



Les végétaux existent

Algue, champignon, végétal... Ces termes sont utiles dans le langage courant, mais ne sont fondés que sur des ressemblances acquises indépendamment par divers organismes : ils ne reflètent donc aucune parenté évolutive.

Marc-André SELOSSE
est professeur à l'Université
Montpellier II, chercheur
au Centre d'écologie
fonctionnelle et évolutive
et président de la Société
botanique de France.

Les bruits les plus bizarres circulent à propos du monde vivant. On dit que « les champignons ne sont plus des végétaux », d'autres affirment que « les algues n'existent plus ». Éluclubrations ? Non, ces affirmations sont pertinentes pour le taxonomiste qui classe les organismes. Ces 20 dernières années, ce que l'on croyait acquis en matière de classification a été chamboulé et l'on ne sait plus trop que mettre sous l'étiquette « végétaux », un mot dont les limites paraissent aujourd'hui bien incertaines. En conséquence, les contours des « animaux », que l'on opposait aux végétaux, deviennent flous aussi. Pour y voir plus clair, nous explorerons la classification actuelle des organismes eucaryotes, ceux dont les cellules ont un noyau (tout le monde vivant sauf les bactéries) afin d'esquisser les contours que l'on peut encore donner aux végétaux : nous verrons alors que, même avec des critères larges, il est difficile de faire des végétaux un groupe homogène. Puis nous reviendrons sur les limites de l'opposition animal/végétal : force sera de constater que rien de bien tranché ne sépare les deux règnes. Auparavant,

regardons comment les biologistes conçoivent aujourd'hui la diversité des eucaryotes.

En quoi les classifications modernes sont-elles différentes ? D'abord, elles sont « phylogénétiques », c'est-à-dire qu'elles distinguent des groupes – dits monophylétiques – qui réunissent chacun un ancêtre commun et toute sa descendance. Cette méthode n'ordonne donc pas les êtres vivants à la façon d'une collection de timbres, en choisissant tel ou tel critère de ressemblance : elle tente de retrouver le scénario historique – et unique – de l'évolution. Autre raison des changements récents, les classifications sont maintenant surtout établies à partir de la comparaison de séquences de gènes. Les regroupements obtenus parmi les eucaryotes (*voir la figure page suivante*) sont surprenants, car ils réunissent des organismes dissemblables. Examinons trois exemples qui seront nos guides dans notre exploration : les alvéolobiontes, les hétérocontes et les opisthocontes.

Les alvéolobiontes sont constitués de trois lignées d'unicellulaires différents. Les ciliés, telle la paramécie, sont des prédateurs (ils ingèrent des petites cellules par phagocytose) couverts de courts



L'ANÉMONE DE MER (*Condylactis gigantea*) abrite dans ses cellules des algues photosynthétiques (des zooxanthelles) qui pourvoient l'organisme en molécules organiques. Ces algues endosymbiotiques se transmettent parfois d'une génération à l'autre par les ovules et ressemblent en cela aux plastes (les organites cellulaires où a lieu la photosynthèse) de certains végétaux : l'anémone de mer est peut-être en train de devenir un végétal !

Shutterstock.com/Werry Werry

-ils encore ?

cils locomoteurs. Les dinophytes, qui vivent dans le plancton, sont pour la plupart photosynthétiques. Enfin, les sporozoaires parasitent les cellules d'autres organismes, où ils sont responsables de maladies tels la toxoplasmose ou le paludisme. Trois lignées, trois modes de vie ! Cette diversité s'explique, car au cours des centaines de millions d'années écoulées depuis leur ancêtre commun, leur morphologie et leur nutrition ont considérablement varié, à mesure que les descendants s'adaptaient à des niches écologiques différentes. Les similitudes héritées de l'ancêtre commun subsistent surtout dans les séquences d'ADN, et dans un minuscule détail anatomique : des petits sacs membranaires en forme d'alvéoles dans la cellule, au rôle mal connu, qui leur valent le nom d'alvéolobiontes.

Trois lignées, trois modes de vie !

