

Parasitisme

Écologie et évolution
des interactions durables

Claude Combes

Professeur émérite à l'université de Perpignan
et membre de l'Académie des Sciences

Laurent Gavotte

Maître de conférences à l'université de Montpellier

Catherine Moulia

Professeure à l'université de Montpellier

Mathieu Sicard

Professeur à l'université de Montpellier

DUNOD

Crédits des illustrations

Illustration de couverture : © Bruno Guénard/Biosphoto ;
page 12 : lucaar/Fotolia.com ; page 16 : Mine Altinli/Marc Ravallec ;
page 116 : Nelson Sirlin/Shutterstock.com ; page 135 : image tirée
du film de Gilles San Martin/Wikipédia ; page 156 : Jubal Harshaw/
Shutterstock.com ; page 159 : Petr Bonek/Fotolia.com ;
page 168 : Kateryna Kon/Shutterstock.com ;
page 197 : Nik Bruining/Shutterstock.com

Les cycles en fin d'ouvrage ont été réalisés par **Manon Villa**.

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, Paris, 2018
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-078381-6

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Avant-propos

La révolution génétique a largement laissé de côté les êtres parasites, au point qu'ils ont été quasi-ignorés par les plus grands ouvrages sur l'évolution du Vivant. Oh ! Bien sûr, quelques groupes présentant une menace immédiate pour la santé humaine ou pour celle des espèces domestiquées ont fait l'objet de recherches approfondies (et riches de résultats !) de la part des médecins et des vétérinaires. Toutefois, à ces exceptions près, les recherches sur le monde des parasites n'ont révélé que depuis très peu de temps pourquoi ils représentent une dimension fascinante de la vie.

Lorsqu'on se penche sur le passé de notre planète, il est impressionnant de réaliser à quel point les parasites ont « éclaboussé » le monde vivant par leur propre diversité, mais également en s'agrippant à des branches diverses de leurs arbres phylogénétiques... pour y trouver des hôtes. Certains sont restés très longtemps liés à ces hôtes chez lesquels ils ont suivi leur propre évolution, d'autres ont saisi les occasions d'aller prospérer sur d'autres branches phylogénétiquement éloignées mais écologiquement proches !

Les parasites impressionnent par bien des aspects qui sont inattendus pour des êtres aussi peu « visibles » : par exemple leurs taux de multiplication souvent extraordinaire, leurs modes de circulation efficaces dans tous les écosystèmes, leurs stratégies « gagnant-gagnant » avec les hôtes, les échanges de gènes avec ces derniers. On peut même se demander si le nombre d'espèces n'est pas quelquefois plus riche en espèces parasites qu'en espèces libres, et si autant de processus sont à l'œuvre, sinon plus, que ceux qui gouvernent les systèmes proies-prédateurs. S'ils en avaient eu connaissance, les plus grands philosophes des Lumières auraient été découragés par les « inventions » de la sélection naturelle chez les parasites, ces penseurs pour qui la nature était « bonne »...

Dans le monde contemporain, à l'opposé des rêveries de Rousseau, la biosphère est chaque jour davantage agressée. Lorsque les écosystèmes se modifient, à la suite par exemple de migrations ou de changements climatiques, les populations d'hôtes et de parasites sont confrontées à de nouvelles pressions sélectives. Les conséquences sont toujours difficiles à prévoir, aussi bien pour les hôtes que pour les parasites. Pourtant, cette prédiction est un enjeu considérable pour l'espèce humaine. Certes, il ne faut pas perdre de vue que des changements majeurs se sont déjà produits au cours de l'évolution des primates, lorsque les Hommes modernes ont quitté l'Afrique pour se répandre en Eurasie. La confrontation avec des parasites « nouveaux » a pu redistribuer les cartes (les gènes...) au moins localement. Les conséquences du parasitisme sur les populations de notre époque sont certainement amplifiées par les changements globaux de l'environnement tandis que les procédés d'édition récents de l'ADN offrent de nouvelles et excitantes dimensions aux recherches. L'écologie et la biologie moléculaire se retrouvent...

