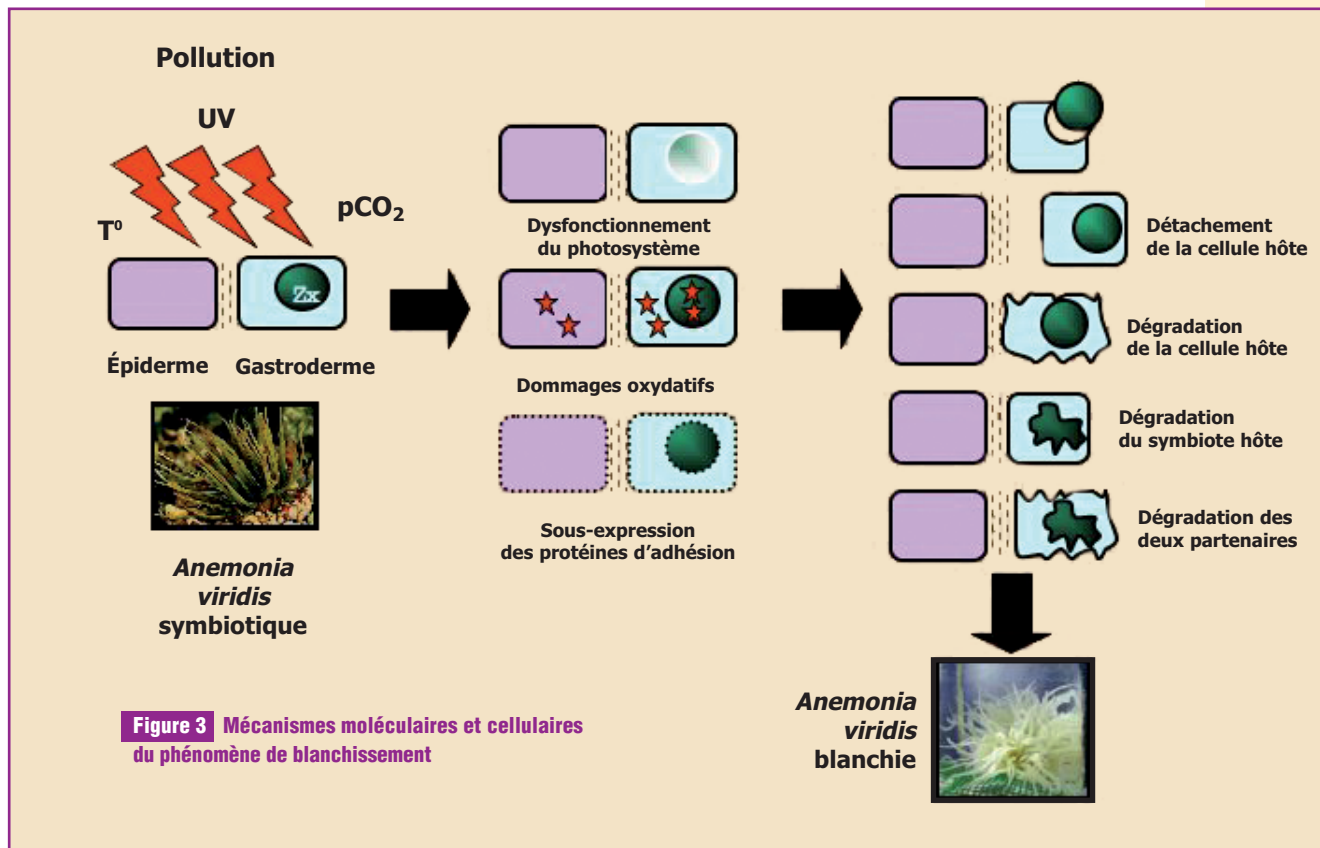


Figure 2 Adaptation à la lumière par modifications morphologiques du squelette du corail *Stylophora pistillata* (A) et des tissus du corail *Plerogyra sinuosa* (B)



© P. FURLA

les espèces actives de l'oxygène, comme les superoxyde dismutases (SOD) et les catalases, jouent un rôle prépondérant. Une exceptionnelle diversité de familles et d'isoformes de ces enzymes existe en effet dans les tissus des Cnidaires symbiotiques (12, 13). Par ailleurs, des transferts de gènes entre les deux partenaires semblent renforcer les capacités de résistance de l'association symbiotique par l'acquisition de nouvelles isoformes de SOD par l'animal (14).

