



HAL
open science

Bases Fondamentales de la Biologie : Observations et Expériences

Philippe Silar

► **To cite this version:**

Philippe Silar. Bases Fondamentales de la Biologie : Observations et Expériences. 2016, 978-2-9555841-1-8. hal-01401263

HAL Id: hal-01401263

<https://hal.science/hal-01401263>

Submitted on 23 Nov 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

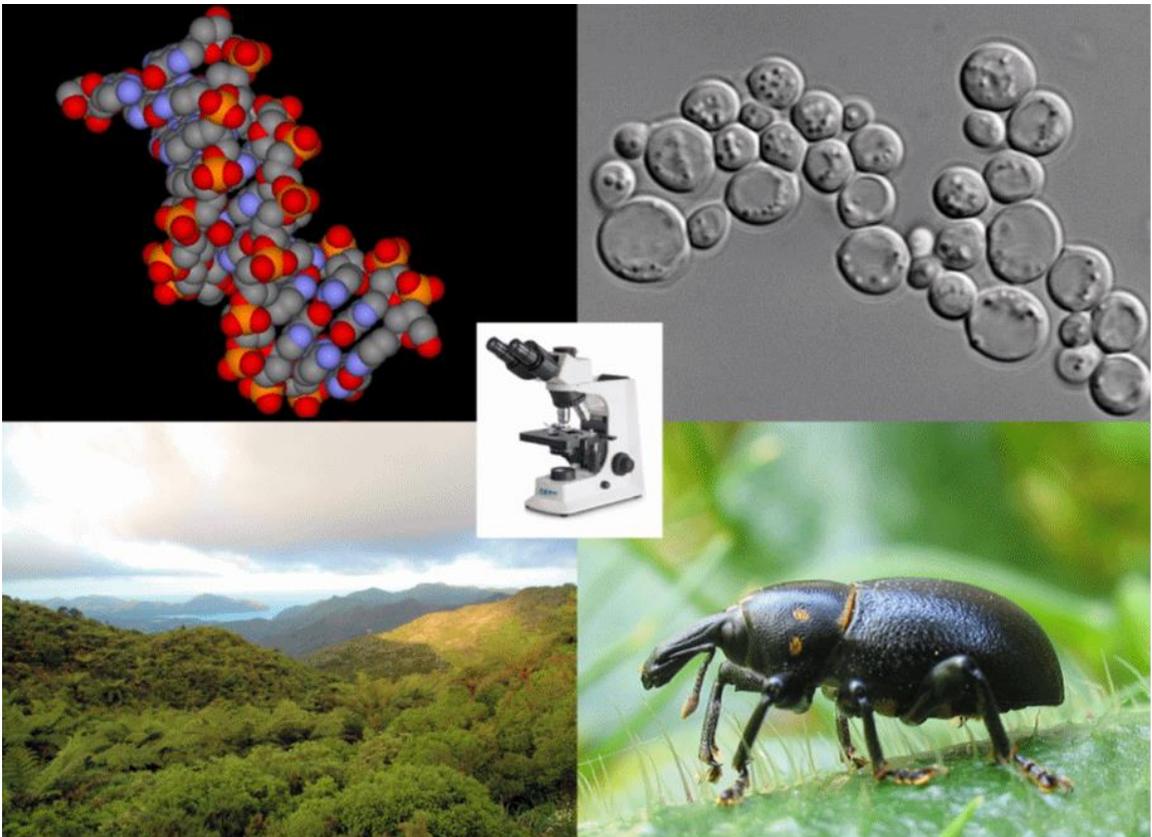


Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License

Bases Fondamentales de la Biologie

Observations et Expériences

Philippe SILAR



Bases Fondamentales de la Biologie: Observations et Expériences

Philippe Silar

Remerciements.

Merci à Stéphan d'avoir été patient pendant que je rédigeais ce livre, souvent le matin très tôt ou le weekend ! Merci à Pierre Grognet pour sa relecture efficace !

Mentions légales



Cette œuvre, création, site ou texte est sous licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Partage dans les Mêmes Conditions 4.0 International. Pour accéder à une copie de cette licence, merci de vous rendre à l'adresse suivante <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/> ou envoyez un courrier à Creative Commons, 444 Castro Street, Suite 900, Mountain View, California, 94041, USA.

Première édition : novembre 2016

ISBN : 978-2-9555841-1-8

EAN : 9782955584118

SOMMAIRE

Préface	1
Qu'est-ce que la vie ?	2
Les grandes caractéristiques de la matière vivante	2
La membrane plasmique et sa semi-perméabilité	3
Le métabolisme et les enzymes	6
L'information génétique	8
Démonstration de l'importance des trois composants du vivant : l'expérience de Jeon, Lorch & Danielli	12
Le problème du vitalisme en biologie: la matière qui compose les êtres vivants est-elle différente de la matière minérale ?	13
La spécificité de la vie réside dans la manière dont elle s'auto-organise	14
Un grand mystère : des molécules organiques à la première cellule	24
La génération spontanée n'existe pas	24
Les origines multiples des molécules organiques	26
De la vie ailleurs dans le cosmos ?	30
Le néodarwinisme reste le cadre de notre compréhension de l'évolution	33
Fixisme et finalisme en biologie	33
Le néodarwinisme ou la mutation précède la sélection	35
L'espèce existe-elle vraiment ?	38
Evolution complexifiante, réductrice et convergente	43
Trois sources de variations	46
Un aperçu de l'histoire et de la diversité de la vie sur terre	52
Les débuts de la vie, il y a environ quatre milliards d'année ?	53
La grande oxydation et ses conséquences	56
Après la grande oxydation	59
Deux, trois ou quatre grands types d'êtres vivants ?	61
Les procaryotes	67
Les eucaryotes	69
Interactions au sein du monde vivant : communautés, biocénoses et sociétés	74

Préface

Depuis deux siècles environ les nombreuses découvertes de la science biologique nous ont permis de poser un regard sur le monde qui nous entoure très différent de celui des époques précédentes: le mystère de la multiplication des organismes *via* la reproduction est en grande partie élucidé, les maladies infectieuses ne sont plus des punitions venant d'un être omnipotent ou malfaisant mais sont causées par des microbes dont il est possible de se prémunir, les lois de l'hérédité sont comprises et les espèces ne sont plus des entités fixes : elles évoluent selon les lois du néodarwinisme, *etc.*

Plus récemment, la quantité d'information en biologie a fortement augmenté, principalement grâce à l'augmentation du nombre des chercheurs impliqués et à l'émergence de multiples programmes qui visent à cataloguer la diversité des gènes et les modalités de leur expression. Ces programmes sont le pendant des grandes expéditions naturalistes des XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècles qui ont fait l'inventaire des espèces animales et végétales. Cet inventaire n'a d'ailleurs jamais cessé, car il reste toujours de nombreuses espèces inconnues. Il se prolonge par la classification phylogénétique du vivant et par des descriptions fines et exhaustives des espèces habitant les différents biotopes et des relations qu'elles entretiennent entre elles qui sont permises par les méthodes de séquençages à haut débit. Si ces programmes vont certainement permettre de mieux comprendre la vie dans toute sa diversité, ils masquent dans une certaine mesure les constantes du vivant. Le but de ce livre est donc de résumer, principalement pour les étudiants en biologie des cycles de licence et de master des universités, les grandes caractéristiques du vivant. Sa lecture nécessite donc la connaissance de quelques notions de bases de biologie. Il devrait aussi être utile aux curieux qui souhaitent trouver en un livre unique un résumé des grandes découvertes de la biologie.

Ce n'est pas un livre de philosophie ni d'histoire des sciences, mais j'espère qu'il fournira quelques pistes de réflexion aux étudiants en biologie, mais aussi aux scientifiques non biologistes qui souhaitent acquérir quelques notions fondamentales en biologie. Pour de nombreux collègues spécialistes, ce livre semblera un peu naïf. C'est un peu la conséquence du parti simplificateur que j'ai adopté pour faire passer le message car ce livre s'adresse à un large public.

Qu'est-ce que la vie ?