Le présent ouvrage est une synthèse entre les connaissances déjà acquises vers l'an 2000 et celles qui ont été publiées depuis lors. Il rendra un grand service aux biologistes de formations très diverses car il ouvrira de nouvelles portes à la réflexion, aussi

bien sur le monde des virus, des bactéries ou des métazoaires parasites, que de ceux de la coopération et du mutualisme, et sur le fonctionnement et l'évolution du monde vivant dans son ensemble. Le lecteur comme l'étudiant ou l'enseignant, découvrira ainsi l'incroyable « ingéniosité » de la sélection naturelle dans le monde des interactions durables, et son rôle dans les aventures de la planète bleue.

Claude Combes

Remerciements

Nous remercions très chaleureusement les collègues qui ont relu des parties conséquentes du manuscrit et nous ont apporté de précieux commentaires :

Sophie Beltran-Bech, Maître de conférences à l'Université de Poitiers

Christine Braquart-Varnier, Professeure à l'Université de Poitiers

Chantal Kleman, Professeure agrégée de SVT Académie de Grenoble

Anne-Sophie Gosselin-Grenet, Maître de conférences à l'Université de Montpellier

Coralie Martin, Chargée de recherche à l'INSERM (MNHN-Paris)

Carole Smadja, Chargée de recherche au CNRS (Montpellier)

Frédéric Thomas, Directeur de recherche au CNRS (Montpellier)

Nous remercions également Manon Villa (Doctorante à l'Université de Montpellier) pour la réalisation de tous les cycles en annexes et Karine Gavotte-Ballanédia pour ses nombreuses corrections et relectures.

Table des matières

Avant-propos	3
Introduction. L'interaction durable	11
1 L'univers des parasites	17
1. Qu'est-ce qu'un parasite ?	17
1.1 Pourquoi parasiter ?	17
1.2 Comment parasiter ?	21
1.3 Qui parasite et qui est parasité ?	23
2. Un parasite doit se transmettre	26
2.1 Le cycle parasitaire	26
2.2 Notion de succession d'hôtes dans le cycle	32
3. Diversité des routes	36
4. L'identité des partenaires	37
4.1 Les hôtes vus par les parasites : l'identification	37
4.2 Les parasites vus par les parasitologues : la nomenclature	41
2 L'écologie des parasites	47
1. Niche écologique et spécificité	47
1.1 La niche des parasites	47
1.2 La dimension « espèce hôte » de la niche parasitaire	50
1.3 Contraintes et avantages de la spécificité	57
2. Populations, communautés et distributions des parasites	62
2.1 Fragmentation par les populations hôtes	62
2.2 Fragmentation par les individus hôtes	63
2.3 Fragmentation des espèces hôtes	64
2.4 Les termes d'écologie parasitaire	64
2.5 Les distributions parasitaires : sous le signe de l'hétérogénéité	66
3. Compétitions et interactions complexes	72
3.1 La compétition intraspécifique	72
3.2 La compétition interspécifique	77
3.3 Des interactions interspécifiques complexes	80
3 Parasites, populations et écosystèmes hôtes	83
1. L'impact des parasites sur les populations hôtes : mortalité additive <i>versus</i> compensation	84