Les hétérocontes constituent le groupe de la mesure. Ils réunissent, par exemple, les algues brunes, visibles à l'œil nu et dont certaines dépassent une dizaine de mètres de longueur, les diatomées, de petites algues unicellulaires microscopiques enveloppées d'une paroi protectrice faite de silice, et les oomycètes, des organismes filamenteux souvent parasites, comme l'agent du mildiou qui a entraîné de terribles famines au XIX^e siècle en Europe, et sur lequel nous reviendrons. Les hétérocontes sont donc aussi hétérogènes ! Outre de nombreuses

ressemblances dans leurs séquences d'ADN, ils partagent encore certains traits de leur ancêtre commun : leurs cellules mobiles sont propulsées par deux flagelles inégaux et ils sont dotés de réserves glucidiques sous forme de laminarine stockée dans les vacuoles.

Enfin, les opisthocontes nous renseignent sur nos plus proches parents évolutifs : certains champignons, nommés eumycètes, dont les morilles ou les cèpes de nos forêts, forment un groupe frère du nôtre, les métazoaires ou animaux pluricellulaires ! Ici encore, la morphologie et le mode de vie se sont notablement diversifiés. Cependant, certaines séquences d'ADN qui ont évolué lentement trahissent les parentés, et permettent aujourd'hui de reconstituer leurs liens devenus invisibles.

Revenons à notre question : que sont devenus les végétaux dans cette classification remaniée ? La définition du terme végétal est discutable et arbitraire... Proposons, pour commencer, d'y réunir tous les eucaryotes capables de photosynthèse (*en vert sur la figure page suivante*). Cela en exclut d'emblée les champignons, mais regroupe tous les organismes dotés de plastes, ces organites contenant la chlorophylle, où a lieu la photosynthèse. On constate qu'ils forment un ensemble multiple, et non monophylétique : ils n'ont aucun ancêtre commun dont ils seraient tous issus, et eux seulement. Pourquoi de telles origines multiples ?

L'ESSENTIEL

- ➔ Les méthodes récentes de classification rendent obsolètes les regroupements anciens.
- ➔ Ainsi, les termes végétaux, algues, champignons... réunissent des espèces proches morphologiquement, mais non apparentées.
- ➔ De plus, certains animaux ressemblent à des végétaux !