Les grandes caractéristiques de la matière vivante

Lorsque que l'on interroge les étudiants de première année des études universitaires en biologie sur ce qu'ils pensent être les propriétés de la matière vivante, leurs réponses peuvent généralement se résumer à (1) ça bouge; (2) ça se reproduit et (3) ça évolue. Lorsque je pointe le fait qu'il existe de nombreux mouvements dans la nature qui ne sont pas liés à la vie, comme le vent et les vagues, l'ensemble des étudiants est d'accord pour les remplacer le premier point par « ça croit ». Il est fort probable que si la même question est posée à nos concitoyens, des réponses similaires soient obtenues, avec cependant probablement une proportion inférieure pour la troisième : l'évolution n'est pas encore universellement acceptée comme une propriété de la vie... Une autre discussion sur les virus informatiques ou sur les idées, qui se multiplient et peuvent évoluer, résulte généralement dans l'addition d'une nouvelle propriété implicite : la vie repose sur un support matériel, avec pour conséquence qu'elle a un milieu intérieur qui est séparé du milieu ambiant par une barrière ayant une propriété importante, la sélectivité de passage. On peut résumer aussi cette dernière propriété « ça mange, mais pas n'importe quoi » !

Une autre manière d'aborder le problème d'une définition de la vie est de se placer dans le rôle d'un cosmonaute qui arrive sur une planète inexplorée et qui doit décider si ce qu'il voit est vivant ou non. Il est fort probable qu'il applique les deux premiers critères : est-ce que ça mange et croit ? Est-ce que ça se multiplie ? Le dernier, « est-ce que ça évolue ? », se déroule en effet selon une cinétique longue qui vraisemblablement excèdera largement la durée de vie de notre explorateur. Ceci n'est pas grave car, en fait, il est simple de montrer que si les trois premières caractéristiques, « ça mange », « ça croit » et « ça se reproduit », doivent être incluses dans une définition de la vie, la troisième, « ça évolue », n'en est qu'une conséquence obligatoire.

Si on traduit les trois caractéristiques « ça mange », « ça croit » et « ça se reproduit » en langage biologique, la vie doit posséder une **membrane biologique sélective** qui entoure l'organisme, un

métabolisme qui est le siège de réactions chimiques différentes de celles présentes dans l'environnement et enfin une **information génétique** qui permet la reproduction à l'identique. La plus petite unité élémentaire possédant ces trois propriétés est la cellule et non pas les virus. Les virus n'ont en effet pas de métabolisme ni de membrane biologique sélective : leur capsid est imperméable. Ils ne deviennent vivants que lorsqu'ils sont actifs à l'intérieur d'une cellule. Néanmoins, la découverte d'un virus sur la planète visitée par notre cosmonaute sera l'indication de l'existence de cellules.

Traduit en langage physico-chimique, la vie est un système ouvert placé dans un flux ou gradient d'énergie et de matière, dont elle prélève une fraction pour se construire et se reproduire. C'est donc un dispositif hors équilibre se modifiant perpétuellement avec, nous le verrons, deux cinétiques très différentes, une sur le court terme pour s'adapter rapidement aux changements en quelques minutes, heures ou jours, et l'autre sur le long, voire très long terme, en réponse aux pressions de la sélection naturelle. Les modifications du premier type changent le métabolisme alors que celles du second type agissent sur l'information génétique. Notez que cela souligne le fait que le mot adaptation possède en biologie deux sens distincts faisant appel à des mécanismes très différents.

Actuellement, le seul exemple de vie que nous connaissons est celle dont nous faisons partie, la vie « terrestre ». Nous allons donc voir ses propriétés plus en détail, en commençant par la membrane entourant la cellule ou membrane plasmique.

La membrane plasmique et sa semi-perméabilité

Les organismes sont entourés de multiples couches de protection. Chez l'homme, elles incluent les vêtements, la peau et les muqueuses au niveau de l'organisme, mais aussi la matrice extracellulaire ou la membrane plasmique au niveau cellulaire. De toutes ces barrières, la plus fondamentale est la membrane plasmique qui entoure chaque cellule car c'est à ce niveau qu'a lieu le tri sélectif. La membrane plasmique doit être imperméable à de nombreuses molécules ou sources d'énergie potentiellement dangereuses, mais perméable à d'autres qui vont pouvoir être utilisées comme nourriture (figure 1). De même, elle doit permettre l'expulsion des déchets mais retenir les métabolites du soi. On dit qu'elle est semi-perméable. Cette membrane peut être renforcée à l'extérieur par une paroi, une thèque ou un test et à l'intérieur par un cortex (figure 1). Ces barrières ne sont en général pas semi-perméables, même si celles placées à l'extérieur permettent l'exclusion des grosses particules.

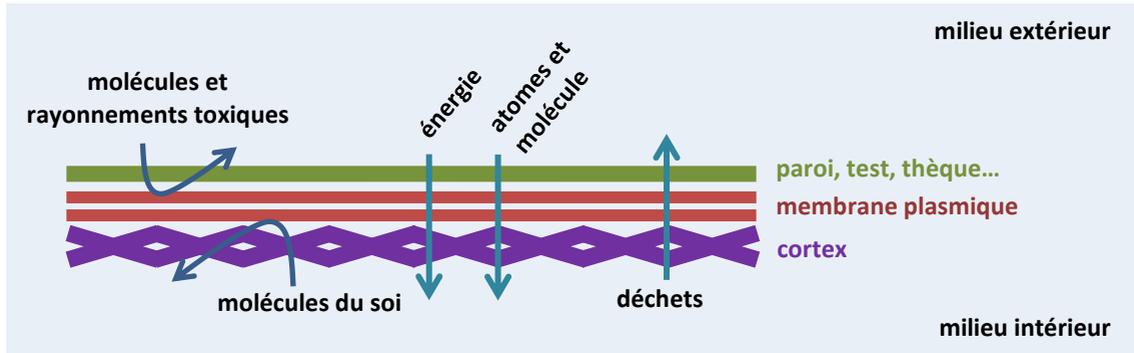


figure 1 : schéma de fonctionnement d'une membrane plasmique.

L'imperméabilité de la membrane est conférée dans la vie terrestre par une bicouche lipidique (figure 2) dont la composition varie en fonction des grands groupes biologiques (figure 3). Les lipides sont des molécules formant une couche apolaire qui va limiter la diffusion des molécules hydrophiles. Chez les bactéries (*Bacteria*), les lipides sont majoritairement des triglycérides qui sont des esters d'acides gras. Chez les eucaryotes (*Eukaryota*), la membrane contient aussi des triglycérides mais ils sont associés avec une forte proportion de stérols. Chez les archées (*Archea*), les lipides sont des éthers de terpènes. Les différentes compositions modulent la fluidité de la membrane. Rigide chez les archées, elle leur permet d'envahir des milieux où la température est élevée. Fluide chez les eucaryotes, elle permet des déformations pour se déplacer ou phagocytter des proies. La perméabilité spécifique est assurée par des protéines ou canaux qui laissent passer différentes molécules de manière très sélective : protons, eau,

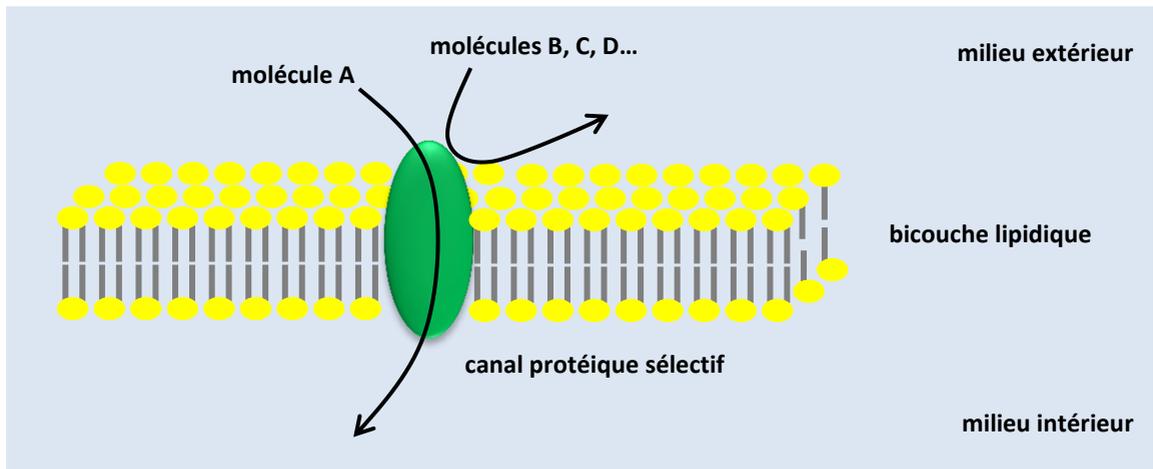


figure 2 : schéma de la structure de la membrane plasmique.