2.	L'impact des parasites sur la compétition interspécifique hôte: l'arbitrage parasitaire	87
3.	Migrations: les « chocs d'hôtes »	88
3.1	Le principe de « choc d'hôtes »	88
3.2	Les parasites: une aide à l'invasion	90
3.3	Les parasites des autres: une barrière à l'invasion	91
4.	Colonisation: la dimension de l'écosystème	92
4.1	Les îles	92
4.2	Les écosystèmes en rétrécissement	93
5.	Spéciation: des parasites et des espèces hôtes	94
6.	Prédation: les parasites des aiguilleurs des réseaux trophiques	96
6.1	Les équilibres au sein des interactions prédateurs/proies	96
6.2	L'orientation de la relation prédateur/proie	98
7.	Stabilité: la connectance	100
4	La diversification des parasites	102
1.	Quels moteurs pour la diversification ?	102
2.	Spéciation des parasites sur des hôtes allopatriques	104
3.	Spéciation des parasites sur des hôtes sympatriques: la spéciation alloxénique	107
4.	Spéciation des parasites à l'intérieur d'un seul hôte: la spéciation synxénique	111
5.	La co-diversification ou co-spéciation	112
5	Les courses aux armements	117
1.	La Reine Rouge	117
1.1	Le paysage adaptatif de Sewall Wright	118
1.2	La théorie de la Reine Rouge de Leigh Van Valen	119
2.	L'évolution c'est les autres: la co-évolution hôte-parasite	120
2.1	Éviter ou éliminer les parasites représente un coût pour l'hôte	120
2.2	La course ne se fait jamais à deux	122
2.3	Le jeu des gendarmes et des voleurs	123
6	Les gènes pour rencontrer	124
1.	Produire plus: augmenter la fécondité	124
2.	Produire mieux: les notions de favorisation et de manipulation	128

3. Des parasites qui trouvent le lieu de « rendez-vous »	131
4. Des parasites qui attirent les hôtes vers le lieu du « rendez-vous »	134
5. Des parasites toujours à l'heure « du rendez-vous »	135
6. La manipulation	142
6.1 Faire déplacer l'hôte-amont vers l'hôte-aval	142
6.2 Modifier des caractères de l'hôte-amont susceptibles de faire déplacer l'hôte-aval vers lui	145
6.3 Les microparasites manipulent également leurs hôtes !	149
6.4 La manipulation par les parasitoïdes : les marionnettistes	151
7. La favorisation en question	152
7.1 Le changement n'a de valeur adaptative ni pour le parasite, ni pour l'hôte	153
7.2 Le changement est une « réponse adaptative » avantageuse seulement pour l'hôte	154
7.3 Le changement avantage la transmission du parasite mais pas seulement...	155
7.4 Le changement est dû au parasite mais n'est pas avantageux pour lui	155

7 Les gènes pour éviter 157

1. Éviter les insectes parasites ou vecteurs de parasites : apparences et comportements	158
1.1 Les rayures du zèbre	158
1.2 Le groupe fait la force, ou pas...	160
2. L'« hygiène » : un rempart contre les parasites	161
2.1 Le bétail choisit le lieu de son repas	161
2.2 La propreté des chiens	162
2.3 Construire un nouveau nid ou en réutiliser un usagé	162
3. Mises en quarantaine et sacrifices	163
3.1 Se méfier des inconnus : la mise en quarantaine	163
3.2 Donner la mort ou se la donner	164
4. Le recours aux mercenaires	166
5. L'utilisation de « médicaments »	166
6. La maison des Hommes	167

8 Les gènes pour tuer 169

1. Les armes comportementales	170
1.1 L'épouillage chez les antilopes et les abeilles	170
1.2 Médicaments et potions	171

2. Les armes immunitaires	172
2.1 Que faut-il pour faire un système immunitaire ?	172
2.1 Les deux composantes de l'immunité induite	173
3. Tuer tous les parasites serait trop « coûteux » : faire la part du feu	177
9 Les gènes pour survivre	179
1. Le parasitisme de nid	179
1.1 Le nid des autres	179
1.2 La chenille et la fourmi	184
2. Les stratégies de discrétion	186
2.1 Les molécules de camouflage	186
2.2 Les stratégies d'abri	188
3. Les stratégies de confrontation	190
3.1 Les trypanosomes face au système immunitaire	190
3.2 Les stratégies de combat	192
4. Les stratégies de manipulation	193
5. Les stratégies de collaboration	194
5.1 Collaboration procaryote-eucaryote	194
5.2 Collaboration virus-eucaryote	195
6. Les stratégies de prise d'otage	196
10 Les gènes pour exploiter	198
1. Exploiter une cellule	198
1.1 Exploiter la machinerie moléculaire existante	198
1.2 Réaménager la cellule à sa convenance	199
1.3 Détourner les spécialisations cellulaires à son avantage	203
1.4 Exploiter sans pénétrer	205
2. Exploiter un organisme	206
2.1 Les trématodes et la redistribution des ressources	206
2.2 Le sexe revu et corrigé	209
3. Exploiter un super-organisme	212
4. Exploiter une population	213
11 L'évolution de la virulence	216
1. Virulence, résistance et filtres	216
1.1 L'histoire ne se termine pas toujours bien	217
2. Les différentes facettes de la virulence	221
2.1 Mort de l'hôte et valeur sélective du parasite	222