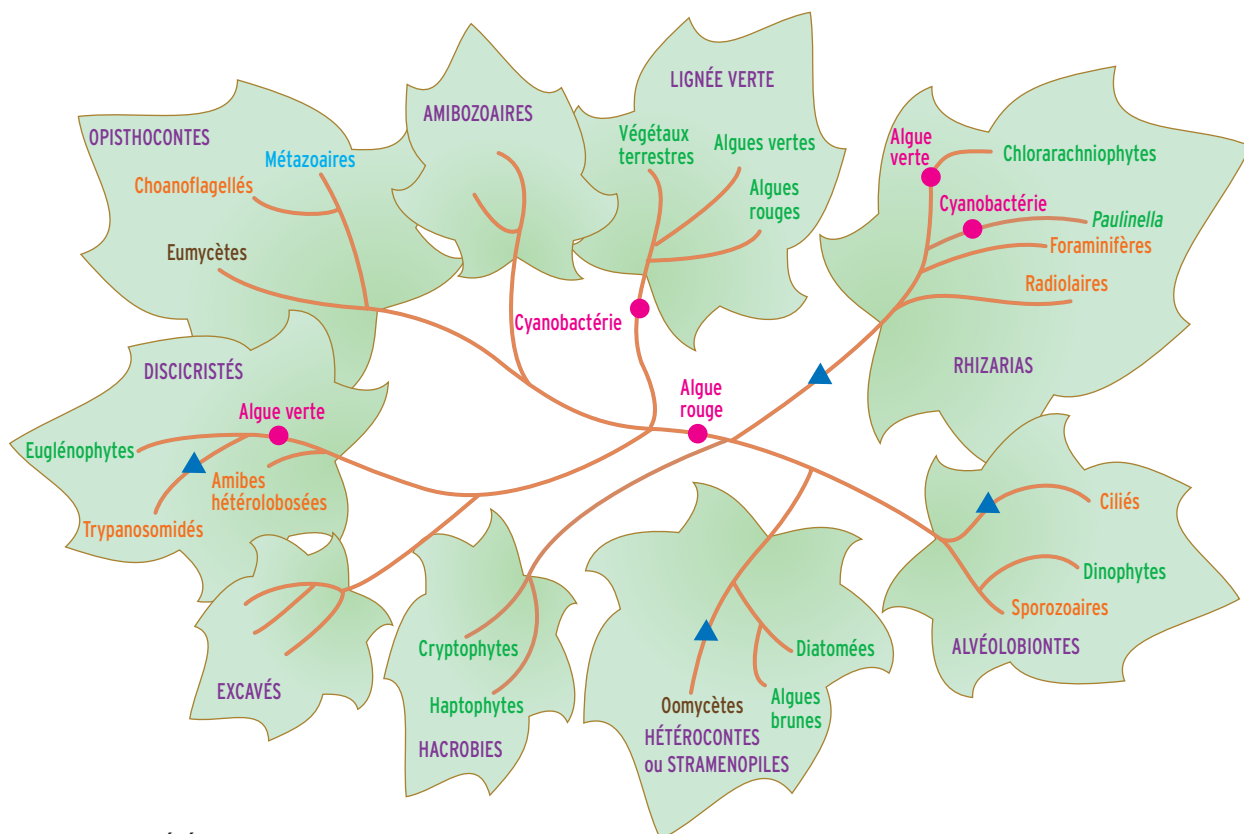
Divers arguments, pressentis dès le XIX^e siècle, démontrent que les plastes sont les descendants d'organismes photosynthétiques libres qui vivent dans la cellule hôte et sont hérités d'une génération à l'autre. Cette coexistence intracellulaire, réciproquement bénéfique, est une endosymbiose (*voir la figure page ci-contre*). Les plastes abritent d'ailleurs un génome, hérité de leurs ancêtres libres. Ce génome révèle, par comparaison, les plus proches parents actuels des plastes, et donc leur origine évolutive, bien que leur morphologie ait été profondément modifiée par des millions d'années de vie intracellulaire. On met ainsi en évidence que les plastes sont apparus plusieurs fois dans l'évolution. En d'autres termes, les événements d'endosymbiose furent multiples. Ainsi, la photosynthèse ne peut pas définir un groupe monophylétique ! Pour s'en convaincre, voyons la diversité des végétaux issus d'endosymbiose.

Les poupées russes

Les membres de la lignée verte, tels les végétaux terrestres, les algues vertes et les algues rouges, ont un plaste acquis par leur ancêtre commun. Il dérive d'une bactérie photosynthétique d'un groupe qui existe aussi actuellement, les cyanobactéries. Si notre monde est vert, c'est que les plantes abritent

des cyanobactéries dans leurs cellules ! Un tel plaste est dit primaire ; un autre plaste primaire est aussi apparu dans une petite lignée d'amibes du genre *Paulinella*. Ce n'est pas le cas des plastes des autres lignées photosynthétiques.

Ici commence un festival de réemploi : les ancêtres des autres groupes ont accueilli dans leur cellule non pas une bactérie... mais une algue unicellulaire de la lignée verte, c'est-à-dire une cellule eucaryote qui abritait déjà une cyanobactérie ! Ces endosymbioses, dites secondaires, se sont produites plusieurs fois (*voir la figure page ci-contre*). Ainsi, les ancêtres des euglénophytes, petits unicellulaires dotés d'un flagelle, ont incorporé une algue verte unicellulaire. Les ancêtres des hétérocontes, dont les algues brunes, tels les fucus et les laminaires de nos côtes, ont acquis, quant à eux, une algue rouge. Cet ancêtre étant également celui des alvéolobiontes, ce plaste est aussi celui des dinophytes. Parfois même, des espèces issues d'endosymbioses secondaires ont été transformées en plastes par une endosymbiose tertiaire : chez certains dinophytes, le plaste ancestral a été perdu, et a été remplacé par un plaste dérivé d'une algue du groupe des hétérocontes... dont le propre plaste dérivait d'une algue rouge... dont le plaste dérivait d'une cyanobactérie !