Le divorce : répudiation ou consentement mutuel ?

Malgré les diverses adaptations des deux partenaires maintenant l'équilibre du couple Cnidaire-zooxanthelles, celui-ci demeure fragile. En effet, certains stress environnementaux entraînent une rupture de la symbiose, qui s'accompagne d'une expulsion des zooxanthelles des tissus animaux. Ce phénomène, appelé blanchissement (de l'anglais *bleaching*), décrit la perte de pigmentation des cnidaires symbiotiques (figure 3).

La fréquence et l'étendue du phénomène sont en augmentation constante ces 30 dernières années dans toutes les mers et océans du globe. Elles résultent des changements climatiques globaux, notamment d'une augmentation progressive de la température des océans. D'autres facteurs peuvent également aggraver le phénomène, parmi lesquels les pollutions par des métaux lourds, des herbicides ou des pesticides, les variations de radiations lumineuses visibles ou UV, les variations de la salinité ou encore les infections microbiennes.

Malgré leur importance écologique, les mécanismes moléculaires et physiologiques engendrés par le stress qui conduisent au blanchissement ne sont pas encore clairement définis. Plusieurs études identifient néanmoins des points cruciaux tels un dysfonctionnement précoce de la machinerie photosynthétique du symbiote, perturbant la capacité de transport d'électrons au sein des photosystèmes, une accumulation de dégâts oxydatifs au sein des deux partenaires, des morts cellulaires de type apoptotique et nécrotique chez les deux partenaires, ou encore une sous-expression chez l'hôte de protéines d'adhésion, comme les lectines (15). La figure 3 illustre les phénomènes précoces et tardifs qui surviennent lors du blanchissement.

Une question reste malgré tout en suspend : est-ce l'hôte qui répudie les zooxanthelles endommagées, ou bien est-ce une séparation par consentement mutuel car la vie en association ne favorise plus les deux partenaires ? Actuellement, les connaissances n'apportent pas de réponse à cette question. Ce qui est sûr, c'est que la rupture de la symbiose est réversible, soit par multiplication ou réinfection du même symbiote, lorsque les conditions environnementales reviennent à la normale, soit par la réinfection d'un autre clade de symbiote mieux adapté aux nouvelles conditions environnementales. Ainsi, le blanchissement est considéré par certains scientifiques comme une rupture de la symbiose suivie d'un retour à la vie de couple avec un autre partenaire, et donc comme une probable stratégie adaptative (16). Le blanchissement peut donc être interprété comme une nouvelle chance donnée au couple de subsister dans les milieux océaniques... ●

- (13) Merle PL *et al.* (2007) *Free Radic Biol Med* 42, 236-46
 (14) Furla P *et al.* (2008) *Proceeding of 11th ICERS*, 29
 (15) Baird AH *et al.* (2009) *Trends Ecol Evol* 24, 16-20
 (16) Buddemeier RW, Fautin DG (1993) *BioScience* 43, 320-6

Un ver et une algue : l'acœle *Symsagittifera roscoffensis*

Parmi toutes les symbioses répertoriées, celles qui associent un métazoaire et une lignée photosynthétique ont très tôt intrigué les zoologistes par leur nature hétéroclite, impliquant deux lignées évolutives très différentes. Entre 1850 et la fin du XIX^e siècle les zoologistes marins avaient observé des corpuscules verts chez certains métazoaires (éponges, cnidaires, turbellariés) et protistes (ciliés), dont la couleur et certaines propriétés évoquaient la chlorophylle des plantes, des algues vertes unicellulaires et des euglènes photosynthétiques. Un des premiers systèmes animaux photosynthétiques abondamment étudié fut *Symsagittifera roscoffensis* (anciennement *Convoluta roscoffensis*), un ver non segmenté du groupe des acœles décrit à la Station biologique de Roscoff (1) et dont la nature algale des symbiotes ne fut confirmée qu'en 1907 (2). Des travaux traitant de la symbiose, de son établissement, des échanges trophiques entre *S. roscoffensis* et son algue, de la culture des algues symbiotiques, mais aussi de l'ontogénie de *S. roscoffensis* ont été publiés jusque dans les années 1980.

