

Faculté des Sciences

Département de Microbiologie et Biochimie

COURS MASTER 1 : Microbiologie Appliquée

Module: Origine, Evolution, Diversité et Biologie des Eucaryotes (OEDBE)

I. Le problème de l'origine des eucaryotes

1. Symbiose et évolution : à l'origine de la cellule eucaryote

La cellule des organismes **eucaryotes** (animaux, plantes, champignons) se distingue de celle des organismes **procaryotes** (**Archées et Bactéries**) par la présence de différents organites spécialisés, comme : le noyau (contenant l'information génétique de la cellule), la **mitochondrie** (siège de la respiration cellulaire), ou encore le **chloroplaste** (siège de la **photosynthèse** chez les végétaux). L'existence et l'organisation de l'**ADN** des mitochondries et les chloroplastes, ainsi que leur biochimie et certains traits structuraux, ont conduit à les considérer comme d'anciennes bactéries intégrées dans une cellule hôte par un processus d'**endosymbiose**. Une des hypothèses possibles serait que les eucaryotes actuels descendraient d'un ancêtre Archée ayant acquis une protéobactérie, devenue la mitochondrie. Une fois cette étape établie, certaines cellules auraient intégré des cyanobactéries à l'origine du chloroplaste. Du même coup, elles ont acquis la capacité d'effectuer la photosynthèse, et donc un métabolisme autotrophe, particularité des végétaux. Tout au long du processus, des phénomènes de transferts de gènes entre symbiotes, la prise de relai par le noyau du codage de certaines protéines des organites et la relocalisation des produits des gènes dans les organites ont étroitement intégré ces procaryotes au sein de la cellule hôte. Le phénomène d'endosymbiose est donc très largement responsable de la biodiversité des eucaryotes apparus au cours de l'évolution. Ainsi, la photosynthèse s'est développée dans une grande diversité d'organismes : algues rouges et vertes, plantes vertes grâce à des endosymbioses primaires, algues brunes et de très nombreux autres organismes, grâce à des endosymbioses secondaires ou tertiaires.

1. La cellule eucaryote est une chimère (illusion)

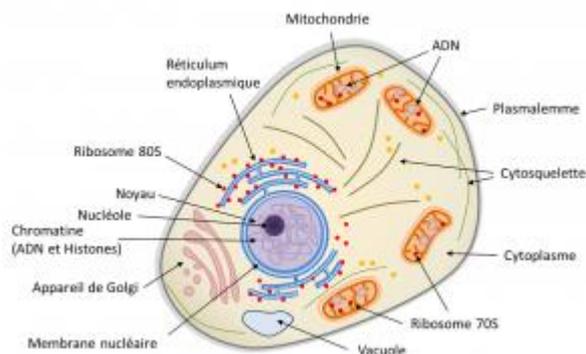


Figure 1. Schéma de la structure d'une cellule eucaryote animale. La cellule animale est compartimentée, elle renferme un système endomembranaire (enveloppe nucléaire, appareil de Golgi, réticulum endoplasmique, vacuoles...), des mitochondries (limitées par une double membrane), un cytosquelette baignant dans le cytoplasme. Le noyau et les mitochondries contiennent de l'ADN. Les ribosomes (machinerie de synthèse des protéines) sont présents sous deux formes : 70S dans les mitochondries et 80S, généralement en association avec le réticulum.

Les **eucaryotes** correspondent aux organismes multicellulaires (animaux, plantes, champignons) ainsi qu'à quelques organismes unicellulaires (protozoaires, par exemple). La

caractéristique principale de la cellule eucaryote (Figure 1) est l'existence d'un **noyau** (chez les procaryotes, le génome n'est que très rarement entouré par une membrane) baignant dans un cytoplasme contenant de nombreux organites, comme les **mitochondries** (siège de la respiration, présente dans toutes les cellules eucaryotes) et les **chloroplastes** (siège de la **photosynthèse**, chez les végétaux au sens large, plantes terrestres et algues). Ces organites sont fréquemment déplacés ou réorganisés par le cytosquelette qui anime une mobilité intracellulaire (Figure 1).

Le noyau eucaryote est délimité par une double membrane appelée enveloppe nucléaire (Figure 1). Il contient le génome nucléaire caractéristique de la cellule eucaryote, c'est-à-dire le matériel génétique d'un individu codé dans son **ADN** (acide désoxyribonucléique). C'est généralement de ce génome dont on parle lorsqu'on mentionne le génome d'un eucaryote. Pourtant, la cellule eucaryote contient aussi des génomes non-nucléaires, au sein des organites :

- le génome mitochondrial, au sein de la matrice des mitochondries (Figure 1) ;
- le génome chloroplastique, au sein du stroma des chloroplastes (cas des plantes ou des algues, par exemple).

L'ADN constitutif de ces trois génomes n'est pas organisé de la même manière. Dans le noyau, le génome est réparti sur plusieurs molécules d'ADN, linéaires et organisées en chromosomes bien différenciés. L'ADN contient toutes les séquences codantes (transcrites en ARN messagers, et traduites en protéines) et non codantes (non transcrites, ou transcrites en ARN, mais non traduites). La configuration tridimensionnelle du génome nucléaire a une importance fonctionnelle : l'enroulement (ou « condensation ») de l'ADN sur lui-même et autour de protéines, les **histones**, permet d'empaqueter une grande quantité d'information génétique dans le minuscule noyau d'une cellule. L'ADN mitochondrial ou chloroplastique n'a pas du tout la même organisation : il est en général circulaire, rarement linéaire (mitochondries de plantes), généralement sans intron, et n'est pas associé à des protéines de type histones.

Les cellules de type **procaryote (Bactéries et Archées)**, quant à elles, ne possèdent pas de noyau et leur ADN est circulaire (ou rarement linéaire) et organisé comme celui des chloroplastes ou des mitochondries. De cette manière la réplication, la transcription et la traduction de l'ADN se fait directement dans le cytoplasme. Il faut cependant souligner que les Archées ne sont que superficiellement similaires aux Bactéries par leur aspect cellulaire : leur métabolisme diffère grandement, et les mécanismes et les protéines impliqués dans les processus de réplication, de transcription et de traduction présentent des traits similaires à ceux des eucaryotes. Enfin, les procaryotes n'ont pas toujours de compartimentation interne et les compartiments sont moins complexes (les cyanobactéries sont un exemple d'exception). Surtout, les compartiments, lorsqu'ils existent, ne sont pas mobiles dans la cellule : le cytosquelette, qu'on commence à découvrir, n'y déplace pas les composants cellulaires.

Tableau 1. Comparaison cellules de type eucaryote et procaryote

Propriétés	Procaryotes	Eucaryotes
Groupes	Bactéries, archéobactéries	Algues, champignons, protozoaires, plantes, animaux
Taille	Diamètre < 2 µm	2 µm < diamètre < 100 µm
Structure nucléaire:		
- Membrane nucléaire	absente	présente
- Nucléoles	Absents	Présents
- Chromosome	unique	plusieurs
Association DNA-histones	Non	Oui
- présence d'autre ADN	Plasmidique	Mitochondriale et chloroplastique
- Division cellulaire	Amitose	Mitose
- Recombinaison génétique	Partielle	Totale
Structure membranaire et cytoplasmique:		
- Membrane plasmique	présente	présente
- Mitochondries	Absentes	présentes
- Appareil de Golgi	Absent	présent
- Chloroplastes	Absentes	présentes
- Ergastoplasme	Absent	présent
- Ribosomes	70S	80S
- Paroi	Présente (composée de peptidoglycane)	- Absente chez animaux et protozoaires; -Présente chez plantes, champignons et algues (polysaccharides)
Système respiratoire:	Membrane cytoplasmique	Membrane mitochondriale
Photosynthèse:	chromatophores ou chlorosomes (système membranaire interne)	chloroplastes
Mobilité	- pas de mouvement amiboïde (paroi rigide). - mouvement flagellaire	- Mouvement amiboïde (eucaryotes sans paroi). - Mouvement flagellaire.

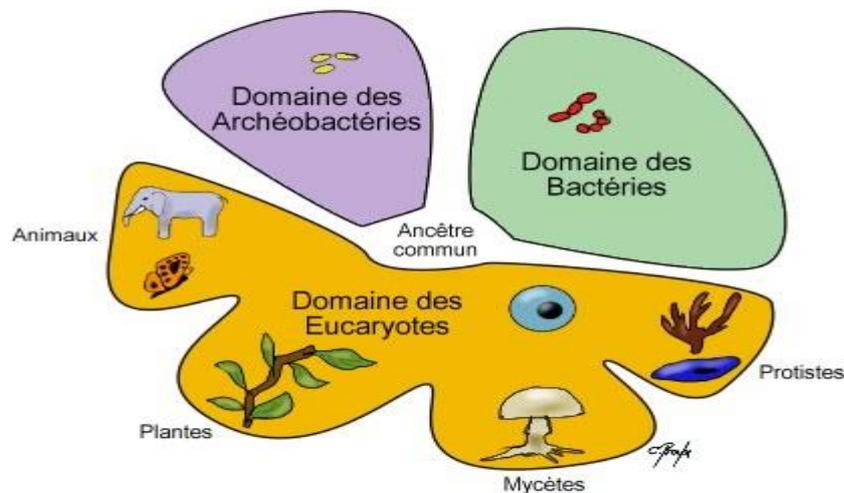


Fig2 : les trois domaines du vivant

2. Caractéristiques générales des cellules eucaryotes

Les eucaryotes correspondent aux organismes multicellulaires (animaux, plantes, champignons) ainsi qu'à quelques eucaryotes unicellulaires. Le modèle eucaryote est un vers appelé *Caenorhabditis Elegans* qui a les mêmes mécanismes moléculaires et biochimiques que l'ensemble des organismes multicellulaires tout en étant facilement étudiable car il possède un nombre limité de cellules (131 cellules).

Les eucaryotes monocellulaires correspondent aux protistes qui sont de deux types : animal les protozoaires et végétal les protophytes. Le modèle protistes est la levure ou *Saccharomyces Cerevisae* qui est un champignon à paroi cellulaire rigide qui absorbe des sucres pour sécréter de l'alcool et du CO₂.

Les cellules végétales sont le sommet de l'évolution végétale : elles sont capables de synthétiser toutes substances organiques à partir de matière inorganique et de lumière. Elles contiennent des chloroplastes présentant des vacuoles volumineuses limitées par une double membrane qui correspondent à des saccules empilées les unes sur les autres appelées thylakoïde, où se réalise la photosynthèse et donc qui contiennent de la chlorophylle. Les chloroplastes, comme les mitochondries, peuvent se reproduire et possèdent leurs propres ADN.

3. Organisation des cellules eucaryotes

Comme dit précédemment, les cellules eucaryotes sont délimitées par une membrane (animaux) ou paroi (végétaux) et possèdent un noyau qui est l'organite contenant le génome de l'individu.

Dans la cellule eucaryote il existe également des organites qui font soit parti du système endomembranaire, soit parti des organites clos (peroxysomes, mitochondries et chloroplastes).

Le système endo-membranaire correspond à l'ensemble des saccules limité par des membranes simples en communication permanente les unes avec les autres, et avec la membrane plasmique grâce à des vésicules (réticulum-endoplasmiques, enveloppe nucléaire, appareils de Golgi, lysosomes et endosomes). Ils consomment tous de l'énergie.

Les organites clos sont les principaux transformateurs énergétiques de la cellule, ils permettent la formation d'énergie.

D'autre part le cytosquelette permet le maintien de la morphologie cellulaire, la position des organites dans la cellule et le transport de différents composants cytoplasmiques.

4. Quelques théories pour expliquer l'origine de la cellule eucaryote

Il existe plusieurs théories qui tendent à expliquer l'origine de la cellule eucaryote et les rapports de celle-ci avec les cellules procaryotes. Aucune n'est satisfaisante à ce jour car chacune explique une partie de l'histoire mais ne rend pas compte de la totalité des attributs de la cellule eucaryote. On peut classer ces théories en plusieurs groupes (figure18): celles qui supposent que (1) les trois groupes d'êtres vivants ont une origine indépendante, (2) les procaryotes et les eucaryotes dérivent d'un ancêtre commun, le Last Universal Common Ancestor ou LUCA principalement par simplification pour les procaryotes, LUCA ayant éventuellement pu être un proto-eucaryote, et par

principalement complexification pour les eucaryotes , (3) les eucaryotes dérivent des procaryotes par des mécanismes de fusion et/ou d'endosymbiose.

4.1. Les théories des origines indépendantes

Le premier groupe de théorie qui suppose une origine indépendante repose sur le fait que les différences entre les trois types d'organismes sont si profondes qu'elles ne peuvent s'expliquer que par une origine indépendante. Cependant, nous avons vu que beaucoup de ces différences souffrent de nombreuses exceptions. En particulier, la différence de composition lipidique entre les membranes des trois groupes, qui est un argument fort de cette théorie, n'est plus tenable. En effet, chez les Planctomycetales (eubactéries), les gènes de synthèse de lipides à liaison éther typiques des archaebactéries et des stérols typiques des eucaryotes sont présents et ont été probablement acquis par transfert horizontal. Ceci montre donc qu'un remplacement de gènes par d'autres au cours de l'évolution peut expliquer les compositions particulières des membranes propres à chaque groupe. De plus, cette théorie n'explique pas vraiment comment sont apparus les attributs de la cellule eucaryote!

4.2. Simplification ou complexification

La plupart des théories expliquant l'origine des eucaryotes par fusion/endosymbiose partent comme matériel de base de cellules procaryotes déjà très évoluées. Récemment, plusieurs chercheurs ont mis en doute la validité de tels préceptes de départ. En effet, ces auteurs critiquent les méthodes d'établissement des phylogénies qui proposent que les bactéries et/ou les archaebactéries soient les organismes les plus primitifs. Ils suggèrent au contraire que les bactéries sont des cellules très évoluées et que cellules eucaryotes et procaryotes dérivent d'un ancêtre commun complexe, LUCA, qui aurait en fait beaucoup plus de propriétés d'une cellule eucaryote que procaryote. Avec cette théorie, les procaryotes seraient issus d'une cellule proto-eucaryote par simplification via la sélection de mécanismes efficaces et rapides et les cellules eucaryote par complexification. Ce type d'hypothèse malheureusement n'explique pas de manière convaincante comment est apparu LUCA, et surtout les étapes de son évolution vers les eucaryotes.

4.3. Les théories de fusion et d'endosymbiose

Ce groupe de théorie n'est pas nouveau. En effet, la première formulation remonte au début du XXe siècle par le biologiste russe Konstantin Mereschkowski (1855-1921). Il en existe qui font intervenir un seul évènement de fusion ou d'endosymbiose et d'autres qui en supposent plusieurs. Elles partent du constat que la mitochondrie et les différents plastes dérivent très probablement d'évènements d'endosymbiose, et que des endosymbioses intracellulaires mutualistes et parasitaires existent encore aujourd'hui. De plus, on a vu que la trace d'un mélange de gènes d'origines diverses est détectable dans le génome actuel des eucaryotes. Néanmoins, certains émettent des doutes au sujet de ce dernier argument. Ils suggèrent en effet que des gènes auraient pu être acquis horizontalement plus tard au cours de l'évolution, soit via des transferts interspécifiques, soit via l'alimentation :

- Des systèmes efficaces de transfert de gènes entre espèces distantes (via les plasmides conjugatifs) sont fréquents chez les bactéries. On en connaît quelques exemples entre bactéries et eucaryotes, par exemple entre *Agrobacterium tumefaciens* et les plantes. De même, le rôle des virus dans les transferts de gènes est mal compris. Par exemple, l'ARN

polymérase de la mitochondrie est de type viral suggérant un transfert à partir d'un virus : est-ce un évènement unique, ou bien de tels transferts ont-ils eu lieu fréquemment au cours de l'évolution?

- les gènes auraient pu être acquis via l'alimentation. La cellule eucaryote ayant la capacité des phagocytose des proies qu'elle digère dans son cytoplasme, il est possible que l'échappement de molécules d'ADN des vacuoles de digestion vers le noyau aurait pu permettre l'introduction des gènes de bactéries ou d'archées dans le génome.

L'étendue des transferts horizontaux au cours de l'évolution est difficile à estimer.

Des transferts récents d'un point de vue de l'évolution ont pu être détectés dans la majorité des génomes des eucaryotes actuels, suggérant qu'ils peuvent se produire.

Néanmoins, ils ne semblent pas pouvoir rendre compte facilement du nombre très important de gènes provenant des archées et des eubactéries présents dans le génome actuel des eucaryotes. De plus, ces transferts n'expliquent pas pourquoi les gènes d'origine eubactérienne sont essentiellement de type fonctionnel et ceux d'origine archéenne essentiellement de type informationnel. Le consensus actuel, fortement confirmé par le fait que les mitochondries semblent dériver d' α -protéobactéries, est donc que la cellule eucaryote est un assemblage d'au moins deux cellules procaryotes : une eubactérie et une archée. Le débat actuel est centré sur les modalités fines de cette genèse. Les théories sont trop nombreuses pour être toutes explicitées, d'autant plus que certaines semblent peu soutenues par des arguments raisonnables. Le modèle doit tenir compte d'un certain nombre de contraintes, incluant la nécessité d'une succession d'étapes plausibles donnant prise facilement et immédiatement à la sélection naturelle et le fait qu'aucune membrane biologique ne semble pouvoir apparaître de novo facilement.

Le problème principal revient donc à expliquer comment est apparu le système «noyau/réticulum /golgi». Pour l'apparition du noyau, trois possibilités à envisager. Parmi ces trois modèles, le modèle par invagination est le plus probable car il nécessite le moins d'étapes et rend parfaitement compte de la topologie de la cellule eucaryote actuelle. Les deux autres modèles sont plus complexes et imposent que certaines membranes des organelles résultent de la fusion de deux membranes d'origines différentes, ce qui est moins probable.