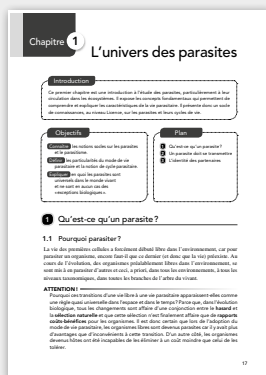
2.2	État de santé de l'hôte et valeur sélective du parasite	223
2.3	Fécondité de l'hôte et valeur sélective du parasite	224
2.4	Fécondité/multiplication du parasite et valeur sélective du parasite	225
2.5	Influence de l'environnement sur la valeur sélective du parasite	226
12	Parasitisme et évolution	228
1.	Parasitisme et biodiversité	228
2.	L'origine et le maintien de la reproduction sexuée	231
3.	La sélection sexuelle	236
3.1	La sélection sexuelle chez les parasites	237
3.2	La sélection sexuelle chez les hôtes	237
13	Parasitisme et humanité	241
1.	L'espèce humaine : une espèce hôte particulière	241
2.	Les rencontres entre Hommes et parasites	243
2.1	Nouveaux mondes, nouveaux parasites	243
2.2.	Plus le monde est anthropisé, plus l'Homme est parasité	244
3.	Les grandes endémies	248
3.1	La tuberculose	249
3.2	Le paludisme ou malaria	250
3.3	La schistosomose ou bilharziose	252
4.	Pressions de sélection et fardeaux parasitaires	256
4.1	Les coûts sociaux directs et indirects	256
4.2	La sélection de résistances contre les parasites	257
4.3	Les zoonoses : en expansion ?	258
4.4	« Fin de l'humanité » : faut-il craindre les parasites ?	261
	Les cycles parasitaires	265
	Bibliographie	311
	Index des organismes	315
	Index thématique	321

À la découverte de votre livre

1 Ouverture de chapitre

Elle donne :

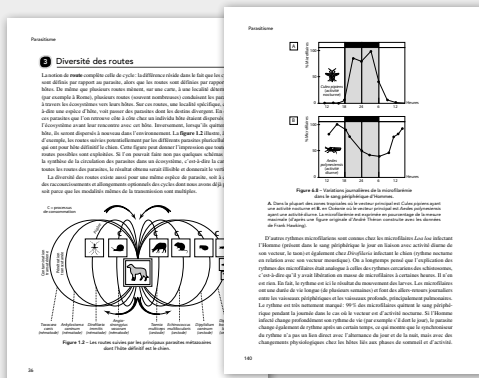
- une **introduction** aux sujets et aux problématiques abordés dans le chapitre
- un **rappel des objectifs** pédagogiques
- le **plan** du chapitre



2 Le cours

Le cours, concis et structuré, donne :

- un **rappel des définitions** clés
- des **schémas** pour maîtriser le cours
- des **exemples** reliés au cours

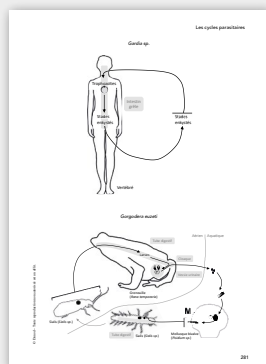


3 En fin d'ouvrage

- Les **cycles** des parasites cités en exemple
- Un **index** des organismes
- Un **index** thématique

4 Ressources numériques

Retrouvez sur www.dunod.com, la bibliographie complète de l'ouvrage



Introduction

L'interaction durable

Les richesses produites par les êtres vivants peuvent être regroupées en quatre types :

- la matière (molécules, cellules, organes, organismes...);
- les procédés (réactions chimiques, enzymatiques...);
- le travail au sens physique (déplacement, soin aux juvéniles...);
- les réalisations physiques modifiant l'environnement (nids, galeries, maisons...).

