

Éviter les tricheurs : mode de transmission et stabilité des symbioses

Pourquoi certaines endosymbioses sont-elles mutualistes et d'autres parasites ? Le mode de transmission des symbiotes est un facteur central mais insuffisant au vu des nombreuses exceptions observées dans la nature. La combinaison d'une approche centrée sur le gène et de la théorie de la coopération permet de préciser les choses.

Fabrice Vavre

Selon sa définition originelle et son étymologie, le terme de symbiose s'applique à toute association durable entre deux individus d'espèces distinctes. Il ne porte donc aucune connotation sur la nature parasite (la présence du symbiote a un coût pour l'hôte) ou mutualiste (l'hôte et le symbiote retirent un bénéfice) de l'interaction. D'ailleurs, cette distinction entre parasites et mutualistes a-t-elle beaucoup de sens ? D'une part, parasites et mutualistes partagent diverses adaptations qui concernent notamment la rencontre avec l'hôte, l'évitement de son système immunitaire ou encore la capacité à vivre à l'intérieur d'un organisme. D'autre part, il est difficile de classer certaines interactions le long d'un continuum parasitisme-mutualisme. Une association peut même varier le long de cet axe en fonction du génotype des deux partenaires, de l'environnement ou des interactions entre ces différents facteurs. Qu'est-ce qui oriente alors une association vers tel ou tel type de relation, quelle est de la stabilité évolutive de la nature de l'interaction ?

Le paradoxe de la coopération

Le fait d'être hôte ou symbiote implique généralement à la fois des coûts et des bénéfices. Si nous prenons l'exemple de la symbiose fixatrice d'azote rhizobium-Légumineuse (1), la plante fournit des éléments carbonés coûteux pour elle mais bénéfiques pour la bactérie, tandis que la bactérie fixe l'azote au prix

d'un certain coût alors que la plante en retire un bénéfice. Pourtant, la sélection pesant sur chaque partenaire minimise l'investissement et maximise les bénéfices. Les pressions sélectives qui agissent sur les deux partenaires sont donc antagonistes et les symbioses sont très sensibles aux « tricheurs ». On appelle tricheur un hôte ou un symbiote qui investit moins ou pas du tout dans la coopération tout en tirant les bénéfices de l'association. Ces termes anthropocentriques peuvent paraître surprenants, mais ils capturent la nature même du processus de sélection naturelle qui agit sur les deux protagonistes.

L'établissement de relations mutualistes, notamment dans les endosymbioses, pose donc un problème. Dans *L'origine des espèces*, Darwin l'avait déjà noté : « *La sélection naturelle ne peut pas produire une modification dans une espèce qui soit exclusivement bénéfique pour une autre espèce* ». Pour qu'un trait soit favorisé par la sélection naturelle, le porteur du trait (ou plutôt du ou des allèle(s) responsable(s) de ce trait) doit en retirer un bénéfice. Les nombreuses associations mutualistes observables dans la nature, qui jouent un rôle primordial dans le fonctionnement des écosystèmes (récifs coralliens, sources hydrothermales...), apparaissent dès lors paradoxales.

Les symbioses mutualistes ne doivent pas être considérées sous l'angle (tout aussi anthropocentrique) d'une entente parfaite entre les partenaires mais bel et bien comme le résultat de processus sélectifs tendant à maximiser la transmission des gènes des partenaires. Il s'agit

Université Lyon 1,
CNRS, UMR5558,
Laboratoire de biométrie
et biologie évolutive,
F-69622, Villeurbanne
vavre@biomserv.univ-lyon1.fr

(1) Pujic P, Normand P
(2009) *Biofutur* 298, 26-9

donc d'identifier les facteurs qui corréleront la transmission des gènes des deux protagonistes et permettent ainsi l'établissement de relations mutualistes.

Un facteur clé : le mode de transmission

Le mode de transmission des symbiotes a été le premier facteur identifié pour comprendre l'évolution de ces interactions (2). La transmission peut être horizontale ou verticale (figure 1). La transmission horizontale est définie comme une transmission par contagion, comme dans le cas du virus de la grippe. La transmission verticale se produit au contraire de parents à descendants, comme dans le cas des mitochondries. Elle a une conséquence majeure : elle lie le destin des partenaires grâce à la cotransmission de leur patrimoine génétique. Ainsi, si un symbiote induit un très fort coût sur son hôte, il limite directement sa propre transmission. Impossible dès lors d'être un pathogène très sévère. Au contraire, un symbiote qui procure un avantage à son hôte verra sa propre transmission augmentée et sera sélectionné. La transmission verticale impose en fait la « fidélité au partenaire » qui est une des conditions permettant l'émergence de la coopération.