Voici un scénario acceptable pour l'apparition de la cellule eucaryote :

- 1- Au début de l'histoire de la vie, il y a plus de 2 milliards d'années, la terre devait être peuplée d'un grand nombre de groupes bactériens et archéens, dont seule une partie a subsisté (persisté) jusqu'à nos jours. Ces procaryotes devaient se nourrir soit par photosynthèse anoxygénique, telle que celle effectuée par de nombreuses eubactéries comme les chloro et les rhodo-bactéries, par chimiotrophie, comme les bactéries et archées présentes dans les sources hydrothermales, ou bien des molécules organiques produites naturellement par chimiosynthèse ou issues de l'activité des cellules. Une niche écologique était donc disponible: l'utilisation d'autres cellules comme source de nourriture. Différentes groupes de bactéries ont utilisé et utilisent toujours cette ressource. *Bdellovibrio bacteriovorus* pénètre par exemple à l'intérieur des autres eubactéries, qu'il lyse ensuite pour s'en nourrir. Les *myxobactéries*, telles que *Myxococcus xanthus*, ont un comportement de «meute», c'est-à-dire qu'elles se regroupent, se déplacent à l'aide de flagelles vers des colonies bactériennes et

- ont la capacité de sécréter des molécules qui vont lyser les bactéries dont elles se nourrissent. Il est donc possible qu'un groupe d'archées apparentées au super embranchement TACK, aujourd'hui disparu, ait évolué ce type de nutrition.
- 2- Ceci a conduit ce groupe particulier d'archées à sécréter efficacement des protéines capables de tuer d'autres cellules, favorisant la mise en place du système de sécrétion, mais aussi à mettre en place des moyens efficaces pour se déplacer et capturer des proies, ce qui aurait pu être permis par une complexification du cytosquelette et l'évolution des déplacements amiboïdes et du flagelle. Cette cellule aurait aussi subi des fortes pressions de sélection pour
 - 3- Dans un tel monde, les proies ne restent pas sans défense et il est fort possible que certaines aient mis en place des systèmes pour subvertir les phagocytoses, qu'elles utilisent comme porte d'entrée à l'intérieur du prédateur. La cellule proto-eucaryote est devenue elle-même une source d'aliments pour ses proies! Le monde est devenu complexe: des proies tentent d'éviter des prédateurs qui à leur tour tentent d'éviter d'être parasités. D'un côté, le proto-eucaryote perfectionne son système de déplacement, en particulier développe un flagelle.
 - 4- Un événement indépendant survient il y a un peu plus de 2 milliards d'années: l'invention de la photosynthèse oxygénique via la mise en série des complexes photosynthétiques PSII et PSI par les cyanobactéries. Ces cellules deviennent capables de casser des molécules d'eau, mais en même temps libèrent dans l'atmosphère de l'oxygène O₂. Or l'oxygène est un poison violent. Les organismes actuels ont de nombreux systèmes permettant la survie en présence d'oxygène moléculaire et de ses dérivés toxiques : peroxides, superoxides, oxygène singulet etc.
 - 5- La montée progressive de la quantité en oxygène dans l'atmosphère fournit donc une pression de sélection forte et immédiate pour stabiliser une eubactérie capable de respirer l'oxygène et donc de convertir l'O₂ en eau à l'intérieur de la cellule proto-eucaryote. L'eubactérie en question était une α -protéobactérie apparentée aux rickettsies actuelles dont certaines sont des pathogènes intracellulaires obligatoires. Il est donc probable que l'ancêtre de la mitochondrie ou proto-mitochondrie était une cellule déjà capable de survivre à l'intérieur du proto-eucaryote et a suivi le même chemin pour rester dans le cytoplasme.
 - 6- Cette cellule à deux composants proto-eucaryote + proto-mitochondrie a pu survivre en conditions d'anaérobiose et d'aérobiose. Elle a donc pu coloniser tous les milieux et éliminer toute compétition : la cellule eucaryote était née. La proto-mitochondrie s'intègre de plus en plus intimement; son mécanisme pour tuer la cellule hôte est recyclé dans des processus de mort programmée: l'apoptose. La cellule eucaryote continue son évolution en se diversifiant. Certaines continuent de manger des bactéries et réitèrent la stabilisation de la proie au sein de la cellule, mais avec une cyanobactérie, donnant naissance aux plastides. Cette lignée va donner naissance aux plantes actuelles qui nous sont si familières.

Chapitre II : Diversité du monde eucaryote

2.1. Les différentes tentatives de classification

La classification du monde vivant a bougé au cours du temps. Les différentes versions sont bien entendu le reflet des techniques disponibles pour étudier les organismes. La première classification établie par Aristote dès le 4^{ème} siècle avant JC était basée sur l'observation à l'œil nu des organismes. Elle a persisté jusqu'à la fin du 19^{ème} siècle et a servi de base à la classification linnéenne.

Elle continue toujours à être implicitement utilisée dans le langage commun. Classiquement, les êtres vivants étaient rangés en deux groupes : le règne animal et le règne végétal. Les animaux étaient définis comme des organismes vivants doués de réaction. C'est à dire que lorsqu'ils étaient touchés, ils montraient une réaction, de rétraction (contraction) par exemple. Les végétaux étaient définis comme des êtres vivants capable de croissance mais dépourvus de réaction, en opposition aux animaux. Cette classification ne prenait bien évidemment pas en compte les microbes qui n'avaient pas encore été découvert !

Rapidement ces définitions sont devenues problématiques car d'une part des groupes de «végétaux» possédaient des caractéristiques animales comme certaines plantes carnivores ou certains mimosas tropicaux qui se rétractent au toucher, et d'autre part des «animaux» semblaient dépourvus de réaction, spécialement les éponges qui ont longtemps posé (et continuent de poser !) des problèmes aux systématiciens. Entre temps, les microbes avaient été découverts et certains possédaient des caractéristiques plutôt animales, les protozoaires, et d'autres plutôt végétales, les «protophytes» et les champignons. Néanmoins, beaucoup d'entre eux avait des caractéristiques ni vraiment animales ni vraiment végétales : où se placent les algues douées de mobilité associée à la présence de flagelles ? Où classer les myxomycètes qui à une des étapes de leur cycle se comportent comme des animaux et à une autre comme des champignons ?

Progressivement, au cours du 19^{ème} et le début du 20^{ème} siècle, des analyses plus approfondies ont conduit à des classifications plus complètes et correctes, mais sans toutefois complètement abandonner la dichotomie (division) animal/végétal. En ce qui concerne les protistes et les champignons, les critères de classification étaient principalement basés sur la forme et la mobilité des organismes et les stratégies trophiques, c'est-à-dire les modalités d'alimentation des organismes. Par exemple, les champignons étaient sans conteste des végétaux, bien qu'incapables de faire la photosynthèse, et leur étude relevait des botanistes. Les protistes phagotrophes du fait de leur comportement prédateur relevaient plutôt du règne animal et étaient étudiés par des zoologistes. Néanmoins dès 1860 Ernst Haeckel (1834-1919) propose une classification en 3 règnes : animaux, plantes et protistes.

La découverte de différences fondamentale dans la structure cellulaire permise par l'apparition de microscopes optiques et électroniques de plus en plus performants : absence de noyau chez certaines cellules et présence chez les autres a mis fin à la dichotomie animal/végétal. Une nouvelle classification basée sur la différence eucaryote/procaryote ne s'est pas toute suite imposée. En effet, dans les années 1960 une classification basée sur «5 règnes» a été proposée par Robert Whittaker (1920-1980). Si les procaryotes étaient bien regroupés dans le règne à part des Monera, celui-ci avait le même rang que les quatre autres : animaux, plantes, champignons et le

groupe des protistes. Cette classification a été de très courte durée, car avec l'avènement des méthodes génétiques et biochimiques dont le séquençage de l'ADN, il a rapidement été démontré que les bactéries avaient bien des différences fondamentales non seulement au niveau de leur structure cellulaire, mais aussi de leur fonctionnement. De plus, elles ont permis d'identifier dès le milieu des années 1970 un groupe inconnu d'êtres vivants : les archées. Actuellement, les eucaryotes ne forment donc qu'un seul des trois règnes du vivant : Eukaryota, Bacteria et Archea. Depuis, l'avancée des méthodes moléculaires a permis d'affiner la classification des eucaryotes. Celle-ci n'est cependant pas complète car des nouveaux groupes de protistes restent à découvrir et les relations des grands groupes les uns par rapport aux autres ne sont toujours pas complètement éclaircies.

2.2. Estimation de la diversité des protistes eucaryotes

Le maintien de la biodiversité est un enjeu important, car les êtres vivants, et très spécialement les protistes eucaryotes, jouent des rôles essentiels dans la biosphère. La disparition de certains groupes pourrait donc avoir des impacts importants sur le fonctionnement des cycles du carbone, de l'azote, etc. La simple estimation de cette diversité est déjà un défi pour les microbes. En effet, de nombreux facteurs : petite taille, difficulté de récolte ou de culture, similarité des formes et stratégies trophiques, etc. limitent nos connaissances. Ceci est déjà apparent lorsqu'il s'agit de définir l'unité de la diversité : l'espèce.

2.2.1. Difficulté de la notion d'espèce chez les protistes eucaryotes

La nomenclature des organismes se base sur les préceptes exposés par Carl Von Linné (1707-1778). Chaque individu doit pouvoir être désigné par son nom de genre et d'espèce. En effet, Linné a proposé un système de classification qui regroupe en ensembles de plus en plus larges les organismes qui se ressemblent. Notez que les sept niveaux définis par Linné (du plus large au plus restreint : règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre et espèce) sont maintenant très insuffisants pour classer correctement l'ensemble des espèces, il a donc été créé un très grand nombre de niveaux intermédiaires : super- et sous embranchements, intra-sous- et super- classes, etc.

Néanmoins, l'unité de base de ce système, où des autres systèmes apparentés plus modernes comme la cladistique, reste l'espèce qui va donc être désignée par deux substantifs (appellations) accolés : Genre espèce.

Nomenclature binomiale des organismes			
	suffixe		
	champignons	algues	protozoaires
Embranchement	-mycota	-phyta	-a (souvent ida)
Classe	-mycetes	-phyceae	- a (souvent ida)
Ordre	-ales	-ales	-- a (souvent ida)
Famille	-aceae	-aceae	-idae
Genre			
Espèce			

Classiquement, une espèce est définie comme un ensemble d'individus inter-fertiles, c'est à dire capable de se croiser et de donner naissance à des individus eux-mêmes fertiles. Si cette définition s'applique relativement bien aux animaux et aux plantes, ce n'est pas le cas pour les microbes eucaryotes. En effet, dans de nombreux cas d'eucaryotes «inférieurs», la sexualité n'est pas connue, voire inexistante, rendant la détermination d'appartenance à une même espèce difficile.

Dans ce cas, des analyses moléculaires peuvent mettre en évidence des associations génétiques ou haplotypes (groupe d'allèles formés de plusieurs loci et transmissibles ensemble). L'analyse de ces haplotypes et la manière dont ils recombinent ou non dans les populations permettent de définir les différentes espèces comme des isolats ne recombinant pas au niveau génétique. L'échange réciproque d'informations génétiques entre individus d'une même espèce peut se passer sous des formes non sexuelles chez de nombreux champignons *Eumycota* ou chez des protozoaires tels que les *Dictyostelida*.

Néanmoins, même si les complexes d'espèces et les hybrides rendent plus flous la notion d'espèce, le critère d'isolement de recombinaison génétique prend de plus en plus prédominance pour la définition de l'espèce chez les microorganismes eucaryotes, en particulier si la sexualité vraie, c'est-à-dire la succession des méioses et fécondations, n'est pas observée.

D'un point de vue pratique, si les critères d'isolement reproductifs manquent pour définir facilement une espèce, l'analyse de la structure génétique des populations de microorganismes demandant beaucoup de travail et d'argent, on définit alors les **morpho-espèces** comme les individus ayant une même forme. Souvent ces morpho-espèces regroupent plusieurs espèces au sens groupe de recombinaison.

Par exemple, l'amibe *Entamoeba histolytica* a longtemps mystifié (trompé) les biologistes, car certaines souches semblaient pathogènes pour l'homme et d'autres non. Cette espèce était en fait un complexe de deux espèces : *Entamoeba histolytica* et *Entamoeba dispar*. Elles sont morphologiquement identiques mais la première est pathogène et l'autre non. De nombreux polymorphismes entre les deux espèces détectés par la séquence des génomes confirment que se sont bien deux espèces distinctes.

2.2.2. Méthodes pour estimer la diversité des protistes eucaryotes

Une estimation de la biodiversité doit commencer par une analyse locale des différents biotopes. Dans le cas de la vie microbienne, ces biotopes vont être très nombreux. En effet, la petite taille et la spécificité métabolique des microorganismes ne leur permet, parfois que d'occuper des niches très restreintes et surprenantes. Le contenu microbien du tube digestif des termites varie en fonction des espèces et de la région du tube, le dessus et le dessous des feuilles hébergent des biotopes différents de même que chez l'homme les différentes parties de notre corps sont colonisées par des microorganismes procaryotes et eucaryotes spécifiques, les joints des lave-vaisselles ou des baignoires sont colonisés par une flore fongique définie, etc. L'analyse des différents biotopes est donc loin d'être terminée et souvent l'étude de nouvelles niches écologiques permet de mettre en évidence en grand nombre de nouvelles espèces. Par exemple, en explorant la diversité des levures présentes dans l'intestin de hannetons, environ 200 nouvelles espèces ont été décrites en 2005. Ceci représentait un accroissement d'environ 30% des espèces connues de levure! L'analyse du taux de

découverte des nouvelles espèces suggérait qu'environ autant de nouvelles levures restaient à découvrir dans le même biotope...

Plusieurs méthodes existent afin de déterminer une diversité locale. L'approche la plus directe et la plus ancienne consiste à regarder la morphologie et le comportement de spécimens (récoltés, le plus souvent sous le microscope). Cette méthode fournit une liste d'espèces sur des critères morphologiques. Elle réclame de nombreuses observations et des compétences vastes, surtout si l'on s'intéresse à la diversité de tous les groupes biologiques ! Elle demande aussi de bien connaître le cycle complet des organismes, car ceux-ci peuvent apparaître sous des formes très diverses en fonction des conditions.

De même, les biotopes subissent des évolutions qui conduisent à des successions définies, car des espèces occupent successivement un biotope et le transforment pour le rendre utilisable pour les espèces suivantes. Le terme rendre utilisable ne veut pas forcément dire que les espèces suivantes trouvent un milieu "amélioré", mais au contraire souvent un milieu plus pauvre sur lequel elles sont plus compétitives. Cette succession peut être vraie, c'est-à-dire que des espèces sont présentes à tour de rôle dans le biotope, ou apparente, c'est-à-dire que les espèces sont toujours présentes mais ne sont détectables qu'à certains moments. Par exemple, de nombreux champignons semblent se développer successivement dans les excréments d'herbivores, les champignons coprophiles. Cette succession qui récapitule l'évolution est reproductible et prend quelques semaines. Les champignons sont pourtant tous inoculés dans ce biotope sous forme de spores au moment où l'herbivore mange les plantes. De fait, leurs spores germent souvent spécifiquement au cours du passage dans le tube digestif. Dans certains cas, ces successions s'étalent sur plusieurs années voire dizaines ou centaines d'années. Par exemple, dans une forêt suisse, un espace de 1500 m² a été analysé toutes les semaines pendant 21 ans. 71 222 carpophores appartenant à 408 espèces ont été comptabilisés. Seulement huit espèces ont été trouvées tous les ans et chaque année de nouvelles espèces sont trouvées. 19 espèces ont fructifié pour la première fois la dernière année de récolte !

Une deuxième méthode consiste dans la mise en culture, soit sur boîtes de Pétri contenant du milieu approprié soit en cultures liquides, en utilisant différents types de milieux. Cette technique se heurte bien évidemment au fait que de nombreuses espèces ne sont pas cultivables. Les conditions peuvent être non-adéquates, car de nombreuses espèces demandent des aliments particuliers. D'autres ont des états de dormance qui nécessitent des conditions spéciales pour en sortir. Elles peuvent être fragiles et mourir au moment de la récolte ou bien vie en consortium, etc. On estime que seulement quelques pourcents des cellules présentes dans un échantillon donnent naissance à une culture.

Un autre problème est que les espèces récoltées sont de fait celles qui poussent bien en culture, alors qu'elles ne sont pas forcément majoritaires dans la nature. Deux couples de primers ont été utilisés pour amplifier spécifiquement de l'ADN issu du gène d'ARNr 18S à partir d'ADN extrait directement de la rhizosphère ; les deux couples sont nécessaires pour obtenir l'éventail le plus large de champignons en excluant les autres eucaryotes.

La méthode de mise en culture permet d'étudier plus à fond la biologie des espèces. Une bonne culture en apprend encore actuellement plus sur la biologie d'un organisme qu'une séquence d'ADN. Elle est donc toujours largement utilisée. Elle est souvent couplée avec l'obtention de

séquences qui vont permettre d'analyser la position phylogénétique des espèces récoltées. Si l'échantillon présente un fort intérêt, une séquence complète du génome peut être réalisée, car les nouvelles technologies de séquençage ont maintenant un coût relativement réduit. Sinon, seule une région diagnostique est déterminée. C'est aussi ce qui est fait si de nombreux échantillons doivent être analysés. La région séquencée, appelé « code barre », dépend des espèces. Dans le cas des champignons *Eumycota*, le code barre le plus utilisé est la séquence intergénique située entre les ARN 28S et 18S, appelée ITS pour « intergenic transcribed spacer ». Chez les algues et les protozoaires, les codes barre recommandés sont les parties D2 et D3 du gène de la grande sous-unité du ribosome et le gène mitochondrial *cox1* codant une sous-unité de l'oxydase du cytochrome.