Ces richesses, sans exception, sont codées par le génome des organismes (c'est-à-dire par leur génotype) et constituent au sens littéral leur phénotype. Dans ce livre, le phénotype sera entendu dans le sens proposé par Richard Dawkins, à savoir l'ensemble des manifestations anatomiques, physiologiques et comportementales du génotype d'un organisme : i) dans ses propres limites physiques (l'individu lui-même) et ii) dans ses interactions avec l'environnement abiotique et biotique (dans les limites physiques des autres organismes). Il s'agit donc du **phénotype étendu** à toutes ses manifestations.

Les richesses ainsi produites par chaque organisme suscitent les convoitises d'autres êtres vivants qui vont utiliser différentes stratégies pour se les approprier.

La plus simple et « pacifique » consiste à recycler les richesses des organismes morts : c'est la stratégie des détritivores et des charognards qui utilisent cette voie, tout comme celle du bernard-l'hermite qui va occuper les coquilles de gastéropodes morts et donc utiliser une part des richesses produites.

La **prédation** sera une seconde expression bien plus « violente » d'appropriation d'énergie. Ainsi, à chaque instant, sur l'ensemble de notre planète, dans les prairies et les forêts, dans les lacs et les rivières, à la surface des mers et au plus profond des océans, des milliards d'êtres vivants sont les proies d'autres êtres vivants. On parle de **systèmes prédateurs-proies**.

Parfois les appropriations de matière se font en « bonne entente » entre deux organismes d'espèces différentes qui trouvent un intérêt réciproque à échanger des richesses, c'est ainsi que fonctionnent les **mutualismes** (par exemple, l'algue et le champignon du lichen échangent des éléments qui sont indispensables à leur survie commune).

Enfin, il existe une quatrième voie possible qui consiste à retirer de l'énergie d'un autre organisme sans pour autant qu'il soit mort, qu'il soit une proie ou qu'il en retire lui-même un quelconque avantage : il s'agit du **parasitisme**.

Quand on se place à l'échelle des individus, les différences fondamentales entre les systèmes prédateurs-proies et hôtes-parasites peuvent être résumées comme suit :

- l'interaction entre le prédateur et la proie (quand un chat attrape une souris ou quand la grenouille capture un insecte) est instantanée ou quasi instantanée. Tout au plus, elle se prolonge le temps d'une poursuite et de la digestion de la matière organique.

Dans tous les cas, le prédateur n'exploite que la première des quatre richesses du vivant : la matière de sa proie.

- l'interaction du parasite avec l'hôte s'installe dans la durée, le plus souvent jusqu'à ce que la mort d'un des deux protagonistes vienne l'interrompre. Grâce à cette prolongation dans le temps de l'interaction, le parasite est en mesure d'exploiter non seulement la matière de son hôte, mais également les trois autres richesses du vivant : procédés, travail et réalisations. La matière organique elle-même ne constitue plus uniquement une source d'énergie, mais devient l'habitat même du parasite. À l'échelle de la **biosphère**, on considère souvent le passage global d'énergie des hôtes vers les parasites comme négligeable par rapport au passage global d'énergie des proies vers les prédateurs. Mais une chose est sûre, c'est que ce type d'interaction, parce qu'elle se prolonge à l'échelle des individus, devient infiniment riche de conséquences sur le fonctionnement et l'**évolution** du monde vivant.

Remarque Notons qu'à l'inverse des prédateurs qui sont bien visibles, au moins au moment de s'attaquer à leur proie, les parasites sont des acteurs de l'ombre. Bien que certains d'entre eux puissent être de grande taille et parfaitement visibles, leurs interactions avec leurs hôtes sont, elles, beaucoup plus difficiles à observer. C'est la raison pour laquelle la première illustration de cet ouvrage ne représente pas les parasites présents dans le pelage d'un impala mais l'impala lui-même tandis qu'il s'épouille avec ses incisives pour se débarrasser d'une partie de ces intrus indésirables.