CET ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE des eucaryotes montre les neuf grands groupes reconnus aujourd'hui. Cet arbre est sans racine, c'est-à-dire qu'on ignore sur quelle branche a commencé l'évolution des eucaryotes. On constate que les termes végétaux, champignons et animaux ne correspondent pas à un groupe monophylétique (un ancêtre et tous ses descendants). Ainsi, les lignées qui ont « adopté » la photosynthèse (en vert), par suite d'endosymbiose (les ronds roses,

le nom indique l'origine de leur plaste), sont représentées dans six des neuf groupes. Notons que certaines lignées naissent de la perte (les triangles bleus) d'un plaste (l'organe cellulaire qui contient la chlorophylle). Les champignons (en marron) sont constitués de deux lignées éloignées. Enfin, les animaux regroupaient traditionnellement les métazoaires (en bleu) et les protozoaires (en orange), qui sont éparpillés dans l'arbre.

L'histoire des eucaryotes est donc faite d'endosymbioses répétées, parfois en poupées russes. Les végétaux, définis par la possession d'un plaste, ne sont donc pas monophylétiques et n'ont pas de sens au regard de l'histoire évolutive. Les algues, un sous-ensemble réunissant les organismes photosynthétiques aquatiques, ne sont pas non plus monophylétiques.