L'avancée des méthodes de séquençage à haut débit permet non seulement d'obtenir à bas coût les séquences des génomes de nombreux organismes, mais aussi d'inventorier de manière complète les ADN, et donc les espèces présents dans un biotope donné. Il suffit d'extraire directement de l'ADN à partir de prélèvements de milieux : terre, vase, contenus d'intestins, etc. Cet ADN est ensuite utilisé au cours d'expérience d'amplification par PCR avec des amorces dérivées de gènes codant des ARNs ou des protéines conservées au cours de l'évolution. Les plus fréquemment utilisés dans le cas des microbes eucaryotes sont les gènes codant les ARNr 18S et 28S. Ces ARNr comportent différentes régions qui évoluent plus ou moins vite. En utilisant des amorces ad hoc, il est donc possible d'amplifier différentes régions, spécifiques de groupes biologiques plus ou moins importants. Les produits d'amplification sont clonés et les différents clones obtenus sont séquencés à haut débit.

La comparaison des séquences avec les banques de données permet d'identifier les espèces présentes, et le nombre de clones obtenus ayant une même séquence est une estimation de l'effectif des différentes populations (figure 70). Cette technique, appelée **métagénomique**, est utilisée depuis longtemps. Mais, elle n'a montré toute sa puissance que récemment avec la baisse des coûts de séquençage. Maintenant, des millions de séquences peuvent être générées, permettant d'échantillonner aussi des espèces minoritaires. Les résultats montrent que le plus souvent les séquences ainsi obtenues ne sont pas dans les banques de données et proviennent d'espèces encore inconnues ou déjà cultivées mais non étudiées, confirmant qu'une grande partie de la biodiversité des microbes eucaryotes est encore inconnue. Ils confirment aussi que les espèces majoritaires ne sont pas forcément celles qui peuvent être mise en culture ou qui sont facilement observées.

2.2.3. Cosmopolitisme et endémisme

Pour estimer la diversité globale des eucaryotes, il faut faire des estimations à partir des données obtenues pour chaque biotope et du nombre de biotopes potentiels. Certaines études extrapolent ensuite ces données pour définir la biodiversité globale. Par exemple, dans une région donnée, le nombre d'espèces d'*Eumycota* est toujours supérieure au nombre des *Embryophyta*. On pourrait donc en conclure qu'il existe plus de champignons que de plantes. Mais, un point important est l'**endémisme** (présence uniquement dans une région géographique précise) versus le **cosmopolitisme** (présence dans une vaste région géographique) des espèces. En effet, il est possible que les champignons soient plus cosmopolites que les plantes et que donc le nombre d'espèce fongique soit surestimé.

En résumé : il semble que comme les animaux et les plantes, les protistes, champignons inclus, ont souvent des structurations en complexes d'espèces avec des lignées plus ou moins isolées au niveau génétique ; chacune des lignées montrant des adaptations plus ou moins poussées à des biotopes particuliers. Il est cependant probable que les aires de répartitions des différentes lignées soient plus larges que dans le cas des animaux et des plantes. Ceci n'est pas surprenant, en effet les formes de résistances telles que les spores ou les kystes peuvent être transportées par le vent ou les courants marins sur de grandes distances et les exemples où l'on retrouve les mêmes espèces autour du monde sont fréquents. A l'opposé, certains protistes ont clairement des aires de répartition très restreintes. En conséquence, certains chercheurs pensent que le cosmopolitisme est un cas général et que l'on connaît déjà la presque totalité des micro-organismes. Pour d'autres, l'endémisme est largement sous-estimé. Il est probable que la vérité se trouve entre les deux positions et qu'en fonction des groupes de protistes l'endémisme ou bien le cosmopolitisme sont prépondérants.

2.3. Méthodes pour classer les êtres vivants

Pour comprendre le monde eucaryote la meilleure classification est celle qui reflète au mieux les relations de parenté évolutive entre les organismes : la classification phylogénétique. Le but est de définir des groupes monophylétiques, rassemblant donc les individus issus d'un ancêtre commun, et de définir leurs relations de parenté. Notez que ce n'est pas forcément celle qui permet d'identifier le plus rapidement les organismes, en particulier s'il n'est pas possible d'obtenir des portions de séquences de leur génome. Usuellement, la recherche de caractères partagés, les synapomorphies, est la méthode de choix pour regrouper des espèces au sein d'un groupe monophylétique. Malheureusement, dans le cas des protistes, deux mécanismes évolutifs ont longtemps perturbé la détermination des synapomorphies, masquant ainsi les vraies relations de parenté : la convergence (jonction) et la régression. A l'inverse, les différenciations cellulaires ont pu résulter parfois dans le classement dans deux groupes différents pour une même espèce.

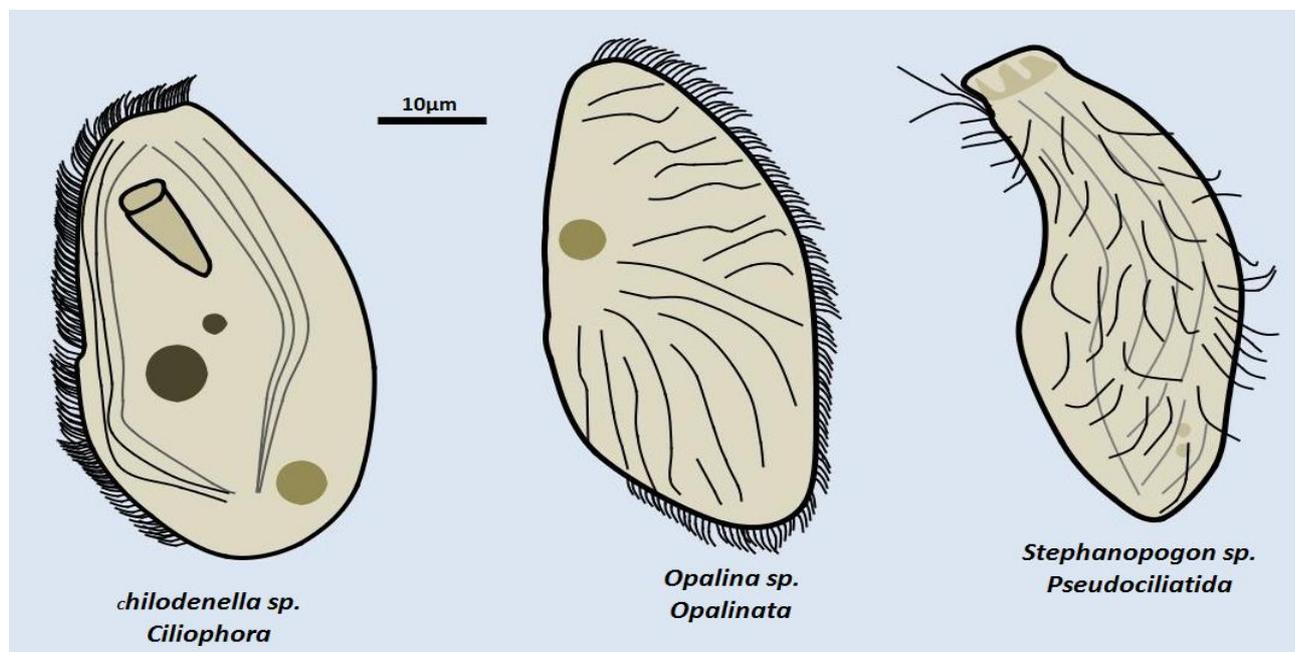


Figure 5: Trois unicellulaires ciliés ayant des origines phylogénétiques indépendantes. Ces 3 ciliés ont des tailles et des morphologies similaires acquises par évolution convergente. Les horloges moléculaires indiquent que leurs ancêtres ont divergé il y a plus d'un milliard d'années.

2.3.1. Evolutions convergentes et régressives, différenciations

Nous avons vu que la classification des microorganismes eucaryotes a longtemps reposé sur l'analyse des cycles de vie incluant les caractères morphologiques visibles à l'œil nu, au microscope optique ou au microscope électronique et les modes trophiques.



Figure 6 : Carpophores de Russules (*Russulales*) à gauche et d'amanites (*Agaricales*) à droite. La forme de ces fructifications a été acquise par évolution convergente.

Malheureusement, les espèces ont adopté de manière répétitive des formes et des modes de vie similaires. Ces évolutions dites convergentes résultent du fait que lorsque les organismes sont soumis à des pressions de sélections identiques, l'évolution sélectionne souvent le même type de réponse : la plus adaptée ! Il en résulte des ressemblances morphologiques et/ou biologiques qui sont souvent créées par des moyens différents. Par exemple, l'acquisition de cils plutôt que des flagelles semble être un mode de déplacement plus performant que celui effectué avec un ou deux flagelles. Ce type de locomotion a été coopté par au moins trois groupes de protozoaires, les *Ciliophora*, les *Opalinata* et les *Pseudociliatida* (figure 5).

Ces évolutions convergentes sont très nombreuses et se retrouvent à tous les niveaux de la phylogénie. Les ancêtres des ciliés de la figure 5 ont probablement divergé il y a plus d'un milliard d'années. Les carpophores de russules et d'amanites (figure 6) qui sont morphologiquement très proches ont aussi évolué par convergence mais beaucoup plus récemment. Leurs ancêtres différenciaient des carpophores en forme de croûtes. L'acquisition d'un pied favorise la dispersion dans l'air en permettant aux spores de partir d'un lieu élevé. Celle d'un chapeau permet de protéger les spores de la pluie.

L'évolution régressive, c'est-à-dire la simplification des organismes, qui accompagne le parasitisme vient aussi souvent masquer les relations de parentés entre organismes. L'exemple le plus démonstratif est probablement celui des *Myxozoa*. Ces organismes sont des parasites alternant entre un vertébré et un invertébré aquatique. Si certaines espèces ont conservé une structure multicellulaire vermiforme ou pseudo-plasmodiale, la plupart ont comme forme trophique un plasmode, voire des cellules amoéboides. Leur dispersion se fait *via* des spores possédant un faible nombre de cellules et de morphologies différentes en fonction de l'hôte qu'elles quittent (figure...). La position de ces organismes a été longtemps mystérieuse. Les analyses de séquence ont montré que ce sont des animaux apparentés aux cnidaires, une position proposée antérieurement sur la base de la présence dans les spores de nématocystes et de capsules polaires, qui sont des cellules ressemblant aux cnidocystes des cnidaires.

A l'inverse des évolutions convergentes et régressives qui ont unifié des organismes disparates au sein de groupes polyphylétiques, les différenciations ont mis dans des groupes différents une même espèce. Ceci est particulièrement frappant chez les champignons où les classifications sur les formes de dispersion asexuelle dites anamorphes et sexuelles dites téléomorphes ont conduit à des classifications indépendantes. Les données moléculaires permettent maintenant de superposer les deux classifications. De même, les champignons peuvent venir sous forme unicellulaire « levure » ou mycélienne « moisissure ». La forme adoptée dépend soit des conditions environnementales, soit du stade de développement. Par exemple, *Mucor rouxii* croît exclusivement sous forme mycélienne quand l'atmosphère ne contient que du N₂. Le CO₂ favorise le développement sous forme levure, alors que l'O₂ l'inhibe.

2.3.2. Phylogénies moléculaires : succès et déboires

2.3.2.1. La phylogénie

Il s'agit de l'étude des relations de parenté entre les organismes qui, tout comme nos arbres généalogiques, sont représentées au sein d'un arbre. Elle est rendue possible grâce aux travaux issus de la taxonomie. L'arbre du vivant est ainsi communément appelé « arbre phylogénétique du vivant ». Il repose sur une définition encore discutée du vivant et sur des critères essentiellement génétiques. L'arbre est ainsi composé de deux domaines : procaryote (regroupant les bactéries et les archées) et eucaryote.

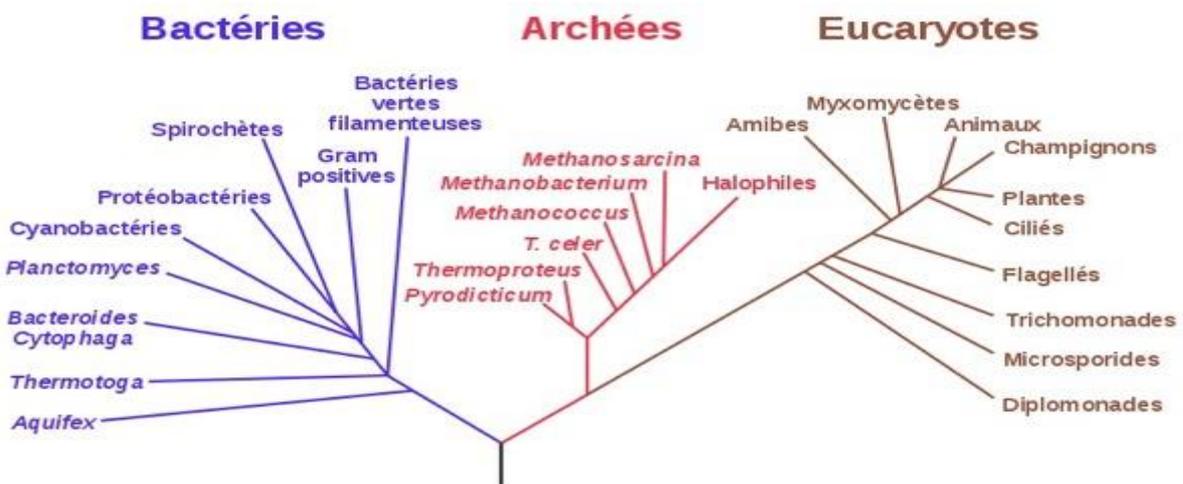


Figure 7: Arbre phylogénétique du vivant

L'arrivée des études de séquences de gènes et de protéines a profondément modifié la phylogénie. En effet, la comparaison des séquences des ARNr et de diverses protéines conservées chez les eucaryotes, permet en théorie de retracer l'histoire évolutive des eucaryotes selon le précepte que plus les séquences sont proches plus les organismes sont proches et réciproquement. Cette méthode a eu beaucoup de succès et a effectivement permis d'obtenir une classification naturelle phylogénétique bien meilleure que les précédentes. Pour ce faire, il existe plusieurs méthodes de calcul de distance, parcimonie, regroupement des voisins, maximum de vraisemblance, etc... Cependant, lorsqu'on lit la littérature très abondante sur le sujet, on est frappé par les contradictions que l'on trouve en fonction des différentes analyses. C'est particulièrement vrai dans le cas des

relations entre les grandes lignées de protistes, mais aussi des grandes lignées d'animaux et de plantes ! D'où peuvent provenir les discordances ? Plusieurs raisons peuvent être évoquées.

- l'utilisation de séquences trop courtes conduisant à des alignements où le hasard a une place très importante. Dans ce cas, en fonction des méthodes de calcul de distances choisies, les résultats peuvent être très différents, surtout si les séquences sont très divergentes. Actuellement, ce problème est souvent résolu par l'utilisation des séquences de plusieurs gènes, voire de génomes complets.

- le nombre et l'éventail des espèces utilisées sont trop faibles pour la reconstruction que l'on tente de faire. Dans ce cas, les séquences sont très divergentes et le signal phylogénétique trop faible. Il faut alors augmenter le nombre des espèces, ce qui demande des calculs longs. L'augmentation de la puissance de calcul des ordinateurs permet souvent de résoudre le problème bien que les algorithmes de comparaison accroissent le temps de calcul exponentiellement avec le nombre de séquences comparées.

- l'utilisation de gènes qui évoluent trop vite ou trop lentement. Par exemple, si un gène évolue très vite, les nombreux changements qui se sont produits à la même position, dont certains pouvant annuler les précédents, conduisent à une sous-estimation de la distance entre les espèces étudiées. Cela est souvent le cas des ARNr sur lesquels se basent une fraction importante des arbres phylogénétiques. Une autre possibilité est pour un même gène une vitesse d'accumulation de changements différent d'un organisme à un autre. Cela conduit dans les arbres à des branches de longueurs différentes. Dans ce cas, il a été montré que les espèces qui évoluent le plus vite et qui ont les plus longues branches se regroupent à la base de l'arbre. On appelle ce phénomène « l'attraction des longues branches ». Il est fort probable que le regroupement des eucaryotes sans mitochondrie qui était observé à la base de l'arbre dans les premières phylogénies, provenait de ce phénomène. Actuellement, des méthodes corrigeant la possibilité de changements multiples et des « bons gènes » évoluant à la bonne vitesse sont utilisés pour pallier le problème. Ces gènes sont différents d'un groupe phylogénétique à un autre.

Initiées avec l'utilisation des ARN ribosomiques, puis de protéines, les phylogénies moléculaires continuent de résoudre la position phylogénétique de nombreux protistes eucaryotes, en particulier lorsqu'elles utilisent des séquences concaténées (chaînées) de plusieurs gènes. Il semble que 20 gènes judicieusement choisis suffisent le plus souvent à l'obtention d'une phylogénie correcte, mais avec le progrès des méthodes de séquençage il devient souvent plus rapide d'obtenir la séquence complète des génomes. Néanmoins, tous les problèmes ne sont pas résolus par ces méthodes. Ce qui est le cas pour les eucaryotes, le signal phylogénétique est souvent trop faible et les relations entre les différentes lignées sont alors impossibles à établir sur la seule base des séquences. Il est possible alors de rechercher des **signatures moléculaires**, aussi prendre en compte de nombreux caractères morphologiques présents et fossiles, biologiques et physiologiques. En particulier, la structure de l'appareil flagellaire semble être un bon marqueur phylogénétique.

Bien que des progrès soient réalisés continuellement, les échecs principaux des méthodes moléculaires, résident dans la difficulté à résoudre les relations de parentés entre les grandes lignées, que ce soit les eucaryotes eux-mêmes avec les *Eubacteria* et les *Archea*, entre les trois grandes lignées d'eucaryotes (*Amorphea*, *Excavata* et *Diphoretickes*) et éventuellement de toutes les radiations évolutives importantes, dont celles des *Metazoa*, *Streptophyta*, *Eumycota* et *Heterokonta*.