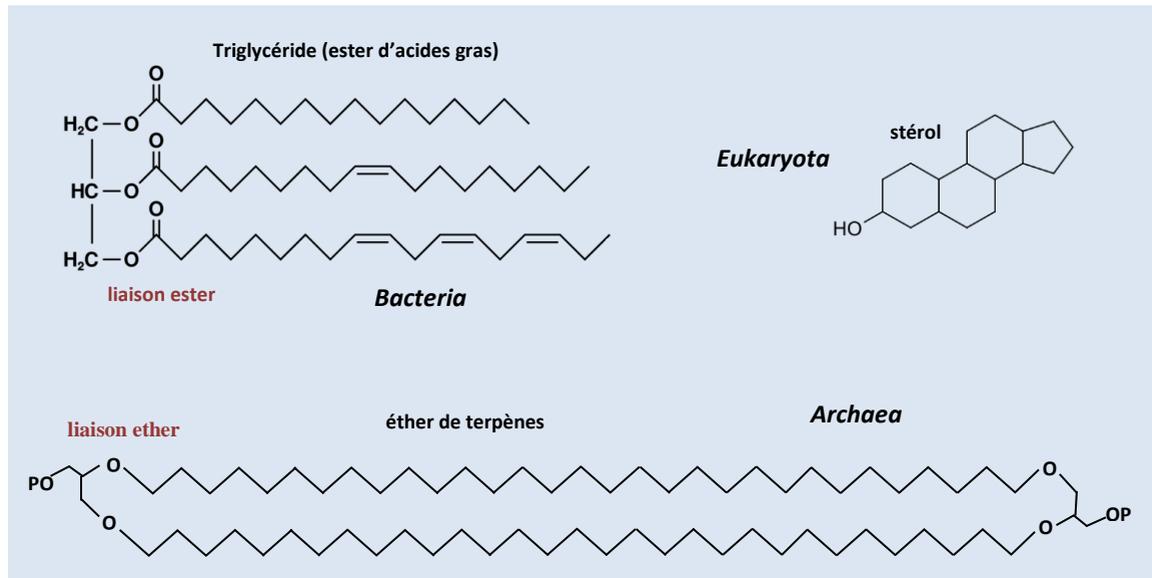


figure 3 : structures des lipides majoritaires formant les membranes plasmiques.

sucres, acides aminés, nitrate... Il ne semble exister qu'un seul exemple où il n'existe pas de membrane autour de cellules, et ceci uniquement de manière transitoire. En effet, *Bryopsis plumosa* et les algues vertes apparentées sont formées de cellules géantes multinucléées qui se blessent fréquemment. Elles extrudent alors de multiples fragments de cytoplasme dépourvus de membrane plasmique. Une barrière est rapidement mise en place par polymérisation d'une protéine qui va gélifier la surface et permettre d'attendre qu'une nouvelle membrane plasmique typique se mette en place. Ceci peut prendre quelques minutes pendant lesquelles la cellule est donc dépourvue d'une membrane plasmique.

La manière dont les organismes se nourrissent, c'est-à-dire la manière dont l'énergie et les molécules nutritives franchissent la membrane, a largement été utilisée pour classer les êtres vivants. Chez les autotrophes, les molécules qui entrent sont essentiellement minérales (CO_2 , H^2 ...) et l'énergie est soit chimique (H_2 , H_2S ...), soit lumineuse (figure 4). Chez les eucaryotes, les photo-autotrophes sont les végétaux, algues et plantes. Ils utilisent la lumière et la photosynthèse est dite oxygénique, alors que chez les bactéries photo-autotrophes, les modes de captage de la lumière sont plus divers : photosynthèse oxygénique ou anoxygénique et photosynthèse à bactériorhodopsine. Les chimio-autotrophes sont uniquement des procaryotes, bactéries ou archées. Ils vivent dans les biotopes profonds où la lumière ne pénètre pas : sources hydrothermales et sols profonds. Chez les hétérotrophes, l'énergie entre couplée avec des molécules organiques riches en énergie comme les sucres, les lipides, les acides aminés, etc.

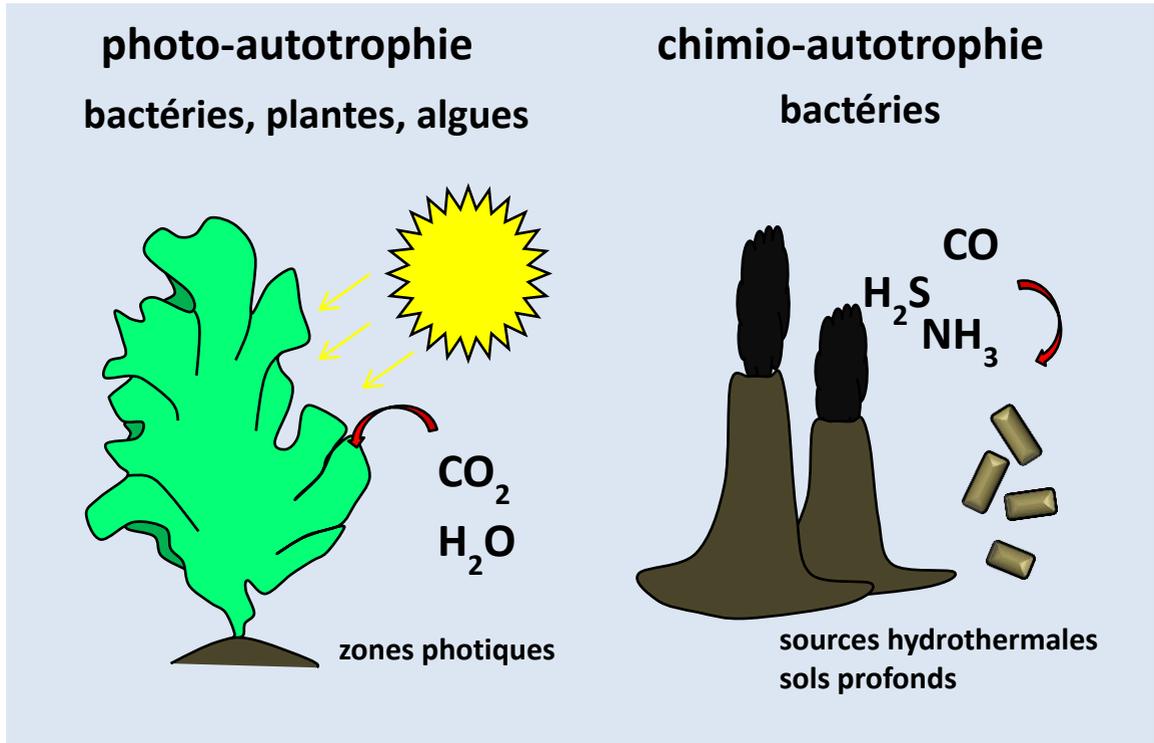


figure 4 : les autotrophes se nourrissent en utilisant des molécules simples et une source d'énergie, lumineuse ou chimique.

(figure 5). Celles-ci peuvent entrer sous forme de grosses particules ou proies par phagotrophie chez les protozoaires ou par ingestion chez les animaux pluricellulaires. Elles peuvent aussi entrer par osmotrophie, souvent après avoir été digérées à l'extérieur de la cellule par des enzymes. Une large fraction des symbiotes, qu'ils soient mutualistes, commensaux ou parasites, utilisent ce mode de nutrition.