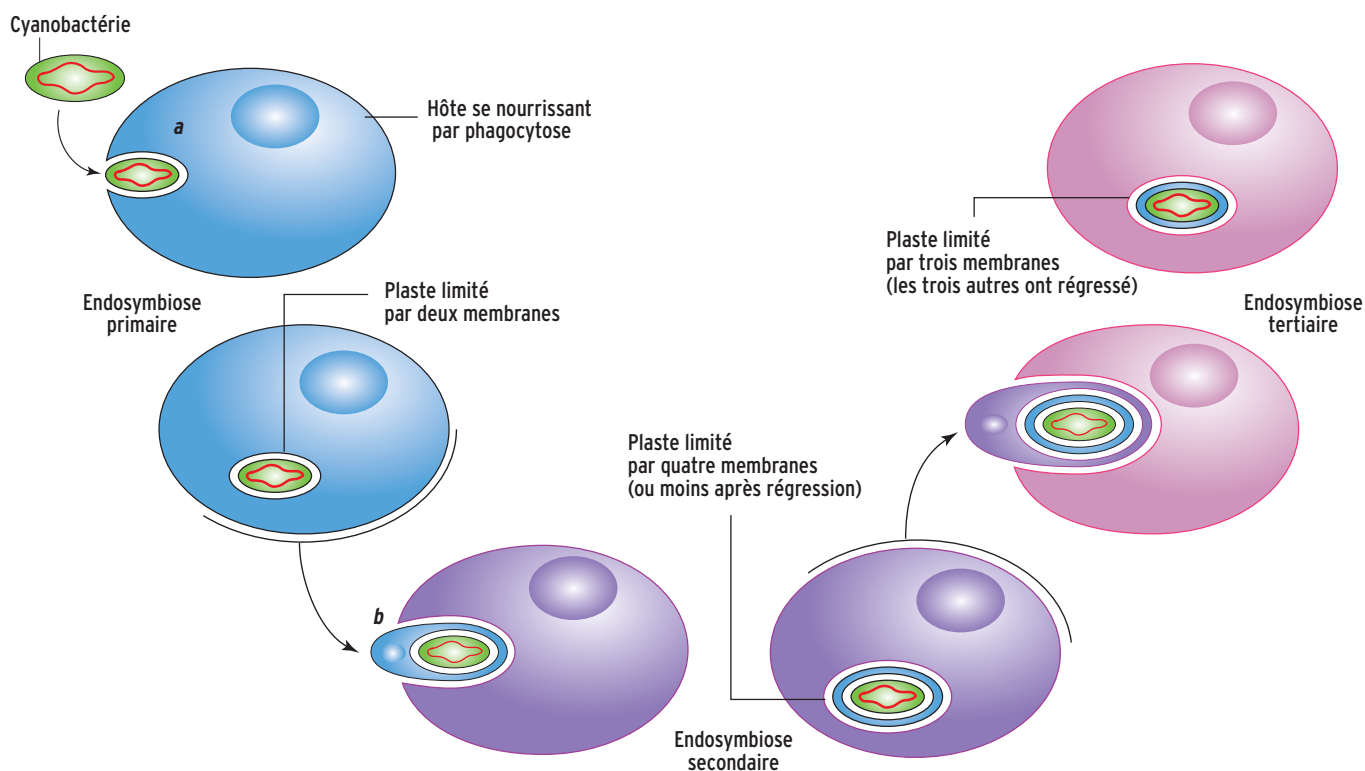
La paroi, un prix à payer

Les organismes photosynthétiques partagent d'autres ressemblances cellulaires, notamment une vacuole (un sac intracellulaire volumineux où s'accumulent les déchets de la cellule) et une paroi cellulaire résistante. Ces deux caractères constituent-ils une preuve supplémentaire de l'unité des lignées photosynthétiques? En fait, leur apparition dépend étroitement de l'acquisition de la photosynthèse. Les ancêtres des différentes lignées d'eucaryotes photosynthétiques se nourrissaient probablement par phagocytose, ce qui leur a permis d'internaliser une cellule photosynthétique et d'en faire un plaste. Ils ne pouvaient donc pas avoir de paroi, car elle entraverait la phagocytose. Une fois le plaste acquis, celui-ci nourrit la cellule et rend la phagocytose inutile.

La paroi peut alors être sélectionnée, car elle protège la cellule contre les prédateurs, les stress mécaniques et osmotiques, etc.

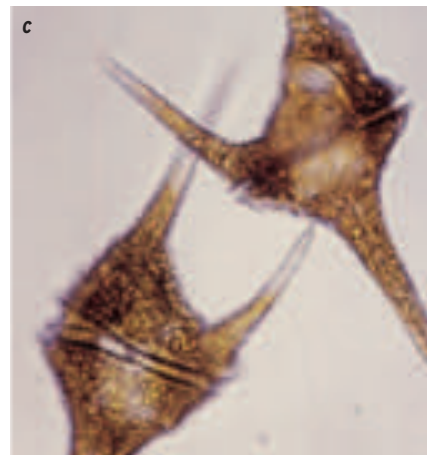
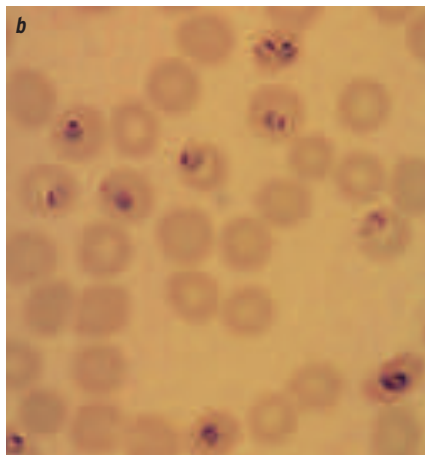
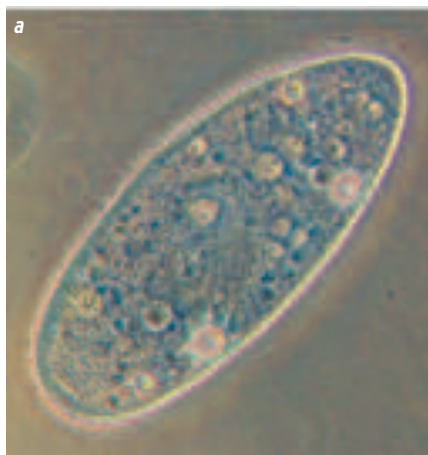
Toutefois, un prix reste à payer pour l'acquérir : la cellule ne peut plus expulser ses déchets, sinon ils resteraient bloqués entre elle et sa paroi. D'où l'apparition d'une vacuole, qui stocke ces déchets (et assure aussi un port dressé, en gonflant sous sa pression la paroi cellulaire à la façon d'une baudruche). L'acquisition du plaste permet donc, en cascade, celle de la paroi et de la vacuole; ces trois traits découlent d'un unique événement, l'endosymbiose. Ces phénomènes illustrent un mécanisme de l'évolution, la convergence, qui conduit des organismes à adopter, indépendamment, plusieurs traits physiologiques ou morphologiques semblables, souvent pour s'adapter à des niches écologiques ayant des points communs.