Chapitre III : Inventaire illustré de la diversité des eucaryotes

3.1. Une vue d'ensemble de la diversité des eucaryotes (Inventaire)

Bien que l'inventaire des eucaryotes ne soit pas terminé, les données déjà disponibles et confirmées par les phylogénies moléculaires permettent d'avoir une vue d'ensemble de leur évolution. Néanmoins, celle-ci changera probablement dans ses détails au fur et à mesure que des nouveaux groupes seront décrits. En effet, si les découvertes de nouvelles espèces d'animaux et de plantes sont toujours fréquentes, celles de groupes plus larges (genres, familles, ordres ou classes) sont maintenant exceptionnelles. Au contraire, les descriptions de tels rangs taxonomiques, voire de nouveaux embranchements, dans le cas des protistes ne sont pas rares. Par exemple, en 2011 ont été décrit les *Rozellida*, aussi connu sous le nom de *Cryptomycota*. Ces organismes apparentés aux champignons étaient auparavant connus par le seul genre *Rozella* et classé parmi les *Eumycota*. Les analyses métagénomiques ont montré que ces organismes sont omniprésents dans les écosystèmes aquatiques et très divers génétiquement. Les *Rozellida* forment maintenant un nouvel embranchement.

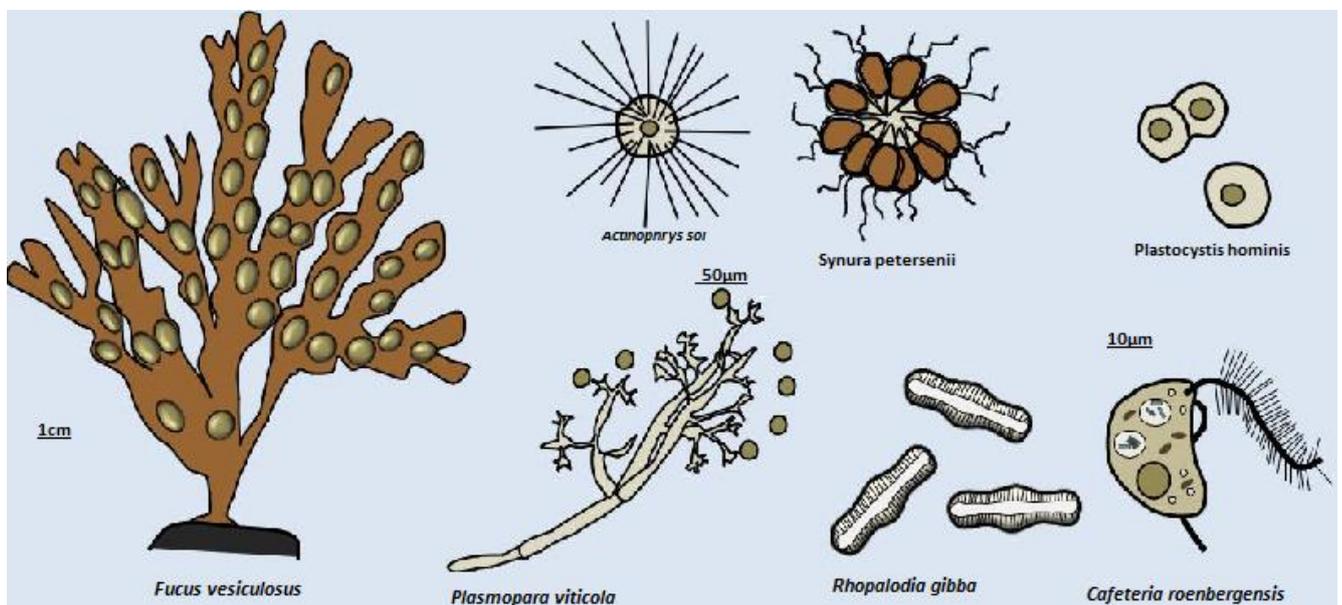


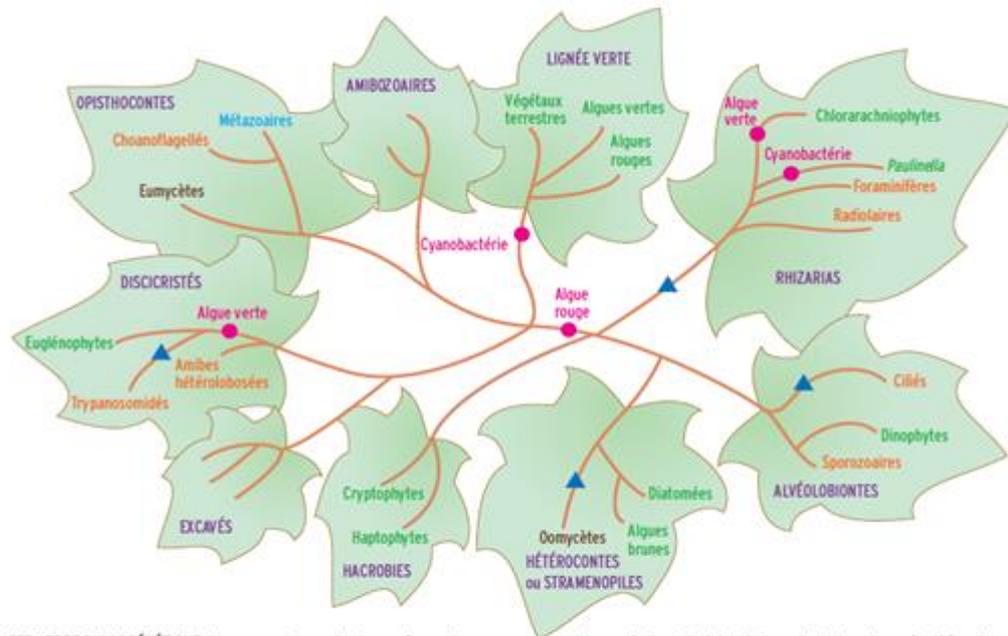
Figure 8: Exemples d'Heterokonta. Bien qu'hétérogènes en tailles, formes et styles de vies, ces organismes sont apparentés et ont comme caractère partagé la différenciation des flagelles dissymétriques. Notez que chez certaines espèces cette synapomorphie a été perdue ! En effet, certaines espèces n'ont plus qu'un seul flagelle et d'autres, comme le parasite *Blastocystis*, l'ont complètement perdu.

De même, le nombre d'espèce au sein de chaque groupe prête souvent à discussion. Par exemple, les *Ciliophora* forment un groupe d'unicellulaires qui a des caractéristiques uniques chez les eucaryotes, notamment la présence d'un noyau somatique et d'un noyau germinale. Les phylogénies moléculaires ont confirmé la monophylie du groupe. Toutefois, les chiffres trouvés dans la littérature scientifique pour le nombre des espèces fluctuent entre 4 000 et 40 000 ! Une première estimation a combiné une approche bibliographique des espèces décrites avec un échantillonnage direct. Cette première méthode estime à 3750 le nombre total de morpho-espèces. 800 se trouvent dans les sédiments marins et 1370 dans les sédiments d'eau douce. Des observations directes d'échantillons de sédiments estiment à 600 le nombre des espèces marines et à 730 celui des espèces d'eau douce. Les deux estimations convergent donc pour établir un nombre limité de morpho-espèces de *Ciliophora*. L'analyse de la répartition de ces espèces montre qu'elles sont le plus souvent cosmopolites. En résumé, les *Ciliophora* montreraient une diversité morphologique relativement

faible avec une répartition cosmopolite et la plupart des espèces seraient déjà décrites. A l'opposé, une analyse statistique suggère que seule la moitié des morpho-espèces ont été décrites car tous les habitats n'ont pas été analysés en détail. Le nombre réel des espèces seraient alors proche de 40 000 car les données de diversité génétique suggèrent qu'à chaque morpho-espèce correspond une dizaine d'espèces. Dans cette deuxième estimation, 90 % des espèces resteraient à décrire. Ce type de débat n'est pas unique. En effet, des chiffres encore plus divergents sont avancés pour les *Eumycota*. Environ 80 000 espèces sont décrites actuellement. On estime généralement à plus d'un million le nombre des espèces restant à décrire. Ce chiffre provient d'estimations en fonction du nombre des biotopes qu'il reste à analyser et du fait que les *Eumycota* semblent moins cosmopolites que souvent supposé. En effet, on connaît de nombreuses espèces ayant un habitat restreint car vivant par exemple en association exclusive avec des plantes ou des insectes. Souvent leur spectre d'hôte est restreint à un genre voire une espèce ou une variété. Dans les régions où la flore et la mycoflore sont bien connues comme en Europe de l'ouest, on dénombre six fois plus d'espèces de champignons que de plantes. Cela permet d'estimer à 1,5 million le nombre d'espèces de champignon car il existe environ 250 000 espèces de plantes dans le monde. Ce chiffre ne tient pas compte des parasites/mutualistes d'insectes. Certains mycologues soutiennent qu'il pourrait exister au moins autant, sinon plus, d'espèces de champignons que d'insectes. Comme on dénombre actuellement plusieurs millions d'espèces d'insectes, ils avancent le nombre de 10 000 000 d'espèces de champignon *Eumycota* ! Si cette estimation est la bonne, au rythme actuel, il faudra 10 000 ans pour décrire tous ces champignons... Malgré nos connaissances partielles de la biodiversité des protistes et les difficultés à estimer le nombre de leurs espèces, les données contemporaines montrent clairement qu'en fonction des groupes eucaryotes, la diversité des espèces semble très variable. Certains groupes ne sont connus que par quelques espèces alors que d'autres comprennent plusieurs milliers d'espèces, voire plus. Dans l'ensemble, ce qu'il faut retenir de la biodiversité des eucaryotes, telle qu'elle est connue aujourd'hui :

- L'existence de quatre lignées qui ont eu un grand succès évolutif car comprenant de très nombreuses espèces, plusieurs centaines de milliers pour le moins, et qui ont envahi tous les biotopes ou presque : les animaux ou *Metazoa*, les plantes vertes ou *Embryophyta*, les *Eumycota* et les *Heterokonta* et plus spécifiquement les « algues » *Ochrophyta*. Ces organismes ont souvent exploité tous les types de styles de vie possible : vie libre, parasitaire, mutualiste, vie aquatique ou aérienne, etc.
- l'existence d'un nombre restreint, actuellement de l'ordre d'une dizaine, de groupes ayant eu un succès intermédiaire. Le nombre d'espèce se compte en milliers, quelques dizaines au plus, avec un habitat souvent plus restreint mais dont la biologie est très variée. Les *Ciliophora* ou les *Haptophyta* en sont des exemples.
- l'existence d'un fourmillement d'autres lignées comportant peu d'espèces et possédant souvent des biologies spécifiques. Par exemple, les *Fornicata* ou les *Percolozoa*, aussi appelés *Heterolobosea*, ne sont connus que par quelques dizaines d'espèces. Pourtant, ces organismes ont une biologie qui est très différente de la majorité des autres eucaryotes. Si quelques-unes de ces lignées sont clairement indépendantes des grandes lignées d'eucaryotes, la plupart sont en fait des organismes apparentés à des groupes ayant eu un fort succès évolutif.

En plus de ces groupes bien définis, il existe encore des organismes connus uniquement par des séquences d'ADN issues des études métagénomiques. Réciproquement, de nombreuses espèces, en particulier de flagellés et de champignons ont été décrites morphologiquement mais aucune séquence n'est disponible. Souvent ces espèces sont rares et ne sont pas disponibles dans les collections. Si la plupart des champignons rejoindront un des embranchements d'*Eumycota* déjà décrits, les flagellés pourraient définir de nouvelles lignées indépendantes de celles déjà décrites.



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'organite 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.

Chap. V. Le fonctionnement d'une cellule eucaryote

Tous les êtres vivants sont constitués d'une substance : le **protoplasme**. De composition complexe, cette substance est en fait divisée en éléments microscopiques : les **cellules**.

Ces cellules peuvent être isolées ou se regroupées afin de constituer des êtres unicellulaires ou pluricellulaires. Elles sont organisées dans un seul but : assurer le fonctionnement général de l'organisme et en particulier assurer l'équilibre entre toutes les fonctions.

Dans ce but, les cellules se regroupent pour former les tissus, qui s'assemblent pour former des organes, l'ensemble constituant des systèmes qui chacun assure une fonction particulière.

5.1. La cellule

La cellule est le plus petit composant de l'être vivant. Elle est l'unité structurale et fonctionnelle élémentaire. Elle prend de multiples formes et tailles, fruits de la différenciation cellulaire. Elle mesure environ 1 micron. Individuellement, elle est capable de respirer, de se nourrir, de dépenser de l'énergie, de se développer, de grandir et de se reproduire. Pour fonctionner, chaque cellule doit disposer :

- **d'oxygène** : c'est l'élément indispensable. Il se réunit aux nutriments pour créer de l'énergie;
- **de nutriments** : ils proviennent de la digestion alimentaire. Les glucides sont indispensables au bon fonctionnement cellulaire ;
- **d'eau** : elle est la substance de base des sécrétions et excréments (entrées et sorties) ;
- **de chaleur** : la température corporelle doit rester stable pour un fonctionnement général optimal.

Plusieurs cellules peuvent se regrouper pour se spécialiser dans une fonction bien définie. Ces combinaisons possibles constituent des tissus, des organes puis des fonctions qui assurent le fonctionnement de l'ensemble de l'organisme. La cellule est capable de produire des mouvements (réponse mécanique), de la chaleur (réponse thermique), de transmettre un influx (réponse électrique) ainsi que de sécréter des substances à usage interne et/ou externe.

Elle est un véritable outil de communication avec son milieu (interne et externe) qui a pour but de maintenir l'homéostasie (capacité d'un système à maintenir son équilibre intérieur) cellulaire. L'ensemble sera constitutif de l'homéostasie de l'ensemble de l'organisme.

5.1.1. Structure interne d'une cellule

Deux grands types de cellules existent : les cellules eucaryotes et procaryotes. Toutes ont un corps cellulaire : le cytoplasme qui est entouré par la membrane cellulaire (ou plasmique).

5.1.2. Les composants chimiques de la cellule

Plusieurs corps élémentaires composent la matière vivante :

- pour l'essentiel : carbone, oxygène, hydrogène et azote ;
- accessoirement : sodium, potassium, calcium, chlore, soufre, phosphore.

Ces corps élémentaires se regroupent pour former les molécules, dites « organiques » (dans le règne vivant, animal et végétal) et dites « minérales » (dans le règne animal). Ils sont nombreux au sein de la cellule :

- l'élément principal est l'eau ;
- des substances organiques : glucides, protides, lipides ;
- des composés minéraux : sodium, potassium, magnésium, etc.

5.1.3. Le noyau

Le noyau est l'élément essentiel intracellulaire, en particulier parce qu'il contient la plupart du matériel génétique. Sa forme et sa taille sont variables, le plus souvent corrélées à celles de la cellule.

Il est composé de plusieurs éléments qui participent à l'ensemble des fonctions de la cellule.

L'ensemble des éléments est contenu au sein de la membrane nucléaire.

Une cellule peut posséder plusieurs noyaux (les polynucléaires) ou aucun (les globules rouges).

Le noyau constitue le centre de l'activité de la cellule. Il est capable d'organiser la synthèse des protéines et la division cellulaire.

Il est composé de quatre éléments principaux : la membrane nucléaire (lieu d'échanges nucléocytoplasmiques), le nucléoplasme, les nucléoles et la chromatine, qui contient le matériel génétique de l'organisme, soit 46 chromosomes composés d'ADN (acide désoxyribonucléique-ADN).

C'est la chromatine qui s'individualisera en chromosomes au moment de la division cellulaire.

5.1.3.1. Le cytoplasme (ou protoplasme)

C'est une sorte de gel (le cytosol) composé de plusieurs organites, situés à l'intérieur de la cellule mais en dehors du noyau. Il représente environ la moitié du volume total de la cellule.

Il est soutenu par un réseau de fibres intracellulaires (le cytosquelette) qui permettent le maintien de la structure de la cellule et de l'ensemble de ses composants.

Sept organites composent le cytoplasme : ils assurent son fonctionnement et afin d'assurer la vie cellulaire, chacun ayant une forme et une fonction métabolique bien définie :

A/ les mitochondries : ce sont de fines granulations colorables pour être visibles au microscope électronique. Elles utilisent les nutriments de la cellule pour lui fournir l'énergie nécessaire pour assurer la respiration cellulaire. Elles sont plus nombreuses dans les organes nécessitant beaucoup d'énergie (foie et muscles par exemple). Elles produisent l'énergie sous forme d'adénosine triphosphate (ATP) ;

B/ l'appareil de Golgi : il n'y en a qu'un par cellule, situé près du noyau. Il joue un rôle dans l'activité sécrétoire de la cellule : pour cela, il récupère les protéines synthétisées par les ribosomes et les transporte vers la membrane cellulaire qui assurera leur passage vers le milieu extracellulaire ;

C/ le réticulum endoplasmique : il en existe deux types : lisse et granuleux. Son rôle consiste à synthétiser les protéines et les lipides et à transporter les substances à l'intérieur de la cellule ;

D/ les lysosomes : sorte de vésicules, les lysosomes contiennent des enzymes chargés d'assurer l'élimination des éléments internes du cytoplasme qui ne sont plus fonctionnels ainsi que la dégradation des substances qui ont envahi ou ont été digérés par la cellule (comme les bactéries) ;

E/ les ribosomes : ils assurent la synthèse des protéines cellulaires à partir des acides aminés et de l'acide ribonucléique (ARN) ;

F/ les centrioles : leur fonction est de diriger la division cellulaire ;

G/ les vacuoles : sortes de réservoir pour des substances de réserve dont pourrait avoir besoin la cellule (la graisse, par exemple), elles servent aussi à stocker les déchets produits.

5.1.3.2. La membrane cellulaire (ou plasmique)

Elle entoure la cellule et la sépare du milieu extérieur. Elle assure à la fois sa protection et ses relations de communication et d'échange. Elle sert de barrière entre le milieu intra et extra-cellulaire, mais sa porosité permet le passage de substances, via des canaux et des récepteurs.

Elle est constituée de deux couches de lipides (des phospholipides, des glycolipides et du cholestérol) dans lesquelles sont incrustées des molécules protéiques et glucidiques.