La situation est tout à fait différente dans le cas de la transmission horizontale, puisque le parasite sélectionné ne sera pas le plus bénin pour son hôte mais celui qui aura produit le plus de particules infestantes, même si cette augmentation de production a un coût plus fort pour l'hôte. Le découplage de la transmission du symbiote et de la reproduction de l'hôte permet donc l'évolution de stratégies parasitaires.

De nombreuses études théoriques et expérimentales ont étayé cette hypothèse. En particulier, les systèmes parasitaires comme les relations phages-bactéries, où les symbiotes ont une transmission mixte (à la fois verticale et horizontale), ont été utilisés pour tester cette hypothèse par des approches d'évolution expérimentale (3). Lorsque la transmission horizontale est forcée, on observe une augmentation de la virulence (définie ici comme le coût imposé à l'hôte par le symbiote), alors que lorsque la transmission verticale est fixée, la virulence diminue. Ce type d'expérience a également été réalisé dans la symbiose mutualiste entre une algue

unicellulaire et son hôte méduse *Cassiopea xamachana* (voir l'article p. 40), où la transmission du symbiote est également mixte (4). Une transmission horizontale imposée sélectionne des algues moins favorables (plus virulentes) que la transmission verticale.

Transmissions verticale et horizontale diffèrent également par le nombre de génotypes de symbiotes partageant le même hôte (figure 1). En effet, la transmission verticale est le plus souvent uniparentale, c'est-à-dire qu'un seul des parents transmet les symbiotes. Ce mode de transmission homogénéise génétiquement la population symbiotique et, en limitant les mélanges, limite la compétition entre symbiotes. Au contraire, la transmission horizontale facilite les infections multiples, entraînant une forte compétition entre symbiotes. Celle-ci peut conduire à la sélection de tricheurs qui surexploitent l'hôte ou les autres symbiotes. Ces infections multiples, plus fréquentes dans la transmission horizontale, fragilisent le mutualisme (5).

La transmission verticale, au contraire, limite l'évolution de la tricherie aussi bien vis-à-vis de l'hôte que des autres symbiotes. En liant le destin des deux protagonistes, elle favorise l'émergence et le maintien de relations mutualistes. De nombreuses symbioses anciennes, comme les mitochondries et les plastes (voir l'article p. 28) ou bien encore les symbiotes nutritionnels chez les insectes (voir l'article p. 36) démontrent d'ailleurs la stabilité qu'engendre ce mécanisme.

Pourtant, force est de constater que les exceptions à la règle de la transmission sont nombreuses, et ce pour les deux types. Que faire des parasites à transmission verticale et des mutualistes à transmission horizontale ?

Des parasites qui manipulent la reproduction

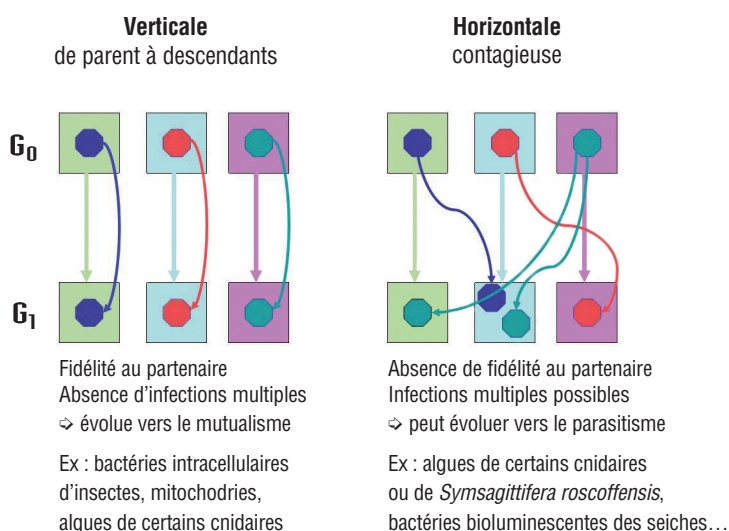
Les mitochondries, exemple emblématique du succès des mutualistes à transmission verticale, peuvent également être des parasites : chez certaines plantes hermaphrodites, elles sont capables de stériliser la partie mâle de la plante (6) ! Cette stérilité mâle cytoplasmique est étrange venant de l'un de nos plus fidèles alliés bactériens. Et que dire des bactéries à transmission verticale extrêmement fréquentes chez les arthropodes qui féminisent des mâles, les tuent au profit de leurs sœurs, permettent à des femelles de se reproduire clonalement ou entraînent des incompatibilités reproductives entre des femelles non infectées et des mâles infectés (7) ? Point commun entre ces différentes stratégies : il ne vaut mieux pas être un mâle quand ces bactéries sont dans les parages !