Le métabolisme et les enzymes

L'énergie et la matière, une fois entrées dans la cellule, sont prises en charge par le métabolisme. Celui-ci est un réseau de réactions chimiques interconnectées dont le but est de construire des molécules « du soi » de plus en plus complexes (figure 6). Chez les hétérotrophes en particulier, cela passe dans un premier temps par la déconstruction des molécules organiques ingérées qui sont

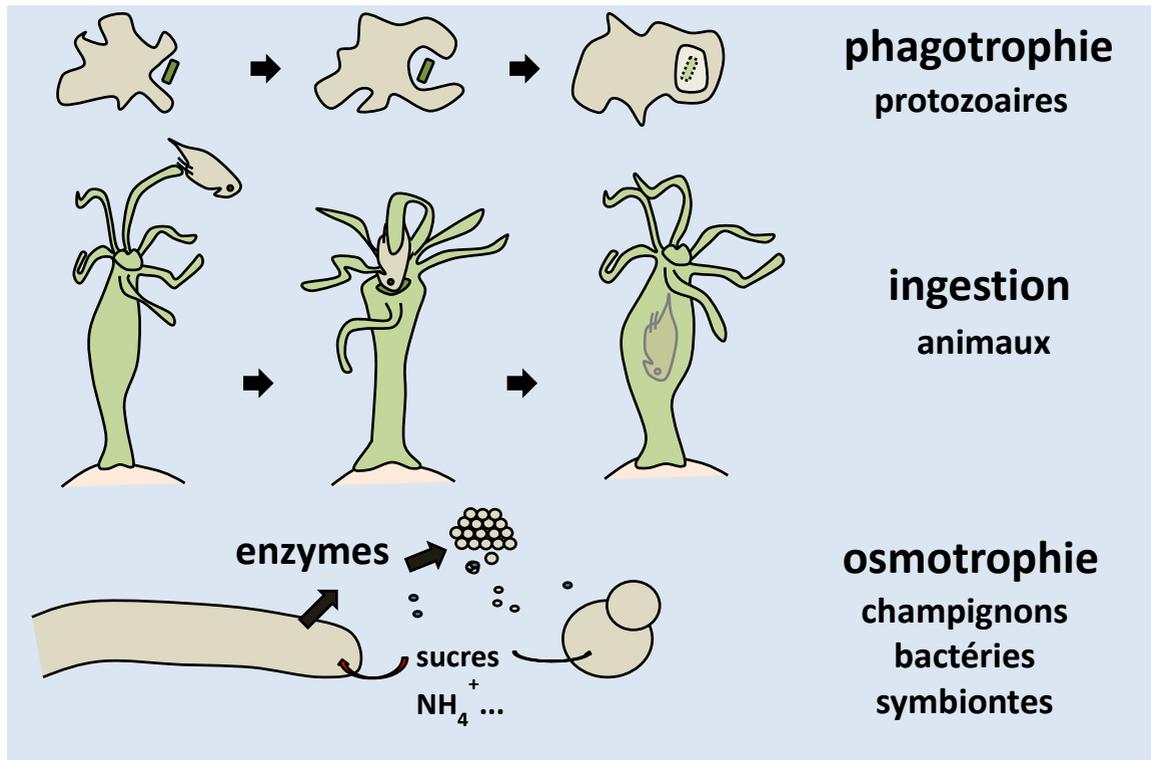


figure 5 : les hétérotrophes consomment des molécules organiques riches en énergie fabriquées par les autotrophes.

généralement complexes et pas toujours en proportions idéales pour permettre d'obtenir la totalité des molécules du soi en bonne quantité. Cette déconstruction porte le nom de catabolisme. Elle est suivie de l'étape de construction ou anabolisme. Chacune des réactions du métabolisme peut se produire à l'extérieur de la cellule. Cependant, elles se produisent souvent très lentement. De plus, le métabolisme n'est le siège que d'une petite fraction de la totalité des réactions chimiques qui peuvent affecter les molécules du vivant. La raison en est que la cellule produit des catalyseurs très efficaces appelés **enzymes**. Ces enzymes vont donc favoriser certaines réactions au détriment des autres pourtant possibles. Les enzymes sont donc les éléments clé du métabolisme qui permettent la déconstruction catabolique suivie de la reconstruction anabolique du soi. Dans la vie terrestre, ils ont deux compositions chimiques possibles très différentes (figure 7). En effet, si la plupart des activités enzymatiques sont portées par des protéines, il existe des ARNs doués d'activité enzymatique, les ribozymes. C'est le cas par exemple du ribosome, l'enzyme qui permet la biosynthèse des protéines. Bien que constitué à la fois de

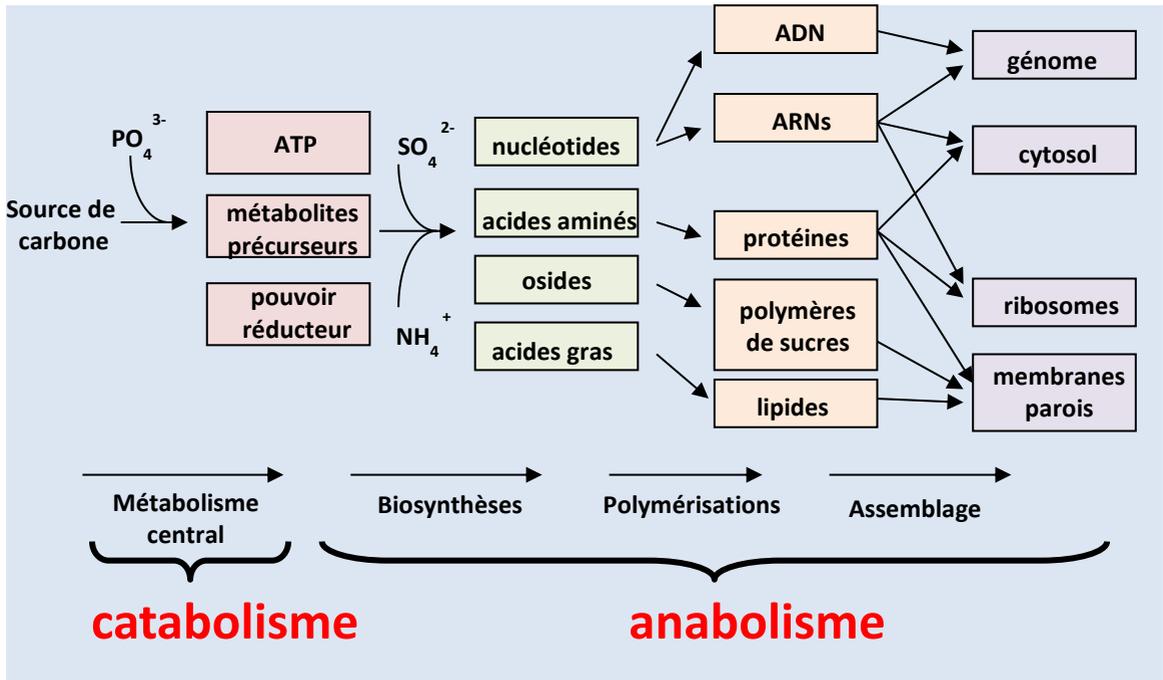


figure 6 : schéma du métabolisme.

protéines et d'ARNs, il a pu être montré que c'est l'un des ARNs qui porte l'activité enzymatique qui permet de former la liaison peptidique qui relie les acides aminés les uns aux autres. Quantitativement les ribosomes sont probablement les enzymes les plus abondants de la cellule. Les enzymes assurent la production et la transformation de l'énergie et de tous les constituants cellulaires, y compris celle de la membrane plasmique, mais aussi celle de l'information génétique ou génome. Leurs modalités de fonctionnement, tout comme celles de la membrane plasmique, sont étudiées principalement par les biochimistes et les biophysiciens.

L'information génétique

Les enzymes sont des molécules complexes. Le plus grand connu actuellement est constitué d'environ 15 000 acides aminés et typiquement ils en contiennent 200-300. Il est donc exclu d'envisager qu'ils aient pu apparaître spontanément. De fait leur production est dirigée dans la cellule par une information qui va servir de plan de fabrication des enzymes, mais aussi de plan pour les transporteurs membranaires et de nombreux autres constituants structuraux de la cellule. Cette information est

interprétée par des enzymes pour permettre la fabrication d'autres enzymes (figure 8). Il se pose donc un problème de poules et d'œufs quant à l'origine de ce système. Nous lui donnerons une réponse possible dans la seconde partie de ce livre qui traite de l'origine de la première cellule. Quoi qu'il en soit, l'information code pour les enzymes qui vont permettre de fabriquer du soi. La cellule grossit et à un moment, si l'information ne se multiplie pas, il devient impossible, pour des raisons purement spatiales, qu'elle puisse servir à produire suffisamment de nouveaux enzymes dans les régions qui lui sont éloignées. Cette information doit donc posséder une deuxième propriété en plus du codage des enzymes, celle de se dupliquer, une action qui est opérée... par d'autres enzymes ! L'information devient alors génétique, potentiellement transmissible au cours des générations si la cellule elle-même se divise. On parle alors d'information génétique. Notez que le couplage entre division cellulaire et duplication (ou encore réplication) de l'information génétique n'est pas toujours de vigueur. Il existe de nombreux exemples chez les procaryotes et les eucaryotes où l'information se duplique en l'absence de divisions cellulaires. De multiples copies de la même information coexistent donc au sein d'un même cytoplasme. On parle alors de syncytiums plutôt que de cellules. Dans certains cas, il peut même s'agir d'informations différentes si le syncytium a pour origine la fusion de cellules génétiquement différentes. Un retour à un système avec une copie par cellule peut s'opérer au cours d'une division particulière, la schizogonie pendant laquelle une cellule avec de multiples copies de l'information redonne des cellules avec une seule copie.