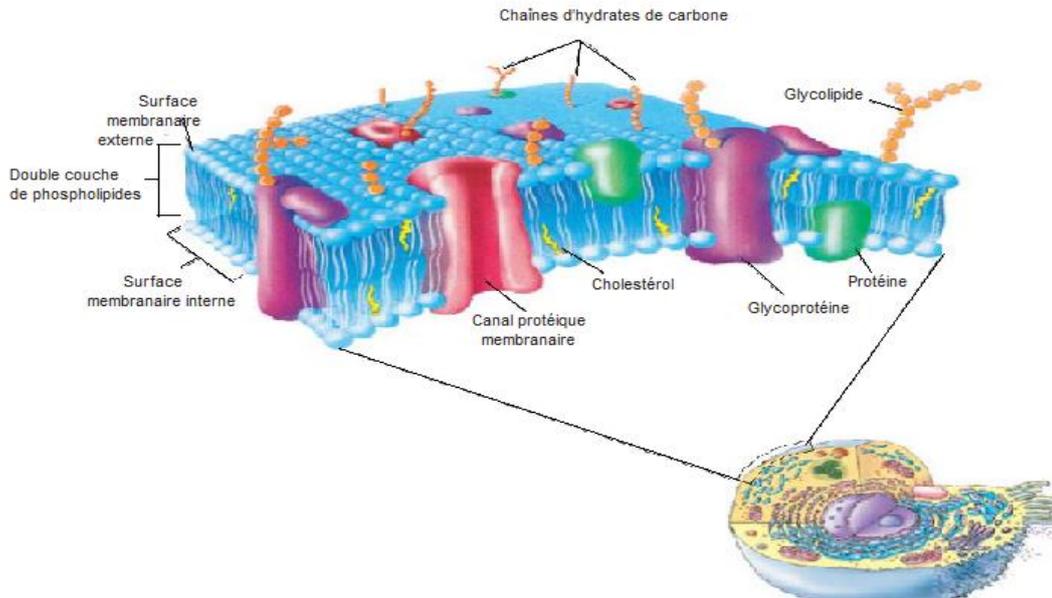


Figure... : La membrane

Les phospholipides ont deux pôles : une tête (hydrophile) et une queue (hydrophobe).

Les protéines (qui traversent les deux couches) constituent des canaux permettant la diffusion membranaire. Ces particularités anatomiques permettent d'envisager les échanges transmembranaires par une perméabilité sélective. Le transport des substances au travers de la membrane peut se réaliser de manière passive (par diffusion simple) ou active (par utilisation d'énergie et d'un support protéique).

5.2. Fonctions de la cellule

Les trois fonctions principales de la cellule, lui sont utiles afin de grandir, se multiplier et mourir. Elle est par ailleurs douée de sensibilité et de mobilité si sa fonction l'exige.

5.2.1. La respiration

La respiration cellulaire se fait au niveau des mitochondries : elles sont chargées d'apporter l'oxygène et de rejeter le gaz carbonique et l'hydrogène.

Après transformation du glucose, l'énergie produite est directement utilisable : c'est le cycle de Krebs.

Les cellules aérobies doivent capter l'oxygène dans le milieu extérieur, les anaérobies produisent elles-mêmes leur oxygène.

5.2.2. La nutrition

Il est essentiel pour la cellule de trouver les nutriments nécessaires à son fonctionnement. Elle trouve les matières nécessaires grâce à la porosité de la membrane cellulaire. Pour cela, elle consomme des aliments organiques et/ou minéraux dans un but énergétique et plastique (pour assurer sa croissance). Elle utilise deux moyens : ■ la phagocytose ; ■ la pinocytose.

5.2.3. La croissance, la reproduction

Une cellule est capable de se reproduire grâce à la division cellulaire (sauf les cellules nerveuses). Le but est bien de se régénérer et de transmettre son patrimoine génétique.

La division concerne tous les éléments de la cellule : le procédé est « relativement » simple concernant la membrane et le cytoplasme, mais il se révèle plus complexe concernant le noyau. C'est la division de la chromatine qui doit se faire équitablement pour respecter le matériel héréditaire. Pour cela, deux phénomènes coexistent :

- la **mitose**, qui permet à la cellule mère de se diviser en deux cellules filles identiques entre elles et à la cellule mère. Ce mode de division concerne les cellules somatiques (toutes les cellules sauf les cellules sexuelles : spermatozoïdes et ovules) ;
- la **méiose**, qui consiste pour la cellule à se diviser en deux cellules filles, en transmettant la moitié de son patrimoine constituant et génétique. Ce mode de division concerne les cellules sexuelles.

5.2.4. Les échanges transmembranaires

La **membrane plasmique** dispose donc de fonctions de reconnaissance du milieu, de zones d'ancrage (fixage) pour les cellules voisines et de récepteurs pour les messages du monde extérieur.

Le rôle essentiel de cette membrane plasmique est d'assurer une juste pression osmotique afin de faciliter les échanges d'eau et de substance. Cette paroi cellulaire doit également être en bon état et c'est le rôle des **vésicules épineuses** extraites de l'appareil de Golgi de retapisser régulièrement la membrane c'est l'exocytose. Inversement, sa perméabilité lui permet d'incorporer de temps en temps des gouttelettes du milieu extérieur, c'est l'endocytose.

Ces mécanismes permettent également de distribuer des substances à travers la cellule ou vers l'extérieur, transférant par fusion avec la membrane puis pincement, des molécules et parfois des virus qui sont trop volumineux pour diffuser (propager).

Ces mécanismes permettent également de distribuer des substances à travers la cellule ou vers l'extérieur, transférant par fusion avec la membrane puis pincement, des molécules et parfois des virus qui sont trop volumineux pour diffuser (propager).

Enfin, sur la surface lipidique externe de la membrane cellulaire se trouve des **récepteurs** constitués de protéines. Au nombre de plusieurs milliers dans une cellule animale, ces récepteurs sont érigés (excités) tous les 100nm environ et permettent aux substances de venir s'accrocher à la paroi cellulaire. Ils permettent à la cellule de réagir avec le monde extérieur, en l'occurrence avec les hormones, les partenaires sexuels ou les ennemis et de déclencher une réaction interne appropriée.

Les relations avec les cellules voisines s'établissent d'ordinaire par un ancrage de la structure (desmosomes= membrane plasmique d'une cellule adhère à une cellule adjacente), une mise en commun partielle des couches lipidiques externes ou encore, comme chez les plantes, par un canal étroit qui traverse la paroi cellulosique (plasmodesme).

La paroi extérieure de la plupart des cellules végétales et animales est constituée d'un complexe de polysaccharides. Chez les plantes supérieures il s'agit de la cellulose. Cette paroi assure la rigidité et la solidité de la cellule mais pose de nombreux problèmes techniques lors des échanges de substances.

5.3. Symbiose et parasitisme

5.3.1. Symbiose

Les organismes vivants sont en permanence étroitement associés les uns avec les autres. Leurs interactions peuvent être classées en fonction du degré d'association des organismes impliqués, de la durée de ces interactions et de leur caractère bénéfique (ou non) pour l'un et l'autre des partenaires. Toutes les situations intermédiaires existent, formant un véritable continuum (ensemble) des organismes libres qui ont besoin d'autres organismes pour se nourrir jusqu'aux **parasites** dont le cycle de vie repose entièrement sur des hôtes bien spécifiques. **Symbiose** et **parasitisme** permettent d'illustrer que, au-delà de l'extrême diversité des situations, l'interaction est dans tous les cas essentielle à la vie des partenaires, et souvent à l'origine de l'apparition de propriétés nouvelles des systèmes ainsi constitués. C'est le cas d'organismes modifiés par les parasites qui les infectent et vont jusqu'à perturber le comportement des hôtes contaminés en comparaison des individus sains.

Le réseau d'interactions et d'interdépendances qui existe entre des milliards d'organismes au sein de la biosphère est un niveau d'organisation du Vivant. Ces interactions sont le plus souvent à bénéfices réciproques et leur rôle dans la physiologie et l'adaptation des organismes est essentiel. Par exemple, bien des animaux ne digèrent pas sans l'aide des bactéries de leur tube digestif, la plupart des plantes ne peuvent exploiter le sol qu'à l'aide de champignons colonisant leurs racines, qu'elles nourrissent en retour.

Mais il n'en est pas toujours ainsi : les interactions entre deux organismes peuvent être classées en fonction de leur caractère bénéfique, néfaste ou neutre pour l'un et l'autre des partenaires. Ainsi, peuvent être distinguées des interactions bénéfiques pour l'un des partenaires et néfastes pour l'autre (prédation, parasitisme), des interactions bénéfiques pour l'un et neutres pour l'autre (commensalisme) et des interactions à bénéfices réciproques (mutualisme). De plus, toutes les situations intermédiaires existent, en un véritable continuum de types d'interaction. Elles peuvent également être classées en fonction de leur caractère instantané (prédation) ou durable (parasitisme, mutualisme, etc.), ainsi que d'après le degré d'association entre les partenaires. Étymologiquement, le terme de symbiose désigne « la vie en commun d'organismes d'espèces distinctes ». Cette définition large désigne une coexistence durable, impliquant tout ou partie du cycle de vie des deux organismes, quels que soient les échanges entre ceux-ci. Une définition plus restrictive réserve le terme de symbiose aux coexistences durables et mutualistes

5.3.1.1. Les symbioses mutualistes

Les bénéfices des symbioses sont souvent trophiques, lorsque l'un des partenaires accède à une ressource dont l'autre est privé, ou qui lui est limitante. Nombre de symbioses impliquent ainsi des autotrophes : dans les lichens ou les mycorhizes, un partenaire photosynthétique, algue ou plante respectivement, nourrit un champignon qui en retour exploite de l'eau et des sels minéraux du milieu, pour lui et son partenaire. Des organismes hétérotrophes peuvent établir aussi des liens trophiques.

Des bactéries endosymbiotiques sont très fréquentes chez les insectes, et complètent la nutrition souvent spécialisée de ceux-ci. Par exemple, les hémiptères suceurs de sève subissent une carence en acides aminés essentiels, compensée par des bactéries endosymbiotiques qui les synthétisent. La symbiose peut protéger contre les agressions du milieu, en particulier quand un des

partenaires vit à l'intérieur de l'autre. Dans les mycorhizes, le champignon est souvent protégé dans la racine (où il stocke ses réserves, dans le cas de certaines endomycorhizes), mais il peut aussi protéger la racine lorsqu'il forme un manchon autour de la racine (ectomycorhizes). La protection est parfois le seul bénéfice obtenu, comme dans les symbioses nettoyeuses des écosystèmes coralliens, où un petit animal (poisson ou crevette) nettoie la peau et/ou les cavités de l'autre, éliminant des débris et des petits parasites.

D'autres bénéfices reposent sur la capacité d'un des partenaires à se déplacer (pollinisation par les abeilles, dispersion des graines par les fourmis). Au bilan, des associations au fonctionnement semblable ont été mises en place plusieurs fois au cours de l'**évolution**.

Tous les organismes ont eu l'occasion de contracter, au cours de leur évolution, une ou plusieurs symbiose(s) mutualiste(s). C'est en particulier vrai pour des organismes multicellulaires de grande taille, qui constituent un écosystème pour les organismes microscopiques. La **rhizosphère** ou le tube digestif des animaux sont ainsi des niches microbiennes majeures, peuplées de milliers d'espèces pour chaque individu-hôte, dont certains occupants sont favorables à l'hôte. En conséquence, chaque organisme possède un cortège de symbiotes, surtout développé chez les multicellulaires.

5.3.1.2. Propriétés émergentes de la symbiose

En plus de l'addition des capacités des partenaires, la symbiose mutualiste exprime certaines propriétés que n'ont pas les partenaires séparés. Au plan morphologique d'abord, la symbiose crée des structures qui n'existent pas hors de l'association : c'est le cas des nodosités, organes induits par la colonisation bactérienne dont l'anatomie diffère des racines (absence fréquente de méristème terminal, vaisseaux conducteurs de sève périphériques, etc.). La structure des bactéries aussi est modifiée par le fait de vivre dans la cellule : perte des flagelles, de la paroi, taille accrue (comme dans les nodosités). On parle alors de « **bactéroïdes** » pour désigner cette morphologie modifiée due à de petites protéines injectées par la plante dans les bactéries.

D'autres émergences sont fonctionnelles. Dans l'exemple des nodosités le bactéroïde utilise de l'énergie qu'il obtient de sa respiration pour réduire, grâce à la **nitrogénase**, l'azote atmosphérique en ammonium, qui sert de source d'azote à la plante (et au bactéroïde). Réciproquement, la plante lui fournit du carbone et un approvisionnement en oxygène. Il faut de l'oxygène pour la respiration, mais la nitrogénase est inactivée par l'oxygène : cette contradiction explique qu'un rhizobium libre dans le sol est incapable de fixer de l'azote. En revanche, dans la nodosité, l'oxygène ne diffuse pas librement, mais est capté par une protéine de la cellule-hôte, la **leghémoglobine**. Située autour du bactéroïde, la leghémoglobine protège la nitrogénase des effets de l'oxygène qui l'inactive et constitue une réserve d'oxygène pour la respiration des bactéries. La fixation de l'azote n'est donc réalisée que dans la nodosité.

De nombreux autres traits fonctionnels sont induits par la symbiose, comme certains effets protecteurs qui reposent sur l'induction de défenses du partenaire, tolérées par le symbiote mais nocives pour des pathogènes. Les champignons mycorhiziens induisent par exemple l'accumulation de tanins protecteurs au niveau racinaire qui sont responsables de l'induction d'un niveau de défense et de réactivité accru dans toute la plante, parties aériennes comprises. Ainsi, la plante mycorhizée réagit plus vite et plus fortement à un herbivore ou un parasite qu'une plante non-mycorhizée. Chez

les lichens, l'algue induit la synthèse par le champignon de métabolites secondaires qui ont un rôle protecteur contre les forts éclaircissements et contre les herbivores.

Le microbiote intestinal est indispensable au bon fonctionnement de son hôte humain, non seulement au niveau de la digestion ou de la fabrication de vitamines, bien sûr, mais aussi pour le métabolisme, l'immunité... ou bien encore pour le système nerveux. Les déséquilibres de la flore intestinale sont aujourd'hui suspectés d'être à l'origine d'une kyrielle de pathologies : obésité, diabète, maladies cardiovasculaires, allergies, maladies inflammatoires, voire l'autisme. Le microbiote humain ne se limite pas au tube digestif : les programmes internationaux de métagénomique ont permis d'identifier les gènes provenant de très nombreux microorganismes symbiotiques vivant dans la bouche, le nez, le vagin ou sur la peau. Le microbiote est capable de moduler les interactions entre un hôte et ses parasites/pathogènes. L'action du microbiote peut être directe (compétition) ou indirecte à travers son action sur la mise en place, la maturation et le fonctionnement du système immunitaire.

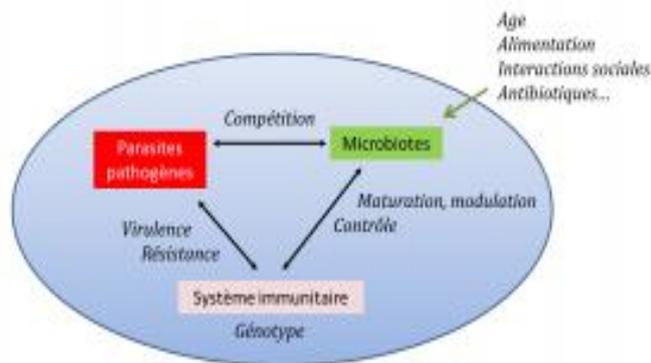


Figure... : Modulation par les microbiotes

5.3.2. Le parasitisme

Si l'un des partenaires de la symbiose découvre le moyen d'utiliser efficacement l'autre, il en devient alors un parasite. Il existe en effet un continuum entre symbiose et parasitisme. Le parasite exploite des ressources fournies par un autre individu non apparenté, l'hôte, au détriment de celui-ci. Le parasitisme est une interaction durable avec un hôte, contrairement à la prédation au cours de laquelle l'interaction ne dure guère que le temps de la capture et de la digestion. Cela dit, d'un point de vue évolutif, on peut dire que la prédation n'est qu'une forme extrême de parasitisme. Il existe des parasites tuant lentement leur hôte. C'est le cas de champignons parasites de plantes (Mildiou, Armillaires, Amadouviens, etc...) qui achèvent leur cycle de vie sur les tissus morts. Dans les systèmes parasites-hôtes où l'hôte survit (on parle de parasitisme biotrophe), la durée de l'interaction est tout autre : les deux organismes vivent alors ensemble, souvent l'un dans l'autre, parfois cellule dans cellule ou même génome dans génome. Les informations génétiques de chacun des partenaires s'expriment ainsi côte à côte et durablement dans une portion d'espace minuscule.

Tous les êtres vivants sont concernés par le parasitisme en tant qu'hôte ou parasite. Parmi les espèces connues, 30 % des quelques 2 millions d'espèces eucaryotes seraient des parasites. Des estimations récentes suggèrent que le monde des virus, qui parasitent les cellules en détournant leur fonctionnement vers la production de nouvelles particules virales, a été profondément sous-estimé. Ils sont présents dans tous les écosystèmes et constitueraient les entités génétiques les plus abondantes et diversifiées du vivant.

Pour les évolutionnistes, les modèles hôtes-parasites suscitent d'innombrables questions, relatives au parasitisme lui-même, aux dynamiques évolutives de leurs interactions, ainsi qu'aux conséquences évolutives sur les espèces hôtes. Le rôle joué par les parasites sur le monde des espèces libres est en effet énorme. Le succès du mode de vie parasitaire ne s'est jamais démenti pendant toute la durée de l'évolution car un hôte offre, à tout organisme qui sait l'exploiter, non seulement habitat et nourriture mais aussi un moyen efficace de dispersion. Si, dans le passé, les travaux ont surtout considéré les effets directs des pathogènes sur la fécondité et la survie de leurs hôtes, les recherches actuelles illustrent des conséquences sur des traits aussi divers que le comportement, les processus de sélection ou l'histoire de vie, pour ne citer qu'eux.