Ces stratégies prennent toutes leur source dans la transmission verticale uniparentale des symbiotes (figure 2), qui sont en effet tous transmis uniquement par les mères. Conséquence, les mâles sont une impasse pour les symbiotes (du point de vue du symbiote, les mâles sont des tricheurs !). Toute stratégie qui augmente la production de femelles, même aux dépens des mâles, est sélectionnée. Le couplage entre la transmission des gènes des symbiotes et ceux de l'hôte n'est ici que partiel, et des stratégies égoïstes peuvent émerger, conduisant par là même à des conflits entre hôte et symbiote. En effet, lorsque le sexe-ratio dans la population est fortement biaisé en faveur des femelles, il vaut mieux être mâle pour transmettre ses gènes : ceci conduit à la sélection d'allèles de

- (2) Lipsitch M. et al. (1995)
Proc R Soc B 260, 321-7
(3) Bull JJ et al. (1991)
Evolution 45, 875-82
(4) Sachs JL, Wilcox TP
(2006) *Proc R Soc B* 273,
425-9
(5) West SA et al. (2007)
Ann Rev Ecol Evol Syst 38,
53-77
(6) Budar F. et al. (2001)
Genetica 117, 3-16
(7) Werren JH et al. (2008)
Ann Rev Microbiol 6, 741-51

Figure 1 Les deux principaux modes de transmission

Les différentes couleurs pour les hôtes et les symbiotes correspondent à différents génotypes.



l'hôte rétablissant un sexe-ratio équilibré dans la population (8).

La reproduction sexuée entraîne un problème insoluble pour les symbiotes à transmission verticale. Soit ils sont transmis par les deux parents, et le mélange des symbiotes à chaque génération peut entraîner une compétition entre symbiotes, soit ils sont transmis de manière uniparentale mais, dès lors, les transmissions des gènes des partenaires ne sont plus totalement corrélées et cela crée une opportunité de stratégie égoïste pour chacun des partenaires. Dans les deux cas, la transmission du symbiote est verticale en termes d'hôte, mais en termes de gènes, il y a brassage à chaque génération et donc transmission horizontale.

Pourquoi tant de mutualisme à transmission horizontale ?

Dans de très nombreuses endosymbioses trophiques, les symbiotes sont transmis horizontalement, comme dans les associations entre légumineuses et rhizobiums, ou entre des animaux et certaines algues (voir l'article p. 44). Quels facteurs sont impliqués dans le maintien de tels mutualismes, *a priori* sensibles à la tricherie ?

Tout d'abord, la structure des populations peut permettre une forme de fidélité au partenaire (9). En effet, si l'hôte ou le symbiote a une faible capacité de dispersion, alors les mêmes génotypes coexistent au long des générations pour les deux partenaires. Ceci peut être assimilé à une transmission pseudoverticale.

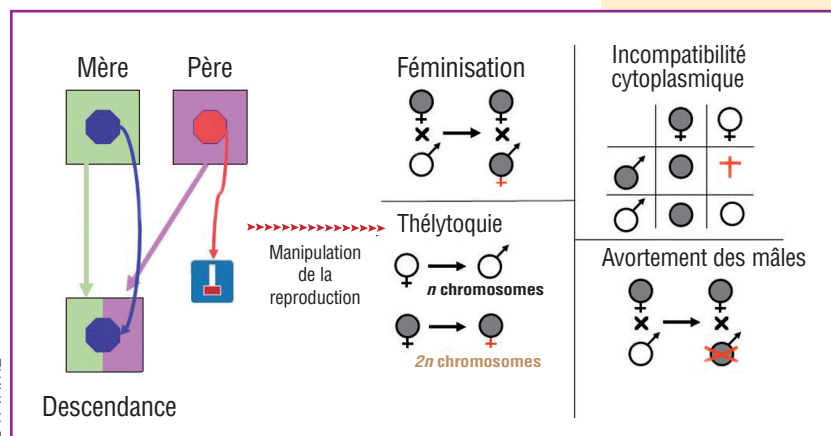
La théorie de la coopération a identifié un second mécanisme, le choix du partenaire (9). L'hôte est en effet capable de choisir les « bons » symbiotes lors de la (re-)mise en place de l'association. C'est le cas de la seiche *Euprymna scolopes* qui s'associe à la bactérie bioluminescente *Vibrio fischeri* (figure 3) : l'hôte autorise la colonisation de l'organe symbiotique par ce seul symbiote, malgré la soupe bactérienne peuplant l'environnement (10).