Quelle place réserver aux champignons, dont les cellules sont elles aussi dotées d'une paroi et d'une vacuole, mais qui ne sont pas photosynthétiques? Les végétaux seraient-ils monophylétiques si on leur adjoignait les champignons? D'ailleurs, les champignons eux-mêmes sont-ils monophylétiques? Proposons d'abord une définition des champignons. Ils sont hétérotrophes



L'ENDOSYMBIOSE est le processus par lequel une cellule photosynthétique est incorporée à l'intérieur d'une autre et devient un plaste, c'est-à-dire un organe de celle-ci. Ce phénomène s'est produit à diverses reprises chez les eucaryotes, notamment par l'internalisation de cyanobactéries (a, en rouge son génome) : c'est l'endosymbiose primaire, à l'origine de la lignée verte (dont les végétaux terrestres). Cependant, d'autres ont pu phagocyter des cellules eucaryotes déjà pourvues d'un plaste (b,

on parle d'endosymbiose secondaire). Les hétérocontes et les euglénophytes sont apparus de cette façon. Enfin, dans le cas d'une endosymbiose tertiaire (chez certains dinophytes), un des eucaryotes précédents a été internalisé à son tour pour devenir le plaste d'une autre cellule. À chaque fois, le génome de la cyanobactérie d'origine est conservé, du moins en partie. Par ailleurs, certaines membranes des plastides sont parfois éliminées : trois ou quatre au plus demeurent.



(ils se nourrissent de molécules organiques) et, leur paroi empêchant toute phagocytose, ils absorbent de petites molécules pouvant diffuser à travers cette paroi (on parle d'absorbotrophie). Certains champignons vivent dans des milieux où existent des petites molécules (les parasites, par exemple) ; d'autres produisent des enzymes qui digèrent hors de la cellule les molécules complexes, telles la cellulose ou la lignine du bois. Cette digestion extracellulaire est risquée, car d'autres micro-organismes pourraient en bénéficier : aussi les champignons produisent-ils souvent des antibiotiques, telle la pénicilline, qui éliminent les compétiteurs. Enfin, les champignons sont formés de fins filaments, nommés hyphes, de 10 à 100 micromètres de diamètre, qui explorent le milieu. Ce que l'on a coutume d'appeler champignons n'est que la partie « émergée » du vaste réseau caché des hyphes, dont elle assure la reproduction et la dissémination en fabriquant des spores.

Devenir un champignon

Filamenteux, hétérotrophes, dotés de paroi et absorbotrophes..., le groupe qui réunit ces caractéristiques est-il monophylétique ? Encore une fois, à l'instar de la photosynthèse, la réponse est non : deux lignées indépendantes répondent à cette définition (*en brun sur la figure page 10*). Les eumycètes, groupe frère des métazoaires au sein des opisthocontes, incluent l'essentiel des espèces, comme les levures, le champignon de Paris et ses cousins de nos forêts ; les oomycètes (des hétérocontes) comportent en particulier le mildiou de la pomme de terre. Le type d'organisation « champignon » est donc apparu à deux reprises ! Les champignons illustrent un autre cas de convergence, qui explique leur regroupement dans les classifications classiques fondées sur la ressemblance morphologique.

Pour ajouter à cette convergence, on observe aujourd'hui qu'une stratégie semblable à celle adoptée par ces deux lignées de champignons

LES ALVÉOLOBIONTES sont très divers et comprennent les ciliés, telles les paramécies (a), les sporozoaires comme les plasmodies (b, colorées en violet dans des globules rouges parasités) et des algues unicellulaires, les dinophytes (c).