L'information génétique est stockée sous forme d'ADN chez la totalité des cellules de la vie

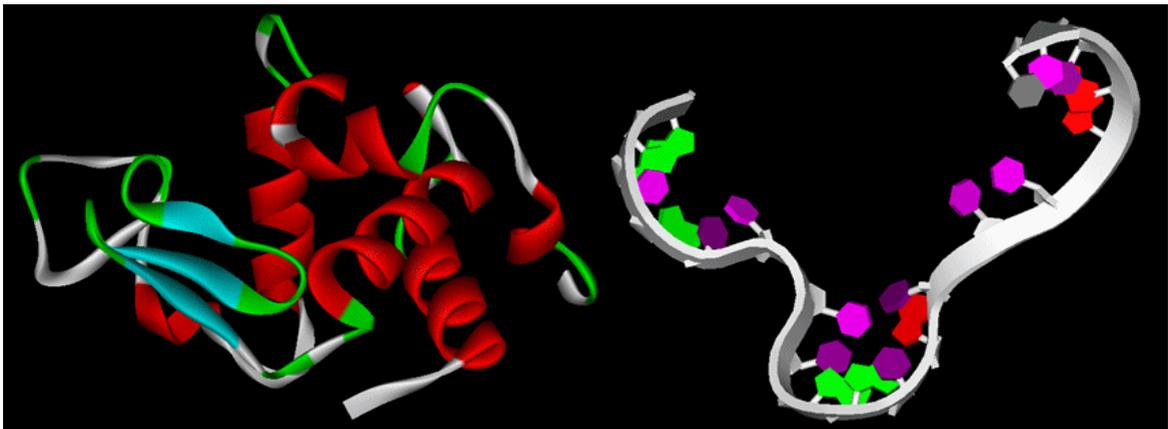


figure 7 : Les enzymes. à gauche, structure d'un enzyme protéique : le lysozyme. A droite, structure d'un enzyme ribonucléique ou ribozyme, le « hammerhead » (tête de marteau).

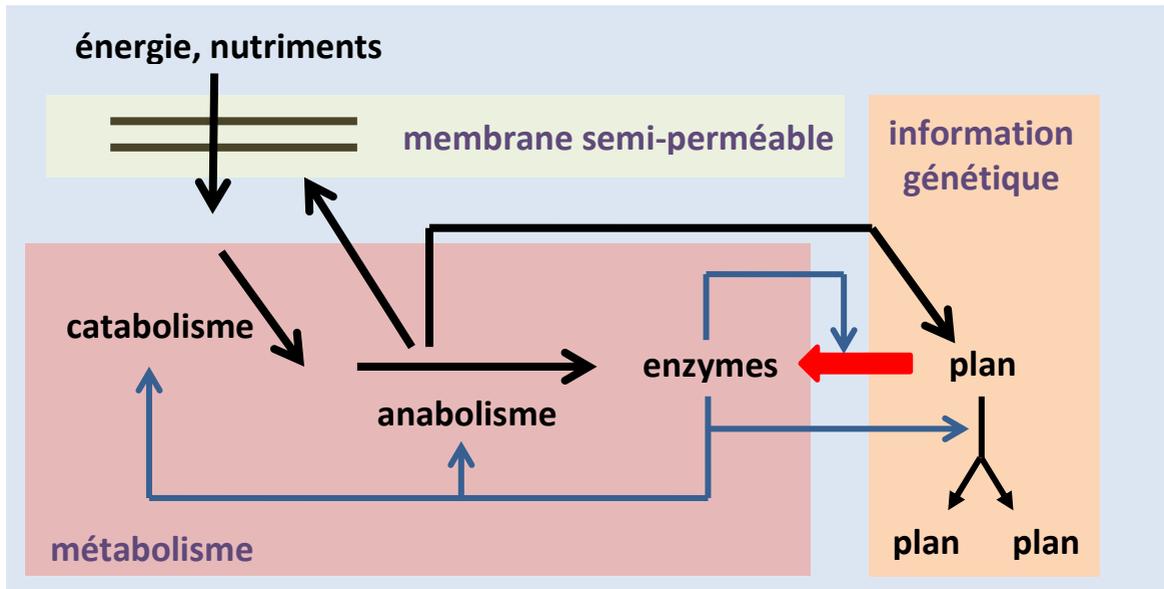


figure 8 : schéma de fonctionnement d'une cellule intégrant les rôles fondamentaux des trois composants : membrane plasmique, métabolisme et information génétique. Flèches noires : flux de matière ; flèches bleues : réactions catalysées par les enzymes ; flèche rouge : décodage de l'information.

terrestre. Elle est décodée en utilisant un intermédiaire ARN et un code génétique, qui s'il n'est pas totalement universel, a clairement une seule genèse. Il semble donc que l'information et la manière dont elle est lue aient vraisemblablement une origine unique pour l'ensemble des cellules terrestres. Toutefois, l'utilisation de l'ADN comme molécule de stockage d'information n'est cependant pas universelle. En effet, de nombreux virus utilisent de l'ARN comme matériel génétique. Nous reprendrons cette observation importante au chapitre suivant qui traite de l'origine de la première cellule.

L'information génétique en elle-même est incapable de produire la vie, elle a besoin d'être décodée. Nous verrons ceci plus en détail dans la section suivante. Un point important est que dans de nombreux cas le décodage simple de l'information n'est pas non plus suffisant pour qu'elle soit exprimée correctement. En effet, en plus de la structure des composants, ce que stocke l'ADN, il y a souvent besoin d'une information qui va dicter la manière dont ils s'arrangent les uns par rapport aux autres. Cette information pertinente à la conformation ou aux relations d'interactions que les composants de la cellule ont les uns par rapport aux autres n'est pas stockée dans l'ADN. Elle est transmise par continuité cellulaire au cours de la division par les molécules ou réseaux d'interactions préexistants. L'exemple le plus emblématique de cette transmission est probablement la protéine Prp fameuse pour son rôle dans

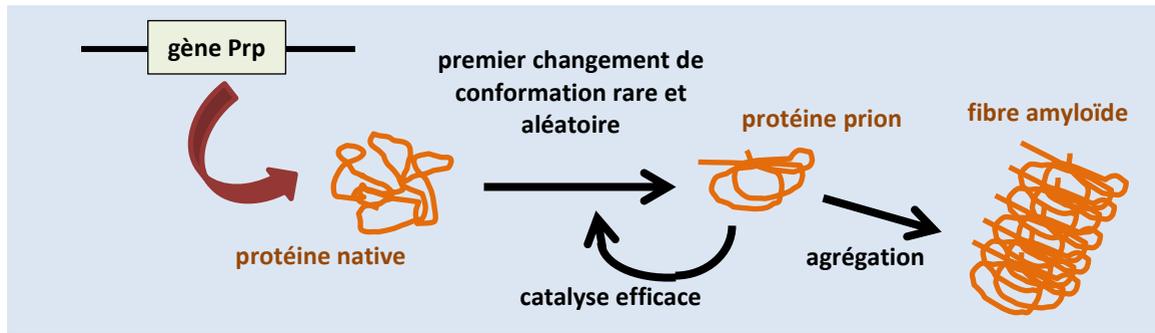


figure 9 : la protéine Prp et ses formes « native » et « prion ».

la maladie de Creutzfeld-Jacob ou de la vache folle (figure 9). Cette protéine peut adopter deux conformations radicalement différentes. L'une d'entre elle, dite native, est adoptée immédiatement après sa fabrication par le ribosome. L'autre, qui apparaît spontanément et aléatoirement à faible fréquence. Elle est capable d'agir sur les protéines natives et de catalyser leur changement de conformation vers la forme dite prion qui s'agrège sous forme de fibres amyloïdes. La structure finale adoptée par la protéine dans un individu dépend donc premièrement d'un évènement aléatoire. S'il n'a pas eu lieu, l'individu possède des protéines prions sous leur forme native. S'il a eu lieu les protéines ont été « transconformées » et adoptent la forme prion. Le deuxième évènement qui peut déclencher le changement de conformation est l'infection par une protéine sous forme prion provenant d'un autre individu, ce qui malheureusement peut arriver dans le cas du prion humain, la forme prion étant délétère et causant des maladies neurologiques graves. Un autre exemple important, en fait le premier décrit, est celui de l'insertion des nouveaux cils chez la paramécie dont l'orientation dépend de celle de ceux déjà présents dans le cortex cellulaire. Néanmoins, cette information de structure ou de régulation, dite information épigénétique, n'est dans sa grande majorité pas néfaste. Elle est même particulièrement importante quand une cellule doit s'adapter rapidement à des conditions changeantes du milieu ou chez les organismes pluricellulaires, car elle est au cœur des phénomènes de différenciation (voir pages 17 et 18). Elle permet en effet d'exprimer des caractéristiques très différentes, ou phénotypes, à partir d'une même information génétique.