Dans la suite de cet ouvrage, nous définirons le parasitisme et le mutualisme comme deux formes de **symbiose** : au sens premier du grec *sumbiôsis* (vivre ensemble), cette notion impliquant une vie commune s'installant dans la durée entre organismes d'espèces différentes.

ATTENTION !

Outre son sens premier, le terme « symbiose » est quelque fois utilisé à tort comme synonyme de « mutualisme », mais plus fréquemment et de manière plus partagée, la « symbiose » qualifie une association où les partenaires vivent une proximité physique étroite, du type « l'un dans l'autre » : le plus petit des deux partenaires peut ainsi vivre à l'intérieur du plus grand. La symbiose peut alors être mutualiste (l'algue dans les cellules du champignon des lichens) ou parasitaire (le *Plasmodium*, agent du paludisme, dans les globules rouges de l'Homme).

Étant donné i) les dérives d'emploi du terme de symbiose dans la littérature scientifique comme dans le vocabulaire courant et ii) les besoins de précision de la notion de parasitisme, Claude Combes, en 1995, a proposé de remplacer le qualificatif de « symbiose » par celui d'« **interactions durables** » qui s'applique aux relations inter-organismes inscrites dans la durée qu'elles soient de type mutualiste (existence de bénéfices pour les deux partenaires) ou qu'elles soient de type parasitaire (seul le parasite retire un bénéfice de l'association).

Remarque Les nombreux organismes qui s'associent durablement à d'autres appartiennent à des groupes taxonomiques très différents et l'association revêt une infinité de modalités distinctes. Au premier abord, on peut avoir l'impression qu'il n'existe rien de commun entre un virus, une bactérie symbiotique, une mitochondrie, un trypanosome, une douve du foie, une tique et le poussin du coucou. Pourtant tous ces organismes réalisent une interaction durable avec un hôte, ce qui leur donne une unité conceptuelle et les place sous des auspices évolutifs communs. Peu importe la position taxonomique des partenaires, peu importe la manière dont est réalisée l'interaction, peu importe même que les bénéfices et les coûts de l'association puissent se répartir très inégalement.

L'interaction durable entre organismes, qu'elle soit mutualiste ou parasitaire, présente quatre conséquences majeures, liées au fait que des génomes existent côte à côte, faisant du système un **super-organisme**, possédant un **super-génome** et donc un phénotype étendu.

- Première conséquence des interactions durables : par l'intermédiaire de molécules ou de structures plus complexes, le **génome** du **symbiote** (le plus petit, souvent hébergé physiquement, parasite ou mutualiste) peut modifier le phénotype de l'**hôte** (le plus grand, souvent hébergeur physiquement, à son total désavantage ou à son propre profit).

L'un de ces phénotypes étendus les plus élaborés et les plus fascinants au sein des interactions durables, a lieu dans les associations hôtes-parasites. Il met à profit un échange de **signaux** entre partenaires, échange rendu possible par la formidable unicité de la chimie du vivant, aboutissant à ce que nous appellerons la **manipulation** de l'hôte, c'est-à-dire la modification de la physiologie et le comportement de cet hôte au profit de la réalisation du cycle de vie du parasite. On identifie et caractérise de plus en plus finement les influences des **gènes** de parasites sur ces aspects de la biologie des hôtes (pour favoriser la transmission d'hôte à hôte, l'exploitation de l'hôte, l'évasion du système immunitaire...).

Remarque On peut se demander s'il existe une seule interaction durable, parasitaire comme mutualiste, qui n'implique pas une manipulation, fut-elle subtile, par le ou les symbiotes, c'est-à-dire s'il existe un seul animal libre qui ne doive sa physiologie ou ses comportements qu'à ses propres gènes.

- Deuxième conséquence de l'interaction durable : toute interaction entre des organismes **hétérospécifiques** s'installant dans la durée induit une forte probabilité pour que, dans le super-génome ainsi assemblé, certaines fonctions soient codées en double (par un gène ou un ensemble de gènes).