émerge chez des plantes parasites, les rafflesia. En effet, ces plantes tropicales évolutivement proches de l'hévéa et des euphorbes, dont les fleurs sont les plus grosses connues, ont perdu leur chlorophylle et parasitent les racines d'autres plantes. Au début de leur développement dans les tissus de l'hôte, elles forment seulement des filaments pourvus de paroi et sont absorbotrophes ! Elles ressemblent donc à des champignons, et ne sont d'ailleurs visibles extérieurement qu'au moment de leur reproduction, comme beaucoup de champignons à l'automne.

De même, certaines bactéries se comportent à la façon de champignons. Les actinomycètes, des bactéries filamenteuses du sol et des eaux, sont hétérotrophes, dotés d'une paroi, et fabriquent des enzymes ainsi que divers antibiotiques (par exemple, la streptomycine). De plus, ils produisent des spores. Ces différents caractères évoquent tellement ceux des champignons que les naturalistes du XIX^e siècle les avaient réunis aux champignons (d'où le suffixe « mycètes »), avant la découverte d'une différence entre eucaryotes et bactéries.

Les classifications anciennes regroupent sous le même nom des espèces qui se ressemblent, mais qui ne sont pas apparentées.

Définis plus largement comme l'ensemble des champignons et des organismes photosynthétiques, les végétaux ne constituent pas non plus un groupe monophylétique (*voir la figure page 10*). Végétaux, champignons et algues n'existeraient-ils donc plus ? Ces mots ont certes perdu leur valeur dans une classification phylogénétique, mais ils ont encore un sens et un emploi. Ils désignent une stratégie et une écologie communes, notamment pour la nutrition, qui contraignent fortement la morphologie et la physiologie d'une collection

d'organismes évolutivement distants, et qui les entraînent dans une évolution convergente.

Selon cet usage, les algues sont des organismes photosynthétiques et généralement aquatiques ; les champignons sont des organismes filamenteux et hétérotrophes ; enfin, les végétaux sont les eucaryotes, au choix, photosynthétiques ou dotés d'une paroi. Ces termes rassemblent utilement des organismes assez semblables pour qu'on ait besoin d'un nom pour les désigner, de la même façon que l'on parle d'animaux marins, de plantes grasses... alors que les espèces réunies sous ces vocables ne sont pas apparentées. Les classifications anciennes n'ont pas créé des groupes monophylétiques, car ce n'était pas leur but, mais leurs regroupements restent utiles pour décrire les organismes.

Puisque le concept de végétaux évolue, peut-on encore appliquer l'ancienne opposition entre animaux et végétaux, et individualiser les animaux ? Ce terme regroupait tous les organismes hétérotrophes (donc incapables de photosynthèse) et généralement mobiles. Il réunissait les animaux pluricellulaires – les métazoaires (*en bleu sur la figure page 10*) – et l'ensemble des unicellulaires hétérotrophes collectivement nommés « protozoaires » (*en orange sur la figure page 10*). Ce préfixe « proto » sous-entendait que leur apparition avait précédé celle des métazoaires. Or, si les métazoaires sont bien monophylétiques, les protozoaires sont constitués de nombreuses lignées indépendantes, dont les métazoaires ne dérivent pas. Les « animaux » ne sont donc pas monophylétiques !

Animal et végétal à la fois

Parmi les protozoaires, on peut schématiquement distinguer les amibes et les flagellés. Les amibes sont des organismes unicellulaires qui se déplacent en émettant des expansions cellulaires, qui contribuent parfois aussi à la phagocytose de leurs proies. Certaines ont un squelette interne minéralisé, par exemple les foraminifères et les radiolaires. Les flagellés, quant à eux, regroupent des unicellulaires possédant un flagelle locomoteur. Amibes et flagellés étaient deux groupes des classifications anciennes, mais ils sont constitués de lignées indépendantes, sans ancêtre commun qui leur soit spécifique.