S. *roscoffensis* vit en symbiose avec l'algue verte unicellulaire *Tetraselmis convolutae*, qui lui confère sa couleur verte caractéristique. Environ deux heures après le début de la marée descendante, des colonies comptant jusqu'à plusieurs millions d'individus apparaissent sur certains estrans* et s'exposent aux radiations lumineuses pour favoriser l'activité photosynthétique des algues qu'elles hébergent. Ces colonies s'enfouissent dans le substrat sableux grossier environ deux heures avant la marée haute, pour échapper au flot perturbateur. Ce ver plat de 4 à 5 mm de long, endémique du littoral français,

a une organisation anatomique très simple. Bien qu'il soit hermaphrodite, sa reproduction nécessite une fécondation croisée. Recouvert



© X. BAILLY

© W. THOMAS

En haut : colonie de *S. roscoffensis* apparaissant à marée basse. En bas : zoom sur la colonie. Certains adultes, de couleur plus pâle, sont gravides. Les acœles mesurent 4 à 5 mm.

de cellules épidermiques ciliées qui lui permettent de se déplacer, il ne possède ni cœlome, ni système digestif. Dans la région antérieure, un organe, le statocyste, assure la perception de la gravité, flanqué par deux photorécepteurs. Pendant la période de reproduction, les adultes pondent des cocons renfermant entre 15 et 30 embryons. La symbiose s'établit par transmission horizontale de l'algue (qui vit libre dans la colonne d'eau), lorsque le juvénile s'échappe du cocon. Pour l'algue, le passage de l'état libre à l'état symbiotique implique diverses modifications, comme la perte des flagelles, de la paroi et un changement radical de morphologie. Sans symbiose, les juvéniles meurent au bout de quelques jours. L'algue, grâce à son activité photosynthétique, contribue massivement à l'alimentation du ver en synthétisant du glucose et du fructose, mais aussi des acides aminés et des acides gras, que les vers ne synthétisent pas. Cependant, le fonctionnement et la mise en place de la photosymbiose restent encore largement ignorés. D'un point de vue métabolique, les algues pourraient recycler les déchets azotés du vers... Indépendamment du problème physiologique, on ignore si les algues entrant en association ont une descendance égale ou supérieure à celle des formes libres – en d'autres termes, ressortent-elles des vers ? Dans ce cas, le mutualisme n'est pas démontré.

L'abondance de *S. roscoffensis* et sa manipulation facile en ont fait un système biologique adéquat pour analyser la relation symbiotique et sa mise en place. Depuis quelques années, la culture contrôlée de cet animal et de son symbiote algal est l'objet d'une attention particulière à la Station biologique de Roscoff. L'élevage maîtrisé permet de suivre les différentes étapes du développement, du premier clivage au stade juvénile non symbiotique, et d'induire artificiellement la symbiose à partir de souches d'algues cultivées. Ces connaissances permettent actuellement d'envisager expérimentalement une analyse globale des transitions transcriptomiques entre les stades non symbiotiques (l'acœle juvénile et l'algue libre) et les stades symbiotiques chez l'adulte (acœle et algue réunis). ●

Xavier Bailly

Station biologique de Roscoff (CNRS-UPMC)
Place George Teissier, BP 74 29682 Roscoff Cedex
bailly@sb-roscoff.fr

* Terrain littoral compris entre le plus haut et le plus bas niveau de la mer

- (1) Graff L (1891) *Die Organisation der Turbellaria acoela; mit einem Anhang über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von Convoluta Roscoffensis von Gottlieb Haberlandt*. Leipzig, Engelmann.
(2) Keebles F, Gamble FW (1907) *Q J Microsc Sci* 51, 167-217

Pour en savoir plus : <http://devbio.umesci.maine.edu/styler/globalworming>
<http://turbellaria.umaine.edu>