Comme pour tout organisme vivant, les traits biologiques des parasites sont soumis à des pressions de sélection exercées par leur environnement. La taille du corps au stade adulte est de loin le trait le plus important, puisqu'il peut déterminer la valeur des autres caractères clés (longévité ou fécondité). Mais les parasites sont susceptibles d'ajuster leur développement si les conditions de croissance (alimentation de l'hôte, compétition intraspécifique et interspécifique) ne sont pas optimales. Par ailleurs, la taille maximale d'un parasite reste limitée par l'espace disponible sur l'hôte ou à l'intérieur de l'hôte. Enfin, il existe en général un dimorphisme sexuel dans la taille adulte des parasites : les femelles sont souvent bien plus grosses que les mâles.

5.3.2.1. Les cycles parasitaires

Le cycle parasitaire est la suite des transformations subies par un parasite au cours de sa vie pour assurer sa reproduction, dans les diverses niches écologiques qu'il occupe : hôte(s), milieu extérieur. Si de nombreuses espèces de parasites ont des cycles simples, exploitant une seule espèce d'hôte, d'autres exploitent successivement plusieurs espèces d'hôtes : cela permet des relais saisonniers, ou de multiplier les formes infectieuses, car le taux de succès de colonisation des hôtes est souvent faible. La complexification des cycles est apparue plusieurs fois indépendamment au cours de l'évolution. Parmi les records de complexité, on peut citer le cas du trématode *Halipegus ovocaudatus* dont le cycle comporte 4 hôtes obligatoires : un mollusque, un crustacé copépode, une larve de libellule et une grenouille. A côté de ces situations extrêmes, on trouve des cycles complexes à deux ou trois hôtes, notamment chez les helminthes ou les rouilles (des champignons pathogènes).

Un exemple d'un cycle parasitaire à deux hôtes, celui de l'agent causal de la Malaria, *Plasmodium falciparum*, qui infecte successivement un moustique du type Anophèle (cousin) et l'Homme. Au cours de son cycle de vie, le *Plasmodium* présente des formes extrêmement variées. Après avoir été introduit chez l'Homme via une piqure de moustique infecté, le *Plasmodium* migre très rapidement dans les cellules du foie, via la circulation sanguine, et se multiplie intensément sans provoquer de symptômes. Dans certains cas, le parasite peut persister dans le foie sous une forme latente, provoquant des récurrences de crises de paludisme des années après la première infection. Ensuite, les milliers de parasites formés sortent des cellules du foie et colonisent les globules rouges où ils se multiplient, puis détruisent les cellules infectées avant d'en infecter de nouvelles. C'est au cours de cette phase qu'apparaissent les symptômes. En piquant une personne malade, un moustique Anophèle ingère des formes mâles et femelles du *Plasmodium* présentes dans le sang. Les parasites se reproduisent dans le tube digestif de l'insecte, et passent ensuite dans ses glandes salivaires, d'où ils pourront infecter d'autres personnes à l'occasion d'une prochaine piqûre.

Chap. VI : Evolution et place des eucaryotes dans la biosphère

L'analyse des divers constituants des biotopes et de leurs interactions montre que les microbes, bien que souvent invisibles jouent des rôles essentiels au niveau du fonctionnement des écosystèmes. Pourtant, les comptes rendus de ces études insistent beaucoup sur les bactéries et les grands oubliés sont souvent les microorganismes eucaryotes. Cette tendance semble s'accroître si bien que dans certains livres récents traitant de la diversité microbienne et de leur rôle dans les écosystèmes, les champignons, les algues ou les protozoaires n'y sont même pas mentionnés ! Pourtant, les microbes eucaryotes sont présents dans quasiment tous les écosystèmes, y jouent des rôles cruciaux et par leur action collective modifient profondément la biosphère.

Les eucaryotes sont adaptés pour survivre dans de nombreux milieux. De plus, leur capacité à s'enkyster ou former des spores leur permet souvent de résister à des conditions très défavorables et d'attendre plusieurs années le retour de conditions propices.

Dans la biosphère, ils sont à la fois producteurs, consommateurs et décomposeurs. Pendant trois milliards d'années, toutes les étapes des cycles étaient accomplies uniquement par les microorganismes. Actuellement, ils interviennent dans la quasi-totalité des cycles biogéochimiques et ils sont seuls capables d'effectuer certaines d'entre elles. Par exemple, la sulfato-réduction, la dénitrification, la fixation du diazote, la production et la consommation du méthane, sont des processus spécifiquement liés à l'activité des microorganismes. En leur absence, tous les éléments essentiels à la vie resteraient prisonniers des molécules organiques des cadavres et des excréments. En d'autres termes, le maintien de la vie végétale, animale et humaine est totalement dépendant de l'activité des microorganismes.

Les eucaryotes sont adaptés pour survivre dans de nombreux milieux. De plus, leur capacité à s'enkyster ou former des spores leur permet souvent de résister à des conditions très défavorables et d'attendre plusieurs années le retour de conditions propices. Néanmoins, les eucaryotes sont en général moins résistants à la chaleur que les eubactéries et surtout les archées. La température maximale de croissance est pour les espèces les plus thermophiles autour de 60°C. Les milieux hyperthermophiles vont donc être dépourvus d'eucaryotes.

On trouve des eucaryotes dans toutes les autres niches écologiques, y compris les sources chaudes sous-marines, où certains animaux et protistes sont présents dès que la température descend en dessous des fatidiques 60°C. Ils se nourrissent à l'aide de bactéries endosymbiotiques ou en consommant des débris de matières organiques.

Toutefois, les biotopes majeurs où l'on rencontre les protistes eucaryotes sont les biotopes mésophiles classiques : milieux marins et dulçaquicoles, sols ou l'intérieur d'autres organismes, animaux, plantes et autres protistes, où ils vivent en symbiotes parasites, mutualistes ou commensaux.

Il existe de très nombreux biotopes de taille limitée qui ont chacun des fonctionnements et des habitants qui leur sont spécifiques. A l'opposé de ces biotopes restreints, il en existe qui couvrent de grands volumes ou surfaces : sols des forêts boréales, tropicales ou équatoriales, sols des savanes, zone pélagique de l'océan, bandes côtières... Chacun résulte de l'agrégation de microbiotopes. Cependant, il est possible d'étudier l'effet collectif de microorganismes, en particulier des microbes eucaryotes, sur les grands cycles géochimiques pour chacun de ces grands écosystèmes.

6.1. Cycle global du carbone

Le cycle le plus important de la biosphère est celui du carbone car il est relié à la manière dont les organismes utilisent l'énergie et fabriquent, décomposent ou recomposent les composés carbonés qui les constituent. Classiquement sont distingués les producteurs primaires ou prototrophes qui vont utiliser de l'énergie lumineuse ou chimique pour fixer sous forme de molécules organiques du gaz carbonique comme source de carbone, et les consommateurs ou hétérotrophes qui vont utiliser des composés carbonés organiques fabriqués par les prototrophes comme source d'énergie et de carbone. Les producteurs primaires eucaryotes ne sont pas capables d'utiliser la variété de matériaux et de sources d'énergie mobilisables par les procaryotes. Ils utilisent comme source primaire directe d'énergie uniquement la lumière car on ne connaît pas d'eucaryote chimio-autotrophe qui utiliserait directement l'énergie géochimique.

Les protistes eucaryotes participent à la fixation du carbone soit directement par l'activité photosynthétique des algues, soit en interagissant positivement ou négativement avec des producteurs primaires, en particulier avec les plantes. Le carbone est restitué sous forme de gaz carbonique par la totalité des organismes qui respirent dans les écosystèmes aérobies ou qui fermentent dans les écosystèmes anaérobies. Le rôle des microbes eucaryotes dans cette restitution est crucial (**capital**) dans les écosystèmes terrestres car les plantes y fabriquent la lignocellulose, un mélange complexe de polymères, qui n'est dégradée efficacement que par les champignons *Dikarya*, même si des eubactéries, les *Streptomyces*, et d'autres protistes participent à sa dégradation enzymatique.

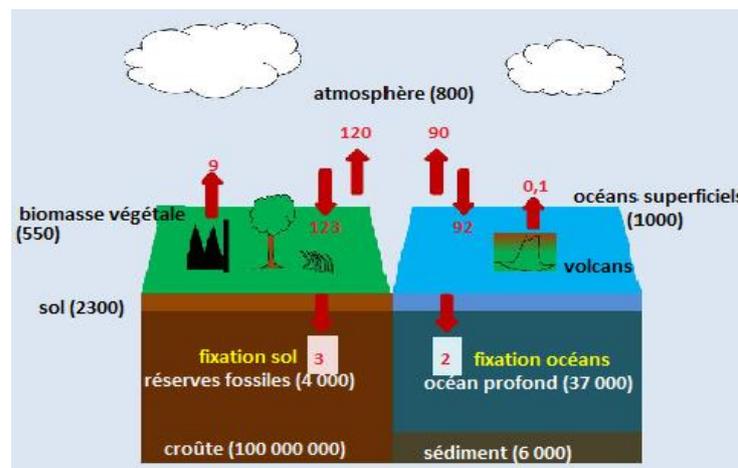


Figure 5: Cycle du carbone. Les réserves estimées en gigatonnes de carbone dans les différents compartiments sont en noir. Les flux estimés en gigatonnes de carbone/an en rouge.

6.1.1. Ecosystèmes marins

Les océans couvrent les deux tiers de la surface du globe. Leur productivité dépend de la latitude qui influence la quantité de lumière reçue et la température de l'eau. Cette dernière module la quantité de gaz carbonique et d'oxygène dissous et donc l'efficacité de la photosynthèse et de la respiration. Les disponibilités en sels minéraux comme le fer, le phosphate et celle de l'azote sous forme assimilable par les algues eucaryotes comme le nitrate sont aussi des paramètres qui vont fortement affecter la productivité primaire. La fixation du carbone dans les écosystèmes marins est fortement modulée par les nombreuses espèces qui fabriquent du carbonate de calcium, comme les *Haptophyta* ou les *Foraminifera*. Le carbonate de calcium se dissout en profondeur. Néanmoins, la

minéralisation participe à la précipitation du carbone dans les sédiments et donc au cycle global du carbone. Le retour du carbone mais aussi des autres éléments nécessaires au métabolisme (phosphate, nitrate, sels minéraux...) dans le pool disponibles pour les producteurs primaires se fait par les consommateurs, les parasites et les virus.

Traditionnellement, les écosystèmes marins sont dissociés en cinq grands types : l'océan pélagique superficiel, l'océan profond, le plancher océanique avec les zones hydrothermales chaudes et le reste du benthos froid et les zones côtières (figure 6).

L'océan pélagique superficiel est la zone des océans qui reçoit de la lumière dite **zone photique** et dans laquelle se produit la majorité de l'activité photosynthétique marine. Sa profondeur dépend de la turbidité des eaux et ne dépasse pas 200 mètres. Il s'agit donc d'une couche très superficielle, mais qui va concentrer une large fraction de la biomasse océanique. L'analyse par séquençage à haut débit des organismes planctoniques montre que dans les écosystèmes pélagiques superficiels la biodiversité des protistes eucaryotes est bien supérieure à celle des animaux. Les *Eumycota* y sont cependant peu divers en comparaison des écosystèmes terrestres, les protozoaires et les micro-algues, mais aussi de nombreux parasites étant responsables de la grande diversité. Dans ce milieu, la production primaire est assurée principalement par des organismes microscopiques, micro-algues eucaryotes et cyanobactéries. Néanmoins, les données les plus récentes suggèrent que les algues eucaryotes sont les plus importantes. En effet, l'analyse d'images satellites permet d'estimer au niveau global les quantités des pigments photosynthétiques qui sont relativement spécifiques de chaque groupe de photo-autotrophe. La biomasse eucaryote représente au moins 77% de la biomasse totale. La grande majorité de la fixation du carbone dans les océans passe donc effectivement par les micro-algues eucaryotes. Elles occupent la base des chaînes alimentaires dans l'océan pélagique superficiel. Une autre source occupant la base des chaînes alimentaires dans ce milieu sont les recycleurs, principalement des bactéries osmotrophes, qui vont consommer la matière organique en solution dont une partie provient de la mort des divers organismes présents dans le milieu.

L'image qui ressort de cet écosystème pélagique superficiel est une dynamique complexe où les micro-algues reproduites continuellement par leur activité photosynthétique sont consommées d'abord par une kyrielle (série) de phagotrophes, qui inclut des algues mixotrophes comme les *Dinophyceae* mais aussi des phagotrophes exclusifs comme des *Rhizaria*, des *Heterokonta* hétérotrophes et surtout des *Alveolata*, connus comme les *Ciliophora* ou inconnus. Les protistes eucaryotes seraient aussi les consommateurs majeurs des bactéries et ont un impact majeur sur la dynamique des populations bactériennes pélagiques, impact probablement supérieur à celui des bactériophages. Les petits protozoaires phagotrophes sont à leur tour consommés par des prédateurs plus gros et ainsi de suite. Les parasites, eucaryotes mais aussi viraux, semblent jouer un rôle important à tous les niveaux car les analyses de métagénomiques montrent qu'ils sont divers et abondants dans ces écosystèmes pélagiques superficiels.

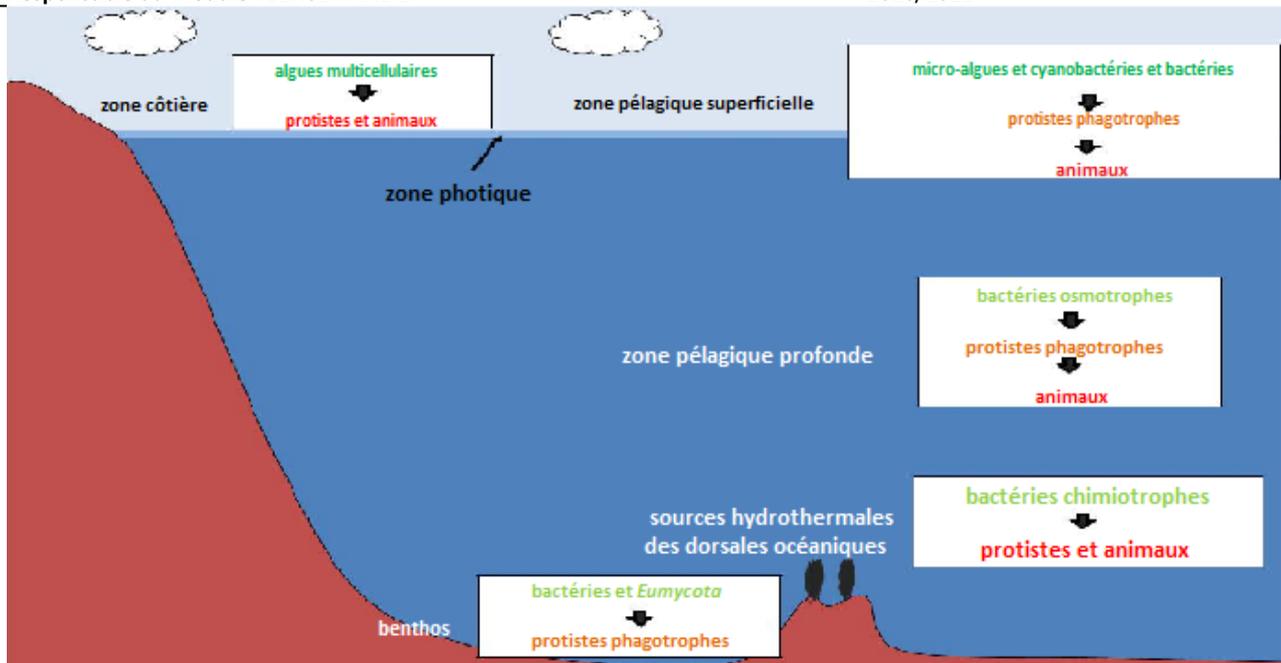


Figure 6 : Principaux écosystèmes marins et leur chaîne alimentaire majeure. En vert, les producteurs primaires, en oranges les consommateurs intermédiaires et en rouge les consommateurs finaux.

Le milieu pélagique profond est mal connu, en particulier en ce qui concerne les populations des protistes eucaryotes. Il est alimenté essentiellement par la matière organique qui tombe de la zone photique, principalement sous forme dissoute. La pauvreté des ressources alimentaires en font un milieu très dilué. Par exemple, les bactéries osmotrophes qui y semblent être à la base de la chaîne alimentaire ont une concentration de l'ordre de $10^4/10^5$ cellules par millilitres, alors qu'elles sont dix à cent fois plus concentrées dans la zone photique.

Néanmoins, le volume important de ce biotope, mesurant plus de 1,3 milliard de kilomètre cube, fait que même si les organismes y sont peu concentrés, leur participation à la biomasse totale n'est pas négligeable ! Des analyses portant sur les organismes eucaryotes consommant les bactéries des milieux pélagiques profonds suggèrent que les « nano flagellés », des « nano-eucaryotes » dont la taille oscille entre deux et dix microns, seraient les plus importants. Ils seraient responsables par leur activité phagotrophique de la disparition de 30% des bactéries produites quotidiennement. La dilution du milieu suggère une alimentation mixotrophe (**autotrophe ou hétéro ou les deux**) partiellement osmotrophe de ces protistes pour suppléer (**substituer**) à la rareté de leur proie.

Les planchers océaniques sont aussi mal connus que le milieu pélagique profond pour les mêmes raisons, c'est-à-dire la difficulté de récolte des échantillons et de leur maintien en surface.

Les plus explorés sont les sources hydrothermales profondes où l'énergie géochimique est utilisée par des procaryotes pour fabriquer de la biomasse. Le reste des fonds dépendent des nutriments qui proviennent de la surface et qui ne sont pas consommés dans la colonne d'eau. Dans ces fonds, la température moyenne y est de -1°C à 4°C , ce qui ne permet pas un métabolisme actif. Des protistes et des animaux habitent les sources chaudes et se nourrissent soit en vivant en symbiose mutualistes avec les bactéries chimio-autotrophes, soit en filtrant l'eau soit en broutant les biofilms bactériens. Les données de métagénomiques indiquent que la majorité des groupes d'eucaryotes phagotrophes semblent présents dans cet écosystème.