Par ailleurs, la partition entre, d'une part, organismes mobiles et hétérotrophes et, d'autre part, organismes photosynthétiques n'est pas toujours possible. Bien des algues unicellulaires ont des flagelles. De nombreuses algues du plancton, comme des dinophytes et des haptophytes, capturent et digèrent des proies unicellulaires qui leur fournissent de l'azote, du phosphate et un peu de carbone, une hétérotrophie qui s'ajoute à leur photosynthèse. La plupart des eucaryotes étant microscopiques,



LE RADIOLAIRE
Amphionche oblongata
héberge des symbiontes
du groupe des haptophytes.

C. de Vargas

la division du monde entre animaux et végétaux peut paraître pertinente à l'œil nu, mais s'effondre sous le microscope.

L'évolution des eucaryotes est jalonnée de transitions entre l'état hétérotrophe et l'état photosynthétique. Nous avons vu que l'endosymbiose « exporte » la photosynthèse d'une lignée vers une autre. Cette histoire se répète sous nos yeux. Prenons, parmi les métazoaires, les cnidaires tels les coraux et les anémones (*voir la figure page 9*) : beaucoup « hébergent » dans leurs cellules des dinophytes endosymbiotiques, les zooxanthelles. Dans certains cas, celles-ci sont transmises de la mère à l'embryon par les ovules. Cette hérédité ressemble à celle des plastides dans les végétaux et l'on peut s'interroger : leurs hôtes ne sont-ils pas presque des végétaux ?

Ce sont, en tout cas, de telles situations qui ont pu conduire aux lignées actuellement dotées de plastides. Plus généralement, de nombreux eucaryotes accueillent des algues dans leurs cellules : les premiers pas vers l'endosymbiose sont donc fréquents, par exemple chez des radiolaires et des foraminifères, ou bien chez les choanoflagellés, des unicellulaires voisins des métazoaires.

Par ailleurs, certains organismes perdent secondairement leurs plastides, et avec eux, la photosynthèse : ils retournent à l'état ancestral hétérotrophe. Toutefois, le génome de leur noyau contient encore des gènes qui proviennent d'un plaste, preuve qu'il en existait un autrefois dont quelques gènes ont été transférés au noyau. C'est le cas des oomycètes, qui sont donc secondairement des champignons, mais aussi des trypanosomidés tel l'agent de la maladie du sommeil. La photosynthèse a aussi été perdue chez les sporozoaires (des alvéolobiontes), un groupe auquel appartient l'agent du paludisme, mais dans ce cas le plaste subsiste et effectue diverses fonctions non photosynthétiques pour la cellule. On découvre ici une autre caractéristique de l'évolution : elle n'a ni sens ni but ; elle est parfaitement réversible. Elle peut déconstruire un jour ce qu'elle a sélectionné auparavant !

Ainsi, même en écartant les champignons, la distinction animal/végétal a surtout une valeur descriptive, mais n'a pas de sens pour la classification phylogénétique. Les résultats souvent contre-intuitifs de la classification phylogénétique dessinent une histoire évolutive pleinement réversible, qui accumule des différences entre organismes apparentés, mais crée aussi d'étonnantes ressemblances entre organismes non apparentés. La symbiose y occupe un rôle majeur.

Renverser les évidences apparentes, et changer profondément notre vision du monde : n'est-ce pas là justement le propre de la connaissance, et d'une science qui progresse ?

livres

- G. LECOINTRE (dir.), *Comprendre et enseigner la classification du vivant*, 2^e édition, Belin, 2008.
- G. LECOINTRE et H. LE GUYADER, *Classification phylogénétique du vivant*, 3^e édition, Belin 2007.
- M.-A. SELOSSE, *La symbiose, structures et fonctions, rôles écologiques et évolutifs*, Vuibert, Paris, 2000.

article

- M.-A. SELOSSE et G. DURRIEU, *Une classification mycologique phylogénétique francophone*, in *Acta Botanica Gallica*, vol. 151, pp. 73-102, 2004.

internet

- <http://tolweb.org/tree/>