Dans d'autres associations, le choix est réalisé *a posteriori*. Ainsi, les Légumineuses s'associent à diverses souches de rhizobiums disponibles et testent lesquelles fixent l'azote. Elles « sanctionnent » les bactéries qui ne le fixent pas suffisamment, notamment en limitant l'apport d'oxygène aux nodules les moins coopératifs (11), ce qui asphyxie les bactéries tricheuses !

Cette stratégie de choix assure à l'hôte un bénéfice important, mais sélectionne également les symbiotes les plus coopératifs, puisque ce sont eux qui retireront le plus grand bénéfice de l'association. Le choix du partenaire « force » donc la coopération et stabilise certaines associations mutualistes à transmission horizontale.

Considérer les processus évolutifs régissant la stabilité des systèmes mutualistes peut également avoir des conséquences appliquées. Durant plusieurs décennies, les Légumineuses ont été sélectionnées sur des sols enrichis en azote, limitant fortement la sélection sur l'interaction mutualiste puisque la plante est de toute façon nourrie en azote.

Selon une étude récente, les anciens cultivars de soja sont capables de sanction lorsqu'ils sont confrontés à un mélange de rhizobiums coopérateurs ou non, au contraire des nouveaux cultivars qui montrent une forte réduction de leurs performances face à un tel mélange (12). Les anciens cultivars montrent même des performances



similaires aux nouveaux cultivars dans ces circonstances, malgré 60 années de sélection artificielle en moins. Ainsi, les programmes de sélection et l'utilisation massive d'engrais azoté auraient conduit à limiter les capacités de choix de la plante et facilité l'expansion de rhizobiums moins coopératifs.

Des associations nécessaires

Les symbioses trophiques, comme tout mutualisme, mettent en jeu deux partenaires qui sont sélectionnés non pas sur le fonctionnement de l'association mais sur la maximisation de leur propre valeur sélective. La prise en compte du mode de transmission des symbiotes et de la fidélité au partenaire a amélioré notre compréhension de l'évolution et de la stabilité des symbioses. L'étude des exceptions, nombreuses, permet aujourd'hui de raffiner cette théorie, en considérant le point de vue du gène et non plus celui de l'organisme, et en intégrant la théorie de la coopération.

Ces avancées sont particulièrement importantes à l'heure où le développement durable est au centre des attentions. La gestion des ressources naturelles doit prendre en compte les liens souvent étroits des organismes entre eux, notamment mutualistes. Les facteurs qui régissent la stabilité de ces associations, que ce soit les mécanismes de l'interaction ou son évolution, doivent être pris en compte dans cette gestion, sous peine de rompre des équilibres biologiques déjà particulièrement sensibles à l'évolution de la tricherie. ●

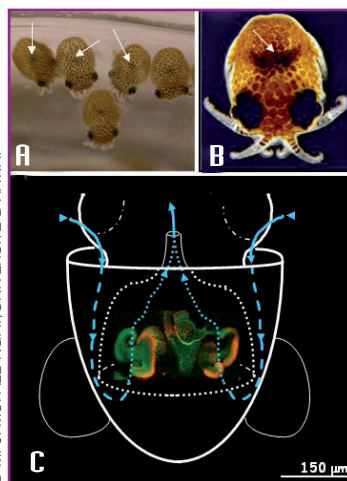


Figure 3 La seiche *Euprymna scolopes* et la bactérie bioluminescente *Vibrio fischeri*

(A et B) Juvéniles dépourvus de bactéries présentant des pores (flèches blanches) permettant la colonisation de l'organe bioluminescent.

(C) Position de l'organe bioluminescent (en vert) et flux d'eau (en bleu), qui draine les bactéries de l'environnement vers les pores.

Figure 2 Transmission uniparentale maternelle et manipulations de la reproduction

Les différentes couleurs pour les hôtes correspondent à différents génotypes ; les modifications induites par le symbiote sont indiquées en rouge.

(8) Charlat S *et al.* (2008) *Science* 317, 214

(9) Sachs JL *et al.* (2004) *Q Rev Biol* 79, 135-60

(10) Nyholm SV, McFall-Ngay MJ (2004) *Nat Rev Microbiol* 2, 632-42

(11) Kiers ET *et al.* (2003) *Nature* 425, 78-81

(12) Kiers ET *et al.* (2007) *Proc R Soc B* 274, 3119-26