Lorsque ces redondances de gènes existent, si l'une des copies dans un des génomes en interaction subit une **mutation délétère**, celle-ci ne sera pas forcément contre-sélectionnée (c'est-à-dire éliminée) puisque la fonction codée est assurée par l'autre partenaire. Les gènes affectés par ce type de sélection ne codent évidemment pas pour des fonctions nécessaires en dehors de toute interaction durable. Ainsi, ne seront pas concernées de nombreuses fonctions hôtes qui doivent être remplies en absence d'interaction, ou certaines fonctions des parasites nécessaires à la réalisation des phases du cycle de vie qui se déroulent en dehors de l'hôte. D'une manière générale, si l'inactivation d'une des copies du gène ne modifie pas la valeur sélective de celui qui le porte ou mieux, si elle l'augmente (ne plus fabriquer une protéine tout en maintenant la fonction, *via* celle du partenaire, permet au minimum une économie métabolique), aucune **pression de sélection** ne contre-sélectionnera la mutation. Les gènes ainsi perdus deviendront des pseudogènes (présentant la structure générale du gène mais ne permettant plus d'expression à cause de mutations) ; ils pourront même complètement disparaître du génome à terme.

D'une manière générale, ce sont les organismes symbiotiques, abrités dans leurs hôtes, qu'ils soient mutualistes ou parasites, qui perdent les gènes, du simple fait que la symbiose est obligatoire pour eux et donc que l'absence de fonction est systématiquement compensée par l'hôte qui les abrite. Pour ce dernier, seuls les individus « infectés » pourraient compter sur cette compensation. Et ce n'est que dans le cas des symbioses obligatoires fixées (primaires) dans une population voire dans une espèce hôte, que de tels phénomènes de perte de fonction existeront, de manière similaire aux **micro-organismes**, chez le partenaire qui héberge. En effet, toutes les études portant sur les symbiotes mutualistes ou parasitaires mettent en avant des simplifications morpho-anatomiques (régression des appareils locomoteurs, digestifs...) ou biochimiques (inactivation/disparition de voies métaboliques, enzymes, hormones...). C'est ainsi que *Taenia solium*, le ver solitaire, a perdu son tube digestif (il ne produit plus d'endoderme) et sa voie de biosynthèse de la lysine (un acide aminé) : pourquoi dépenser de l'énergie pour construire une machinerie complexe avec des cellules spécialisées et des enzymes associées lorsque l'hôte se charge de la fonction ?

- **Exemples** Ce mécanisme évolutif est poussé à l'extrême chez certains organismes (en dehors des virus dont le génome est, par origine et par essence, réduit au minimum). C'est le cas par exemple chez *Buchnera aphidicola* (bactérie symbiotique mutualiste des pucerons). Elle possède un génome de 640 000 paires de bases

- codant pour quelque 583 gènes là où une bactérie standard comme *Escherichia coli* affiche plus de 4,6 millions de nucléotides codant pour plus de 4 200 gènes. Ce phénomène a été poussé à l'extrême chez les **mitochondries**, passées du statut de bactéries symbiotiques à celui d'**organites** totalement intégrés dans la cellule eucaryote, à la fois totalement dépendantes et totalement indispensables à cette dernière.

Quel que soit le partenaire de l'interaction durable qui est porteur du gène perdu, ceci a pour conséquence de le rendre complètement tributaire de cette interaction et l'engage sur une voie évolutive sans retour que l'on appelle la **dépendance**.

- Troisième conséquence de l'interaction durable : le partenaire symbiotique peut apporter dans l'association une fonction (codée par un gène ou un ensemble de gènes) que l'hôte réalise de manière moins performante ou qu'il ne possède pas, mais qui est avantageuse pour ce dernier.

Qu'il perde sa propre capacité à assurer seul la fonction ou qu'il en acquière une nouvelle qu'il ne possédait pas, l'hôte devient alors dépendant du symbiote. C'est cette caractéristique d'obligation qui fera souvent classer l'association dans un cadre mutualiste, davantage que l'absence de **coûts** associés à l'interaction ou de désavantages pour l'hôte.

ATTENTION !