Actuellement, l'information épigénétique est l'objet d'étude de nombreux généticiens, les biologistes dont le centre d'intérêt est l'étude de l'information génétique, car si nous avons maintenant compris, au moins dans ses grandes lignes, comment l'information génétique est structurée et décodée,

l'épigénétique, dans toute sa diversité d'hérédité de structure et de régulation, est encore largement inconnue. D'un point de vue très anthropocentrique, nous avons clairement un grand intérêt à mieux la comprendre car elle semble à la base de nombreuses pathologies.

Démonstration de l'importance des trois composants du vivant : l'expérience de Jeon, Lorch & Danielli

L'avènement du génie génétique et les modifications biotechnologiques qu'il a permis ont déplacé le focus de la biologie vers les gènes et, les technologies de séquençage à haut débit le permettant, les génomes. Cependant, si la connaissance du génome est clairement un prérequis pour mieux comprendre un être vivant, il n'est pas, loin s'en faut, l'étape finale aboutissant à la connaissance totale et absolue de l'organisme. Une expérience datant du début des années 70 apporte en effet des preuves expérimentales que la vie requiert effectivement trois composants : membrane plasmique, métabolisme et information génétique (figure 10). Elle a été réalisée par Jeon, Lorch et Danielli et impliquait l'utilisation d'*Amoeba proteus*. Cette amibe est suffisamment grosse pour qu'il soit possible de prélever le noyau qui contient l'information génétique et/ou le cytoplasme, siège principal du

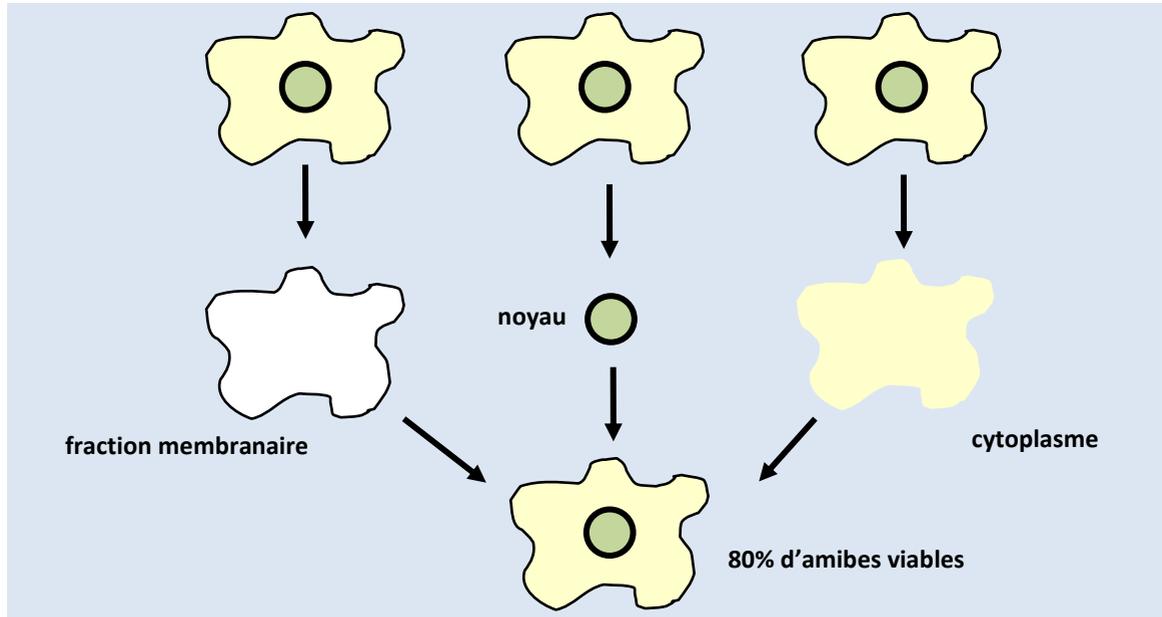


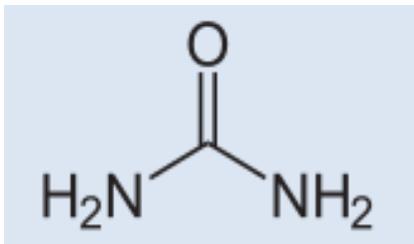
figure 10 : l'expérience de Jeon, Lorch et Danielli a permis de recréer une amibe à partir de trois composants dissociés : membrane, cytoplasme et noyau.

métabolisme, laissant donc une dernière fraction composée de la membrane plasmique. Il est ensuite possible de réassocier les trois composants deux à deux, ou les trois ensembles. Les fractions isolées ont une durée de vie limitée à quelques heures. De même, les réassociations deux à deux n'ont jamais conduit à la naissance de cellules viables. Au contraire, la réassociation des trois fractions, même provenant d'amibes différentes, conduit dans plus de 80% des essais à l'obtention d'amibes capables de générer des lignées viables sur plusieurs générations. Cela nécessite néanmoins de réinjecter correctement la fraction cytoplasmique et le noyau dans la fraction membranaire. Laissées juxtaposées, les trois fractions dégénèrent. Il semble donc que seule la réunion des trois fractions permet effectivement d'obtenir une entité viable.

Cette expérience n'est malheureusement pas sans défaut car le cytoplasme contient de l'information génétique, celle des mitochondries. Il est donc toujours possible d'argumenter que l'échec de la réassociation des fractions « membranaire » et « information génétique » provient du manque de l'information mitochondriale. Je ne pense pas cependant que cela soit le cas. La mitochondrie est dispensable pendant un laps de temps important car une cellule peut puiser son énergie uniquement de la glycolyse, le processus qui casse les sucres en pyruvate tout en récupérant de l'énergie. La réassociation aurait donc dû aboutir à une cellule au moins viable pendant quelques heures, ce qui ne semble pas avoir été le cas... Il semble donc qu'il faut bien les trois composants, une membrane semi-perméable, le métabolisme du cytoplasme et l'information génétique contenue dans le noyau pour recréer une cellule vivante à partir des composants dissociés.

Le problème du vitalisme en biologie: la matière qui compose les êtres vivants est-elle différente de la matière minérale ?

Avec l'avènement de la théorie atomique, la vision que nous avons de la matière vivante a



radicalement changé. En effet, il nous semble maintenant évident que les atomes qui composent les êtres vivants ne sont pas différents de ceux qui forment la matière minérale. Pourtant, le fait que la matière vivante n'est pas distincte dans sa composition n'a pas toujours été la théorie la plus commune. En

figure 11 : l'urée

effet, pendant longtemps les philosophes, les théologiens et les scientifiques ont soutenu qu'elle était en essence différente car elle possédait un « souffle vital insufflé par une puissance divine » que n'avait pas la matière minérale. La démonstration expérimentale que le vitalisme n'est pas valide s'est déroulée en deux étapes. La première assez ancienne date du début du 19^{ème} siècle. En effet, Friedrich Wöhler (1800-1882) synthétise pour la première fois une molécule produite par les êtres vivants, dite « organique », l'urée (figure 11). Il montre donc que l'homme peut produire une molécule qui jusqu'à présent ne semblait pouvoir être produite que par une puissance supérieure... Wöhler ne montre pas par contre que cette molécule a bien les mêmes propriétés « vitales » que celles produites par la matière vivante car il ne l'a pas sciemment réintroduite dans un organisme vivant.