Les milieux côtiers sont mieux connus et très divers : côtes rocheuses, plages, estuaires et deltas, etc. Dans ces zones, les algues multicellulaires *Phaeophyta*, *Rhodophyta* et *Chlorophyta* dominant généralement la production primaire. Toutefois, dans les écosystèmes coralliens les zooxanthelles et les zoochlorelles (**Les zooxanthelles et les zoochlorelles sont des μO unicellulaires, qui font partie du groupe des Dinoflagellés. Elles sont capables de se nourrir par photosynthèse, en captant la lumière du soleil, et vivent en symbiose avec plusieurs animaux marins et d'eau douce, comme les coraux**) symbiotiques ainsi que les algues corallines *Rhodophyta* sont importantes. La contribution des écosystèmes côtiers au cycle global du carbone n'est pas négligeable. En effet, les algues côtières pourraient participer à hauteur de 30% dans la productivité totale des océans. Elles servent de source de nourriture et d'abris de nombreux animaux, créant ainsi des biotopes très riches en espèces, en particulier en animaux. Les protistes phagotrophes y sont aussi abondants, en particulier les *Ciliophora*.

6.1.2. Ecosystèmes terrestres

Bien que les milieux terrestres ne recouvrent que le tiers de la surface du globe leur productivité est plus importante que les écosystèmes marins. La raison est une meilleure efficacité de la photosynthèse liée à la disponibilité supérieure en gaz carbonique et à l'intensité lumineuse plus importante. Les écosystèmes terrestres sont plus sujets aux variations des conditions environnementales. Les effets saisonniers y sont souvent importants. L'altitude, la latitude et la disponibilité en eau sont des régulateurs majeurs. De grandes régions sont des déserts chauds, froids ou trop élevés en altitude. Pourtant dans ces écosystèmes inhospitaliers des faunes et flores spécifiques de protistes eucaryotes sont présents. En particulier, les lichens peuvent y devenir les producteurs primaires les plus abondants. Pour les autres biotopes, les plantes assurent la majorité de la fixation du carbone, sauf dans les environnements dulçaquicoles où les algues *Viridiplantae* assurent généralement ce rôle.

Les plantes vivent associées avec de nombreux *Eumycota* et bactéries qui vont faciliter leur activité photosynthétique. Elles ont la capacité de fabriquer de la lignocellulose, un mélange très résistant que seuls les champignons *Dikarya* peuvent dégrader efficacement. (**Pour moi** : Le résultat de cette dégradation est la production d'acides humiques qui jouent des rôles cruciaux dans la rétention d'eau et de sels minéraux). Les champignons dégradeurs de bois ont donc un rôle majeur dans la santé des sols et leur effet sur la fixation du carbone est positif : ils permettent de fixer plus de carbone qu'ils n'en relâchent par leur activité de dégradation ! Bien plus que les protozoaires ou les animaux, les *Eumycota* jouent des rôles fondamentaux dans le recyclage des matières organiques dans les écosystèmes terrestres. Les espèces impliquées dépendent bien évidemment des biotopes. On distingue classiquement trois grands types de biotope ou **biomes** qui ont des impacts importants sur le cycle du carbone : les forêts boréales (nordiques), les forêts tropicales (chaudes) et équatoriales et les savanes et prairies (figure...). A ces trois biotopes s'ajoute les écosystèmes dulçaquicoles qui hébergent bien évidemment des espèces très différentes des écosystèmes terrestres. Comme dans les milieux marins les écosystèmes terrestres sont soumis à la pression des parasites. Dans le cas des plantes, il s'agit surtout des champignons *Eumycota* et *Oomycota* car ils représentent environ 85% de leurs maladies.

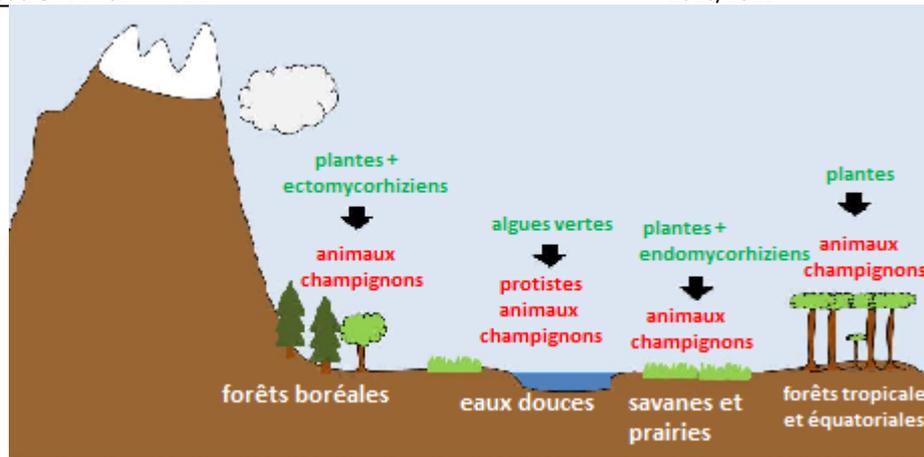


Figure 7 : Principaux écosystèmes terrestres et leur chaîne alimentaire majeure. En vert, les producteurs primaires, en rouge les consommateurs finaux.

Dans les trois grands biomes terrestres, les chaînes trophiques démarrent donc principalement par des plantes et les premiers consommateurs vont en être des animaux plus ou moins gros: insectes, nématodes, vertébrés...

Exemple : Dans les forêts tempérées, la fixation du carbone se fait majoritairement par des arbres ectomycorhizés. Ils ne constituent que 3% des espèces de plantes mais ces arbres majoritaires des forêts boréales et tempérées sont donc des partenaires majeurs dans le cycle global du carbone. Les champignons impliqués sont divers: *Endogonales*, *Ascomycota* et surtout des *Basidiomycota* avec plus de 5000 espèces répertoriées.

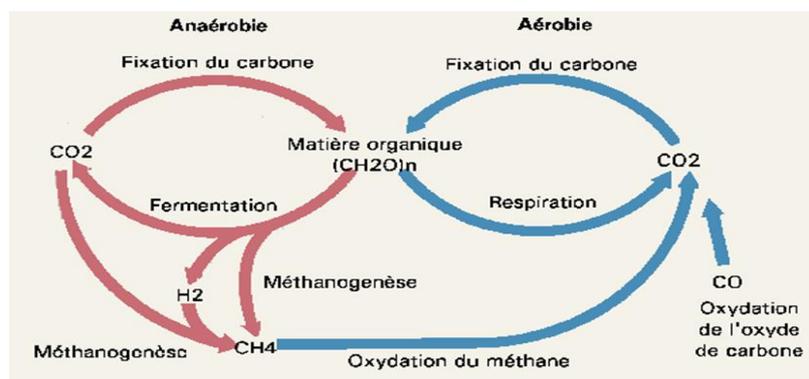


Figure 8 : Cycle global du carbone

6.1.3. Cycle de l'azote et autres cycles géochimiques

L'azote est un élément majeur de la matière vivante et il est souvent présent en quantité limitante dans les écosystèmes. De fait, l'homme en ajoute fréquemment sous forme de nitrate d'ammonium dans ses cultures. C'est un des acteurs majeurs de l'eutrophisation des biotopes. Son cycle naturel consiste dans la fixation de l'azote atmosphérique N_2 , qui est un gaz peu réactif, en ammonium utilisable par les organismes, suivie du retour de l'azote dans l'atmosphère en passant par le nitrite et le nitrate (figure...). L'ammonium est incorporé dans les molécules biologiques par le métabolisme. Le nitrate peut aussi être retransformé en ammonium grâce à des enzymes capables de réduire les nitrates puis les nitrites, permettant leur assimilation. Dans ce cycle, les procaryotes jouent un rôle majeur car les eucaryotes ne sont pas capables de fixer l'azote atmosphérique

indépendamment de bactéries symbiotiques associées, ni ne sont aptes à dénitrifier en N_2 . Toutefois, chez certaines algues *Bacillariophyta* et *Haptophyta*, la cyanobactérie destinée à la fixation de l'azote a suffisamment dégradé pour que l'on considère qu'il s'agisse d'un organite. Par contre, le rôle des eucaryotes dans l'assimilation des nitrates est très important. En effet, de nombreux eucaryotes possèdent les enzymes qui convertissent les nitrates en ammonium dont les plantes mais aussi de nombreux protistes : champignons *Eumycota* et *Oomycota*, algues *Viridiplantae*, *Phaeophyta* ou *Bacillariophyta*... Certains eucaryotes, dont les *Eumycota*, sont capables d'utiliser le nitrate comme accepteur final d'électron. Leur contribution dans le cycle est mal comprise, mais des *Eumycota* sont présents dans des milieux anoxiques comme les sols profonds, où ce type de respiration pourrait être important. Des écosystèmes plus superficiels, comme les sédiments côtiers ou les sols des prairies, semblent aussi être le lieu de cette respiration particulière. Dans ces écosystèmes, les *Eumycota* semblent être les principaux dénitrificateurs. Cependant, ils ne génèrent pas par leur respiration du N_2 mais du NO qui est converti en NO_2 (Ces deux gaz sont impliqués dans l'effet de serre).

Les autres composants atomiques de la matière vivante sont souvent présents à l'état de traces dans les organismes, sauf le phosphate et le soufre qui sont des composants des acides aminés, des bases ou des cofacteurs. Dans la nature, ils sont le plus souvent présents sous forme minérale insoluble dans les roches. Ils sont solubilisés par l'activité des microorganismes procaryotes et eucaryotes ainsi que celle des plantes. Les protistes et surtout les *Eumycota* ont un rôle très important dans ce processus car ils secrètent des acides organiques comme l'acide citrique, oxalique ou gluconique qui vont abaisser le pH.

Le soufre est présent dans l'atmosphère sous diverses formes *via* l'activité volcanique, mais aussi biologique. Par exemple, les « marées blanches » à algues *Haptophyta* sont connues pour produire du sulfure de diméthyle. Le soufre minéral va être converti en sulfate par diverses réactions abiotiques ou biotiques d'origine procaryotique par les chimio-autotrophes. Le sulfate est ensuite assimilé et incorporé dans les acides aminés. Les plantes et les *Eumycota* ont encore une fois un rôle majeur dans cette dernière étape. Les sulfates vont ensuite être entraînés vers les océans, où c'est aussi un élément limitant. Il retourne à l'état minéral par diverses activités abiotiques et biotiques procaryotes mais aussi eucaryotes.

6.2. Impact des eucaryotes sur la société humaine

Tout au long de son histoire l'homme a su utiliser les organismes qui l'environnent pour son alimentation, le maintien de sa santé ou son confort. Les protistes eucaryotes ne font pas exception et nous les avons utilisés extensivement, souvent sans le savoir. Comme l'homme, les protistes eucaryotes utilisent leur environnement pour assurer leur propagation, parfois au détriment de l'homme, de ses élevages, de ses cultures ou des objets qu'il fabrique. Les interactions des protistes avec l'homme sont donc nombreuses et complexes. Nous allons examiner quelques-unes de ces interactions.

6.2.1. Rôles dans l'alimentation

Contrairement aux plantes et aux animaux, la consommation directe de protistes eucaryotes ne représente souvent qu'une part mineure de notre alimentation. Il s'agit principalement de carpophores de macromycètes (**Partie visible, non souterraine, des champignons à basides, généralement constituée d'un pied et d'un chapeau et portant des spores à la face inférieure du chapeau**) *Dikarya* et des *Rhodophyta* (algues rouges) ou des *Phaeophyta* (algues marines). Néanmoins quelques produits supplémentaires à base de levures sont aussi consommés.

Des microbes eucaryotes sont par contre très employés lors de la fabrication des aliments, y compris ceux fabriqués traditionnellement depuis très longtemps. Les champignons *Eumycota* sont les principaux protistes employés, *Saccharomyces cerevisiae*, tient la part belle dans l'industrie agro-alimentaire à base fongique car elle sert à la fabrication des pâtes levées comme le pain ou la brioche, et bien sûr dans celle des alcools. Elle est cultivée par l'homme depuis plus de 9 000 ans pour fabriquer le vin en Asie, plus de 6 000 ans pour fermenter la bière et plus de 2 000 ans pour faire le pain en Egypte.

Pour la fabrication du pain, la farine la plus utilisée est celle de blé. La farine contient entre 1 et 2% de sucres principalement du glucose et du fructose qui sont fermentés par *Saccharomyces cerevisiae*. La pâte est bien malaxée pour homogénéiser et pour assouplir le gluten, une protéine du blé. Le tout est incubé quelques heures puis cuit. Le gaz carbonique généré assure l'aspect vacuolisé de la mie par sa dilatation et l'éthanol est éliminé par évaporation. La levure assure la production d'autres composés qui donnent de l'arôme et en hydrolyse d'autres, ce qui donne sa texture finale au pain. Le pain a longtemps assuré la base de l'alimentation. Il continue d'être une dépense quotidienne pour de nombreuses populations.

Le fromage est un autre aliment qui requiert des champignons *Eumycota* pour sa fabrication. La première étape de caillage du lait ne fait pas intervenir de champignons. Par contre leur affinage (**maturation**) fait intervenir un cortège de microorganismes dont des levures et des espèces filamenteuses diverses principalement des *Ascomycota* comme *Penicillium roqueforti*, *Penicillium camemberti*, *Geotrichum candidum*, *Fusarium spp.*, mais aussi des *Mucoromycotina* comme *Mucor fuscus* ou *Mucor lanceolatus*. Les champignons par leur activités lipolytiques et protéolytiques vont conférer l'aspect, la texture, le goût et l'odeur particulière à chaque fromage.

Plusieurs autres aliments importants dans surtout les sociétés occidentales requièrent des champignons pour leur formation. Par exemple, pour faire du chocolat, les fèves de cacao doivent être fermentées par un cocktail de levures puis de bactéries. Les levures, dont *Saccharomyces cerevisiae*, et divers *Candida spp.*, vont faire une fermentation alcoolique qui va tuer l'embryon de la

fève et commencer sa dégradation. Leur action va permettre le développement de bactéries lactiques et acétiques qui vont, en collaboration avec d'autres levures voire de champignons filamenteux, terminer de donner des arômes complexes qui se retrouveront dans le chocolat.

Les protistes eucaryotes sont aussi utilisés comme producteurs de produits ajoutés dans les aliments comme agents de goûts ou de textures. Ex : les alginates (**sont des polysaccharides obtenus à partir d'une famille d'algues brunes**), l'agar et les carraghenans (**polysaccharide**) produits par diverses algues pour gélifier les glaces ou les crèmes ou l'acide citrique utilisé pour aciduler les bonbons et les boissons. Ex : l'acide citrique produit principalement avec *Aspergillus niger*.

6.2.2. Rôle dans l'industrie pharmaceutique : les métabolites secondaires

Les eucaryotes sont capables de synthétiser une grande variété de métabolites qui possèdent une multitude d'activités biologiques : antibiotiques, vasodilatateurs (**est une substance qui permet de dilater les vaisseaux sanguins**), narcotiques (**est une substance chimique utilisée pour pratiquer une anesthésie générale**), immunosuppresseurs (**des médicaments utilisés pour inhiber ou prévenir l'activité du système immunitaire. On les utilise : pour prévenir le rejet de greffe d'organes et de transplantés**) ... mais aussi mutagènes, cancérigènes, tératogènes (**substance chimique ou biologique causant les malformations congénitales**) ... ou qui simplement sont toxiques. En effet, la positivité ou la négativité de leurs effets dépend du point de vue où l'on se place. Beaucoup de ces produits sont utilisés en médecine à cause de leurs actions bénéfiques sur la physiologie, mais sont mortels à haute dose ! Lorsqu'ils sont absorbés de manière inopportune, ils peuvent causer des symptômes divers. Ces produits sont synthétisés par des réactions spécifiques qui ne sont pas essentielles à la vie de l'organisme. Leur production est donc variable en fonction des espèces. On dit alors qu'ils sont des produits du métabolisme secondaire, en opposition à ceux du métabolisme primaire qui sont essentiels à la vie cellulaire normale et qui vont être communs à un grand nombre d'organismes.

Le rôle du métabolisme secondaire dans la physiologie des espèces productrices est encore débattu et deux écoles s'affrontent. Pour les premiers, les organismes producteurs vivent dans des milieux où les proportions des différents nutriments ne sont pas optimales et donc si un nutriment, comme l'azote ou le phosphate, vient à manquer, des métabolites intermédiaires potentiellement toxiques générés par le métabolisme primaire s'accumulent. Ils sont alors transformés sous forme de métabolites secondaires pour remédier à leurs effets néfastes. Pour les seconds, leur production a été sélectionnée au cours de l'évolution car ils ont des effets généralement toxiques. Ils interviennent donc dans la lutte contre les compétiteurs ou dans des communications interspécifiques permettant des synergies (**groupes**). Les deux hypothèses sont probablement vraies et en fonction des métabolites qui interviennent pour une part variable dans l'apparition et le maintien de leur synthèse. En effet, les principaux producteurs procaryotes sont les *streptomycètes* et les *cyanobactéries* et chez les eucaryotes ce sont les plantes et pour les protistes les Eumycota et certaines algues comme les Dinophyceae. Ces organismes ont accès via la photosynthèse ou leurs activités de dégradation de la biomasse végétale à du carbone en quantité importante, mais à de l'azote en quantité souvent très limitante. De même, les métabolites secondaires sont souvent produits quand les conditions extérieures deviennent stressantes pour l'organisme, par exemple quand le milieu s'épuise. Les métabolites secondaires sont donc à la fois une nécessité d'amélioration du métabolisme et des produits de luxe qui vont conférer des avantages sélectifs.