Si l'on qualifie souvent le mutualisme d'« association à bénéfices réciproques », on voit qu'il s'agirait plutôt d'une « association à parasitisme réciproque ».

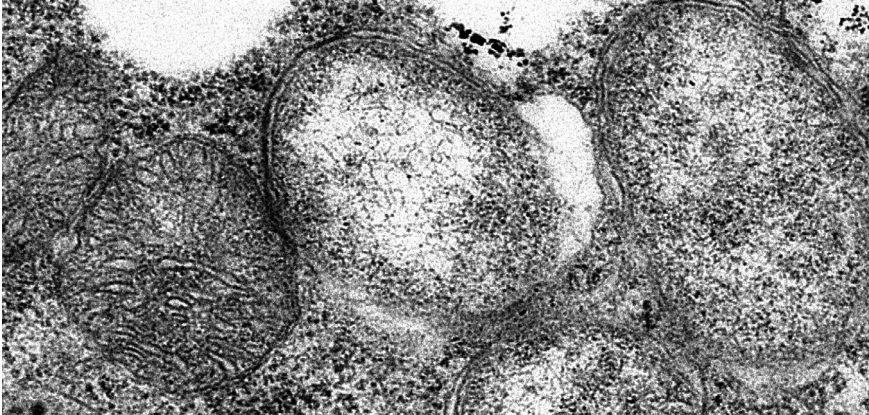
- Quatrième conséquence de l'interaction durable : l'association prolongée intime entre deux génomes est le lieu le plus privilégié qui puisse se concevoir pour des échanges de gènes entre organismes.

Les **transferts horizontaux** de gènes entre organismes d'espèces différentes (en opposition avec les transferts verticaux qui se produisent lors la reproduction sexuée) constituent une des découvertes les plus intrigantes et excitantes en génétique, et par conséquent en évolution, depuis le milieu du siècle dernier. Tout d'abord mis en évidence entre des bactéries, de tels phénomènes ont été depuis identifiés chez tous les groupes d'organismes. Un des exemples les plus avancés concerne toutes les espèces eucaryotes (et donc nous-mêmes) et les petits organites qui leur servent de centrale à énergie : les mitochondries. Ces organites essentiels de la cellule eucaryote actuelle ont pour ancêtre une α -protéobactérie qui est devenue symbiotique. Au cours du milliard et demi d'années qui se sont écoulées depuis cette « fusion » (endosymbiose) entre deux organismes issus de branches éloignées de l'arbre du vivant, au sein de l'interaction durable ainsi formée, le génome de la bactérie a subi une importante réduction en devenant un organite, et certains gènes codants pour des fonctions mitochondriales sont à présent localisés non plus dans le génome mitochondrial mais dans le génome nucléaire de la cellule « hôte ».

Pour conclure, les interactions durables sont infiniment nombreuses dans le monde vivant. Si certains mutualismes ont été identifiés comme fondamentales dans les **écosystèmes** qui nous entourent, le fait que les parasites soient peu ou non visibles les a longtemps fait ignorer des **écologues** et des **évolutionnistes**. Aujourd'hui, leurs

rôles essentiels dans l'équilibre et la dynamique des écosystèmes, ou comme moteurs évolutifs apparaissent clairement. Ainsi les parasites sont fortement impliqués dans des processus aussi divers que la régulation de la densité des populations, la structuration des écosystèmes, la **compétition** entre espèces ou l'acquisition de nouvelles formes de vie.

En fait il n'a certainement jamais existé depuis les premiers temps de l'histoire de la vie sur terre, d'organisme qui ne subisse ou n'établisse d'interaction durable avec un autre organisme.



Deux mitochondries (à gauche) et deux *Wolbachia* (à droite) côte à côte dans le cytoplasme d'un œuf de *Culex pipiens*. Ce cliché a été obtenu par microscopie électronique à transmission. Les mitochondries sont des organites dont les ancêtres sont des alpha-protéobactéries et les *Wolbachia* sont des alpha-protéobactéries. Le diamètre d'une *Wolbachia* est d'un peu moins d'un micromètre.