Maintenant, nous savons que des molécules produites artificiellement, telle que l'urée, peuvent servir de nourriture à des organismes vivants et que donc les molécules du vivant n'ont pas de propriétés vitales particulières. Cependant, il a fallu attendre l'avènement du génie génétique pour apporter une preuve irréfutable de ce fait. En effet, la deuxième étape qui vérifie l'absence de vitalisme de la matière vivante a eu lieu beaucoup plus récemment, en 1977. Elle a consisté à réintroduire une molécule typique du vivant fabriquée entièrement *in vitro* à partir de constituants élémentaires minéraux, en l'occurrence le gène de la somatostatine porcine, dans une cellule vivante et à montrer que ce gène artificiel possédait bien les deux propriétés attendues pour l'information génétique : capacité à se répliquer et capacité à coder pour une protéine fonctionnelle (figure 12). Cette expérience réalisée par Itakura et coll. montre bien que ce n'est pas la composition de la matière vivante qui confère ses propriétés à la vie. C'est la façon dont les molécules sont arrangées de façon à produire une structure qui s'auto-organise et qui se propage.

La spécificité de la vie réside dans la manière dont elle s'auto-organise

Les physiciens et les chimistes ont décrit plusieurs systèmes qui, placés dans des flux d'énergies ou de matière, sont capables d'adopter spontanément des comportements périodiques ou des structures qui par certains côtés rappellent les cellules vivantes. Le plus connu est probablement la cellule de Bénard (figure 13). Ces « cellules » se créent dans un liquide placé dans un gradient de chaleur. Elles sont constituées par des convections stables du liquide qui permettent le transfert de chaleur de la face chaude vers la face froide. Leur sens de rotation dépend des conditions initiales, donc des changements

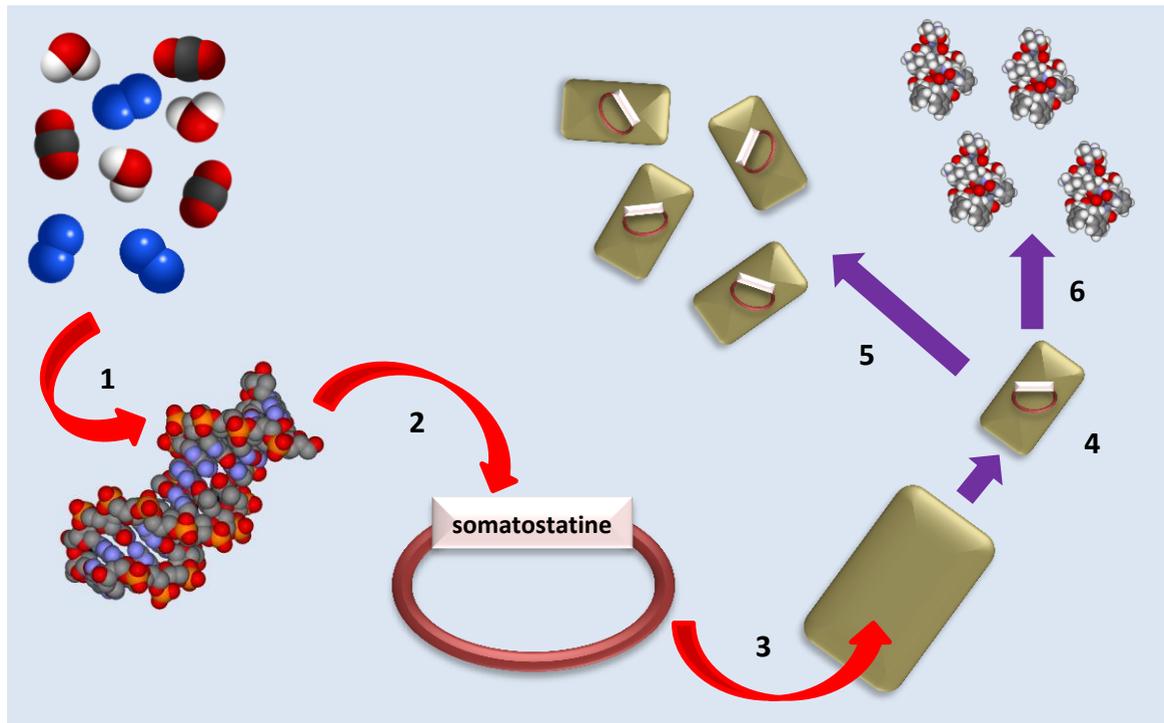


figure 12 : l'expérience de Itakura et coll. Des molécules simples ont été utilisées pour synthétiser un gène artificiel codant pour la somatostatine de porc, une hormone qui régule la production d'autres hormones (étape 1). Ce gène a ensuite été introduit *in vitro* dans un plasmide capable de se répliquer dans la bactérie *Escherichia coli* (étape 2) ; cette procédure a nécessité l'utilisation d'enzymes capables de cliver et ressouder des molécules d'ADN, appelée respectivement endonucléase et ligase. Le nouveau plasmide porteur du gène de la somatostatine porcine a ensuite été introduit par transformation dans des bactéries vierges de plasmide (étape 3), conduisant à l'obtention de bactéries porteuses d'un plasmide contenant un gène artificiel (4). Au cours de leurs divisions (5), les bactéries ont répliqué le plasmide montrant ainsi que le gène artificiel possédait la première propriété attendue, celle de se dupliquer *in vivo*. L'extraction des protéines que les bactéries porteuses du plasmide produisent (6) a montré la présence d'une nouvelle protéine de structure similaire à la somatostatine. Une fois injectée à des porcs, cette protéine produite à partir d'un gène artificiel a régulé la production des hormones comme l'aurait fait l'injection de la somatostatine extraite de porc. Ces deux dernières observations montrent que le gène artificiel possédait bien la seconde propriété attendue, celle de servir de plan pour une protéine ayant la fonction de la somatostatine native. L'ensemble de ces expériences montre donc bien que les molécules organiques sont constituées des mêmes atomes que la matière inorganique.

même minimales vont résulter dans des sens de rotation ou dans l'autre. Une fois créées, elles se maintiennent, même si le système est perturbé. Cependant, des perturbations fortes vont modifier les cellules et le système adoptera un nouvel état stable avec des cellules placées différemment. Elles ne se créent que dans des différences de températures définies et leur morphologie dépend de la différence de

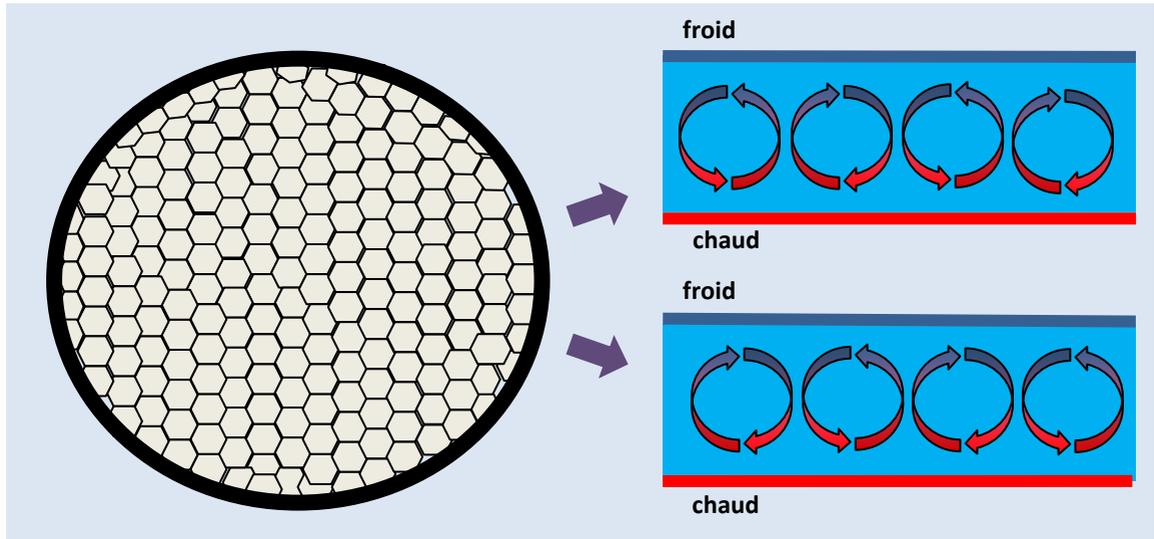


figure 13 : les cellules de Bénard. Ces cellules, souvent hexagonales, résultent de l'auto-organisation spontanée d'un liquide placé dans un gradient de chaleur. A une position donnée, la répétition de l'expérience montre que les cellules tournent dans un sens (en haut) ou l'autre (en bas). Le choix du sens dépend de variations infimes des conditions initiales.

température imposée et des propriétés du liquide. Généralement hexagonales, elles peuvent aussi être parallélogrammiques ou de spirales. Lorsque la différence de température est trop importante, elles disparaissent et les mouvements du liquide deviennent chaotiques. En essence ces cellules montrent comme les cellules vivantes des comportements organisés de dissipation de l'énergie. Ces structures sont donc dites dissipatives. Cependant, contrairement aux cellules vivantes, les structures dissipatives connues actuellement n'ont pas de propriétés de fabrication du soi (autopoïèse). De plus, si elles sont relativement robustes, elles le sont malgré tout moins que les cellules vivantes qui ont la possibilité de s'adapter à des variations très importantes de leur environnement.