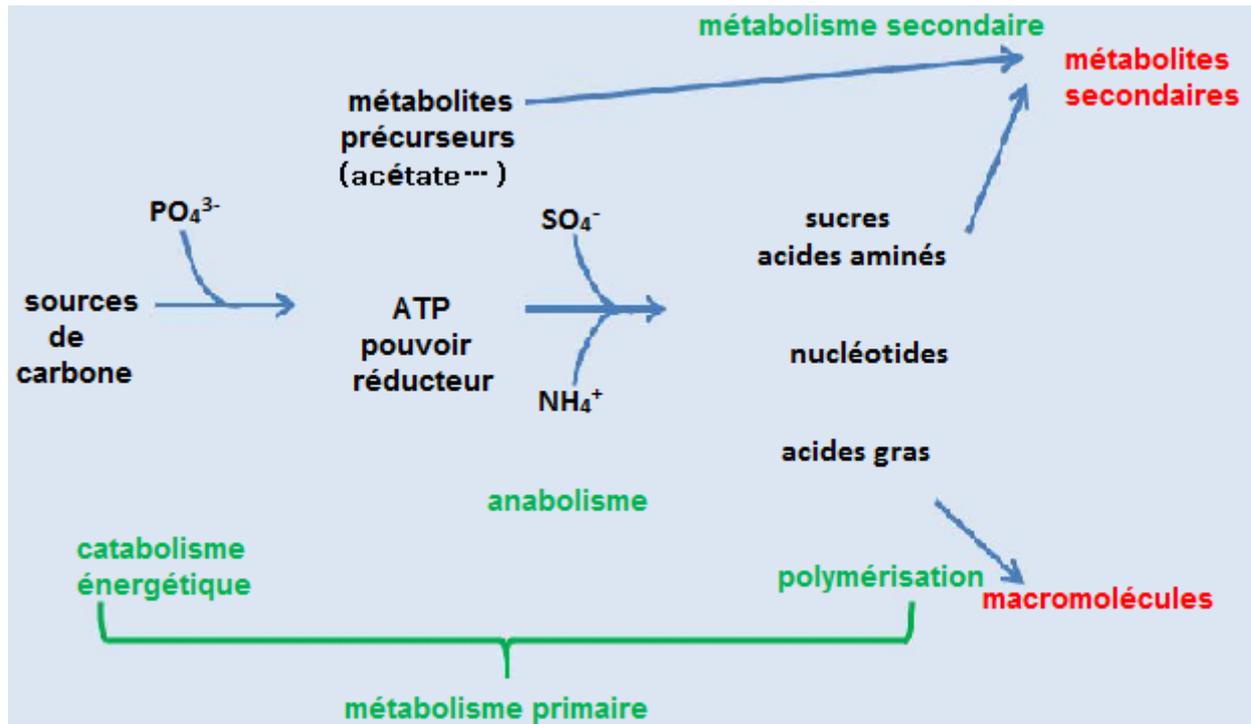


Figure 9 : Schéma général du métabolisme.

La production d'un métabolite particulier est généralement limitée à une espèce donnée voire à quelques souches et dépend de conditions externes qu'il est souvent difficile de maîtriser. Il a été démontré par exemple qu'*Aspergillus nidulans*, quand il est en contact physique direct avec une souche de *Streptomyces hygroscopicus*, produit des métabolites du type polycétide mais pas avec les 57 autres souches d'actinomycètes qui ont été testées ! De même la production nécessite le contact physique entre les deux organismes.

La biosynthèse suit de modalités variées chez les champignons et les algues. Dans quelques cas, elle serait en fait effectuée par des bactéries endosymbiotiques. Cependant, dans beaucoup de cas, les gènes nécessaires sont directement codés par le génome du protiste. La figure 9 montre un schéma général du métabolisme d'une cellule eucaryote et où démarre la majorité des chaînes de biosynthèse des métabolites secondaires. Le point de départ peut être des acides aminés ou bien l'acétate sous forme d'acétyl-coA. Les synthèses nécessitent le plus souvent un très grand nombre d'enzymes. Chez les *Eumycota*, ceux-ci sont le plus souvent codés par des gènes groupés en « cluster » (figure 365). L'origine de ces clusters est souvent mystérieuse mais corrèle avec le fait qu'ils pourraient se transmettre de manière horizontale. Il semble que le regroupement participe à la régulation coordonnée de l'expression des différents enzymes ; un facteur de transcription qui régule positivement l'expression des gènes codant les enzymes est d'ailleurs souvent présent dans le cluster.

On distingue actuellement trois groupes majeurs de métabolites :

- Premièrement, les alcaloïdes qui sont des molécules riches en azotes et qui souvent dérivent d'acides aminés ou de bases azotées. Un exemple célèbre est le LSD (**acide lysergique diéthylamide**) (est une substance obtenue à partir d'un champignon parasite, l'ergot de seigle. Il s'agit d'une substance psychotrope hallucinogène très puissante qui affecte

le système nerveux central, 4000 fois plus puissante que la mescaline. L'usage de LSD peut entraîner des troubles psychiatriques graves et irréversibles) très connu pour ses effets hallucinogènes. Son précurseur, l'acide lysergique, est produit par *Claviceps purpurea*, connu sous le nom d'ergot de seigle. L'ergotamine, un autre alcaloïde produit par *Claviceps purpurea* a un effet vasoconstricteur et sert en cas d'hémorragie.

- Deuxièmement, les polycétides qui sont synthétisés par des enzymes multifonctionnels par addition de molécules à deux carbones plus ou moins modifiées et qui dérivent de l'acétyl-CoA ou du malonyl-CoA. Les mêmes précurseurs sont utilisés dans la synthèse des acides gras et les synthèses de polycétides appartiennent à la même famille de protéines que les synthétases d'acides gras.
- La troisième classe importante renferme les peptides cycliques ou cyclopeptides qui sont assemblés par de gigantesques protéines en dehors de la traduction. Par exemple, la cyclosporine A est un immunosuppresseur produit à partir de *Tolypocladium inflatum*, un Ascomycota Sordariomycetes. C'est un peptide cyclique comprenant 11 acides aminés. Sa synthèse est effectuée par une enzyme gigantesque de 15 000 acides aminés catalysant environ 40 réactions enzymatiques!

Il existe de nombreuses autres classes de molécules, comme des hybrides de polycétides et de cyclopeptides, des lactones, des quinones, des oxylipines, des terpénoïdes... Citons la pénicilline G et la céphalosporine C qui sont des antibiotiques synthétisés à partir de la condensation de trois acides aminés : l'acide L- α -aminoadipique, la cystéine et la valine. Les protistes, particulièrement les *Eumycota*, sont aussi capables de synthétiser des produits volatiles qui dérivent de métabolites primaires ou secondaires. Ces composés volatiles donnent aux champignons leurs odeurs caractéristiques!

Même si le premier antibiotique découvert, la pénicilline, est issu d'un *Eumycota*, l'*Ascomycota Eurotiomycetes Penicillium notatum/chrysogenum*, la pharmacopée occidentale utilise essentiellement des antibiotiques d'origine bactérienne et plus précisément provenant de streptomycètes. Il semble cependant que si le métabolisme secondaire des plantes et des streptomycètes a été bien exploré, celui des *Eumycota* est encore très sous-exploité. Il est probable que ceux-ci vont donc fournir dans le futur de nouvelles pistes de molécules antibiotiques. Les *Eumycota* continuent néanmoins de contribuer activement au catalogue de médicaments. Certains ont des rôles essentiels en médecine moderne. Actuellement, sur les vingt molécules les plus prescrites, six ont une origine fongique. La pénicilline ou ses dérivés restent toujours les antibiotiques les plus prescrits. Les lovastatines sont des polycétides anticholestérolémiques largement prescrits chez les personnes âgées. La cyclosporine A est très efficace pour abaisser les défenses immunitaires avec peu d'effet secondaire et a donc permis le développement des greffes d'organe.

La pharmacopée chinoise utilise aussi de nombreux *Eumycota* sous forme de poudre broyée. Les deux espèces les plus utilisées sont *Ganoderma lucidum* et *Cordyceps militaris*. Ils produisent de nombreuses molécules ayant des activités anticancéreuses, anti-inflammatoires, anti-oxydantes, anti-virales, anti-microbiennes, anti-diabétiques, anti-age...



Figure 11 : Deux champignons très utilisés en médecine chinoise. A gauche, *Ganoderma lucidum* à droite *Cordyceps militaris*. Ce dernier a parasité une larve d'insecte qui est enfouie dans le sol. Les champignons sont réduits en poudre avant d'être pris en décoction (infusion).

La médecine chinoise repose beaucoup sur les effets synergiques de mélanges. Cet effet existe donc déjà dans les champignons qui produisent des cocktails de substances aux effets multiples. En occident, des micro-algues, comme les *Chlorella*, sont utilisées comme compléments alimentaires pour renforcer le tonus. Ils fonctionnent selon le même principe d'effets synergiques de plusieurs molécules dont des acides gras, protéines, vitamines et des oligoéléments. Elles peuvent aussi fixer des toxines et ainsi restaurer la flore microbienne intestinale.

7. Exemple de l'utilisation des microorganismes eucaryotes dans la recherche fondamentale

Les protistes eucaryotes sont utilisés dans des applications technologiques. Encore une fois les *Eumycota* sont les principaux contributeurs. Leurs capacités métaboliques sont en effet largement mises à contribution. Une partie des métabolites secondaires qu'ils fabriquent sont colorés et ont donc des usages en teinturerie. Les lichens sont très appréciés comme source de pigments naturels dans les tons jaunes, rouges, brun, beiges... Les lichens produisent plus de 600 métabolites secondaires, dont plus de 90% leur sont spécifiques. Outre leur utilisation en pharmacie et en teinturerie, les lichens sont aussi utilisés dans la parfumerie. Les huiles essentielles sont extraites et utilisées à raison de un à deux pourcents dans les parfums. Elles confèrent des odeurs de mousse et permettent une meilleure tenue du parfum sur la peau.

L'utilisation de composés organiques volatiles produits par les champignons sera probablement mise à contribution dans le futur pour produire des énergies propres. Par exemple, *Gliocladium roseum*, un *Ascomycota* *Leotiomyces* endophyte aussi connu sous le nom d'*Ascocoryne sarcoides*, est capable de synthétiser un mélange complexe de molécules volatiles à huit carbones contenant des alcanes, des alcènes, des alcools... De nombreux *Eumycota* produisent ce type de molécules, mais en quantités beaucoup plus faibles.

Les technologies de l'énergie font déjà appel aux champignons *Eumycota* pour produire des biocarburants de première et seconde génération, ainsi qu'à des micro-algues eucaryotes pour produire les biocarburants de troisième génération (**1^{ère} génération à partir des plantes alimentaires, la 2^{ème} est déchets des plantes et la 3^{ème} à partir des μ O particulièrement micro-algues**).

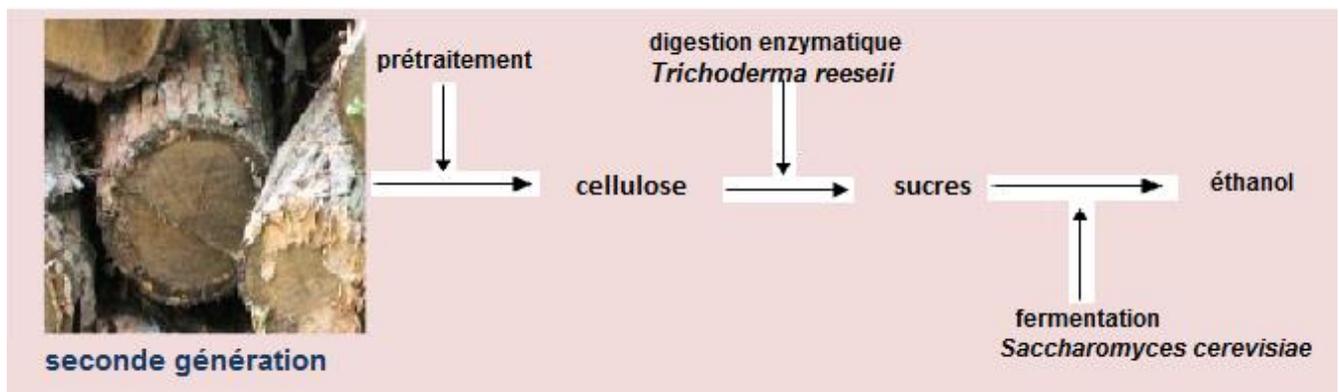


Figure 12 : Biocarburant 2^{ème} génération

Les enzymes utilisées par les champignons pour dégrader la biomasse végétale sont aussi le centre d'intérêt d'autres industries que celle des biocarburants. Ils intéressent beaucoup l'industrie papetière dans le but d'obtenir des bio-procédés non polluants de blanchiment de papier. De même, les enzymes intervenant dans la dégradation de la lignine sont actifs vis à vis d'autres composés polluants comme les colorants, les polyphénols etc. Les *Eumycota* font donc l'objet d'étude de faisabilité de bioremédiation pour décontaminer les sols ou les eaux. Ils sont en effet capables de venir à bout de composés phénoliques difficiles à dégrader, de plastiques et autres composés xénobiotiques. Leur paroi fixe les métaux lourds et peuvent être utilisées pour purifier l'eau. Les micro-algues, surtout les micro-algues *Viridiplantae*, peuvent quant à elle être utilisées pour purifier les eaux eutrophisées riches en phosphates ou nitrates, comme celles en fin d'épuration dans les stations. La

biomasse algale produite peut ensuite être utilisées à divers usages comme la production d'engrais, d'acides gras, de vitamines... Les levures sont souvent mises à contribution pour produire des enzymes ou des métabolites d'intérêt pharmaceutique, agro-alimentaires ou autres. Dans la plupart des cas, elles sont modifiées génétiquement pour obtenir le produit désiré. Elles peuvent être aussi adaptées de la même manière pour utiliser des sources de carbone moins chères que des hexoses, comme par exemple des pentoses présents en grande quantité dans biomasse végétale et souvent non utilisés. Par exemple, *Saccharomyces cerevisiae* a été modifiée pour produire de l'insuline, du glucagon, l'antigène de surface du virus de l'hépatite en vue de vaccination, de l'hirudine qui est un facteur anticoagulant, des vitamines, des stéroïdes et des stéroïdes...

6.1. Les parasites de l'homme et de ses animaux commensaux

L'impact des protistes eucaryotes sur la santé de l'homme ne se situe pas qu'au niveau de la production de médicaments. En effet, ils sont la cause de nombreuses maladies. On peut classer ces maladies infectieuses en deux groupes en fonction des agents responsables. Les protozoaires parasites ont généralement la capacité d'attaquer l'homme sain et ont mis au point des stratégies sophistiquées pour envahir leur hôte et se propager à de nouveaux hôtes. Au contraire, la plupart des champignons sont des pathogènes opportunistes qui vont profiter de la faiblesse de leur hôte pour le coloniser; en général ces parasites ne peuvent pas persister si le système immunitaire est efficace.

Dans son rapport annuel de 2015, l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS) cite les diarrhées comme la septième cause de mort et la deuxième après le virus du SIDA comme cause de décès par maladie infectieuse. Chaque année, on dénombre environ 1,7 milliards de cas et 1,5 millions de mort. Ces diarrhées sont particulièrement meurtrières chez les enfants souffrant de malnutrition et provoquent 760 000 morts par an chez ceux de moins de cinq ans. La bactérie *Escherichia coli* et des rotavirus semblent en être les causes principales. Cependant, une partie est causée par des protozoaires comme *Entamoeba histolytica*, *Giardia intestinalis* ou *Blastocystis hominis*. *Entamoeba histolytica* serait responsable de plus de 10 000 décès selon l'étude de 2013.

En 2015, il n'existe toujours pas de vaccin efficace contre les parasites car la plupart ont des mécanismes d'échappement au système immunitaire. Cette stratégie fait partie de leur adaptation à la vie parasitaire et empêche donc la définition d'antigènes stables qui pourrait être utilisés.

De même, ces protéines sont généralement très polymorphes dans les populations probablement pour permettre les réinfections multiples. Il est donc probable qu'un vaccin efficace devra agir contre des protéines présentes à la surface des différents parasites aux différentes étapes du cycle.

La dernière stratégie de lutte contre les protozoaires parasites est la chimiothérapie. Du fait de la grande ressemblance de la biologie des parasites avec celle de nos propres cellules - nous sommes tous des eucaryotes ! - les traitements disponibles pendant longtemps étaient inefficaces et souvent dangereux. Souvent, les médicaments issus des médecines traditionnelles étaient les plus performants. De plus, des résistances apparaissent rapidement rendant délicate l'utilisation à grande échelle des médicaments.

6.2. Les parasites des plantes et des autres eucaryotes

Contrairement aux animaux chez qui les bactéries et les virus ont les rôles les plus importants comme pathogènes les champignons *Eumycota* et *Oomycota* sont les principaux parasites chez les plantes, puisqu'ils sont responsables de 85% des maladies.

Notez que quelques protozoaires sont aussi capables d'infecter les plantes. Dix espèces de pathogènes émergentes qui inquiètent le plus les agronomes ; neuf sont des champignons... Sur nos cultures, les dommages qu'ils causent sont aux mêmes niveaux que ceux entraînés par les insectes ou les mauvaises herbes. On estime que les champignons détruisent annuellement 15% des cultures, soit l'équivalent de la consommation de 600 millions d'êtres humains !

Le pathogène le plus important au niveau mondial est *Magnaporthe grisea/oryzae* qui infecte l'orge et surtout le riz, l'aliment de base pour plus de la moitié de l'humanité.

Bien que très différents phylogénétiquement, les stratégies utilisées par les *Eumycota* et les *Oomycota* pour envahir leurs hôtes sont très similaires. On classe en deux types de champignons pathogènes de plantes, les pathogènes virulents qui causent des maladies sévères et les « non agressifs » qui causent des symptômes légers. On distingue aussi les champignons biotrophes qui peuvent vivre sur la plante lorsqu'elle est en vie et les champignons nécrotrophes qui tuent leur hôte et se nourrissent des matières mortes. D'autres espèces ont des stratégies qui vont intervenir successivement les deux types de styles de vie ; ils sont dits héli-biotrophes. Les biotrophes sont souvent obligatoires et ont besoin de garder la plante en vie pour poursuivre l'infection. Ces derniers ne sont généralement pas capables de pousser sans leur hôte ce qui complique leur étude.

Avant même son entrée dans la plante, le champignon entame un dialogue moléculaire avec elle. Il émet des molécules signal qui peuvent être des composants de sa paroi, des métabolites secondaires, des radicaux libres ou des petites protéines appelées « effecteurs ».