Les cellules vivantes ont développé des systèmes qui vont détecter les modifications de l'environnement et agir rapidement soit directement sur la membrane et en changer les propriétés de perméabilité ou sur le métabolisme et donc modifier les flux de matière et d'énergie dans la cellule, soit plus indirectement sur la manière dont l'information est décodée et donc modifier les quantités des canaux présents dans la membrane ou des enzymes du métabolisme. Notez que les cas où l'information génétique est modifiée pour faire face rapidement à ces changements du milieu sont rares. Il s'agit souvent d'inversions réversibles de séquences génétiques qui vont agir comme des interrupteurs

« allumé/éteint ». Cependant, ces mécanismes sont plus apparentés à l'adaptation sur long terme *via* les processus de mutations/sélection du néodarwinisme qu'aux autres mécanismes de régulation et de différenciation qui permettent l'adaptation sur le court terme. En effet, si les fréquences d'inversion sont élevées, celles-ci se produisent toujours aléatoirement. Une sélection imposée par l'environnement agit sur la population qui contient donc toujours un mélange des deux types d'individus et finit le travail en sélectionnant une ou l'autre forme. Dans ce type d'évènement, la cellule ne se transforme donc pas en réponse à la détection d'un changement de l'environnement, c'est une partie de la population qui disparaît pour laisser place à une seule des formes. De même, lorsque le changement disparaît, il existe toujours des individus qui vont avoir eu le changement génétique inverse. Ceux-ci vont pouvoir à leur tour être sélectionnés et leur effectif va augmenter après qu'ils se soient divisés.

La manière dont une cellule répond aux changements peut se répartir en deux grands types. Dans le premier, la cellule répond de manière réversible, on parle alors de régulation, ce qui vise à maintenir l'homéostasie interne. La régulation est principalement liée à des boucles de rétroaction négative. Ceci se comprend facilement en utilisant comme exemple une chaîne de biosynthèse d'un produit P à partir de son substrat S diffusant librement et utilisant un enzyme E (figure 14). Si la concentration de S augmente dans l'environnement, celle de P devrait aussi augmenter proportionnellement dans la cellule. Pourtant, la cellule arrive souvent à maintenir le niveau intracellulaire de P à un niveau bas quasi-constant et ceci parce que P inhibe l'enzyme E. La concentration de P n'augmentera donc pas proportionnellement à celle de S. Ce type de régulation est réversible. De fait, si S diminue, P diminuera de même mais beaucoup moins rapidement. En effet, l'inhibition sur E sera réduite et donc la chute de concentration de P sera amortie. Les mécanismes mis en jeu pour aboutir à ces inhibitions sont très divers. Il peut s'agir par exemple de la présence sur l'enzyme d'un domaine de fixation du produit de la réaction qui, s'il est occupé, entraîne un changement de structure annulant l'accessibilité ou l'activité du site actif de l'enzyme. Dans le deuxième type de réponse à un changement de l'environnement, la cellule répond de manière irréversible. Cela peut être le cas, si les modifications de l'environnement sont telles que la cellule ne peut maintenir son intégrité. Elle mourra, sauf si elle change radicalement son mode de fonctionnement, généralement en produisant une forme de résistance. Dans ce cas, on dit qu'elle se différencie. Les mécanismes fondamentaux sous-jacents sont similaires à ceux impliqués dans les phénomènes de régulation réversible, mais dans ce cas, les rétroactions sont généralement positives. Nous pouvons reprendre l'exemple basés sur une voie de

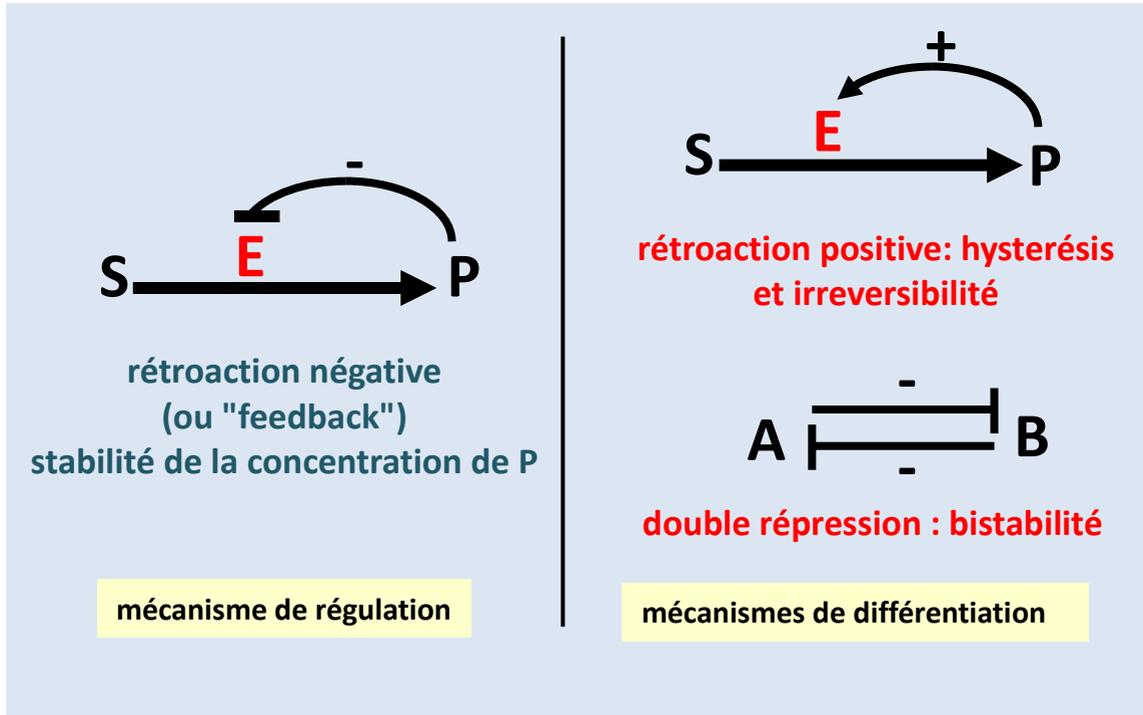


figure 14 : relations d'interaction entre les composants de la cellule et leurs effets sur la régulation ou la différenciation cellulaire.

biosynthèse, mais cette fois le produit P va accroître l'activité de l'enzyme au lieu de l'inhiber (figure 14). En général, il existe un seuil en dessous duquel P n'a aucun effet, puis lorsque sa concentration atteint un seuil critique, il va activer l'enzyme ce qui entrainera une augmentation de sa concentration. L'état différencié est ici donc lié une augmentation massive de la concentration de P. Ce type de système est auto-entretenu ; on dit qu'il possède une hystérèse. De fait, même si la concentration du substrat S vient à diminuer, l'enzyme continuera à être activé et le substrat S continuera à être activement transformé en P et ceci jusqu'à ce que la concentration de P tombe en dessous du point critique de l'activation de l'enzyme E. Dans certains cas, l'hystérèse est telle qu'il est impossible de revenir en arrière et la différenciation devient irréversible, comme dans le cas de présence de multiples boucles positives. Elle confère donc dans ce cas une information épigénétique à la cellule qui peut se transmettre à ses cellules filles. A l'image de l'autorégulation négative, il existe de nombreux moyens pour activer l'enzyme E. La présence d'un domaine activateur fixateur de B avec effet allostérique c'est-à-dire coopératif en est un. Une variante de l'autorégulation positive est le « double négatif ». Dans ce type d'interaction entre

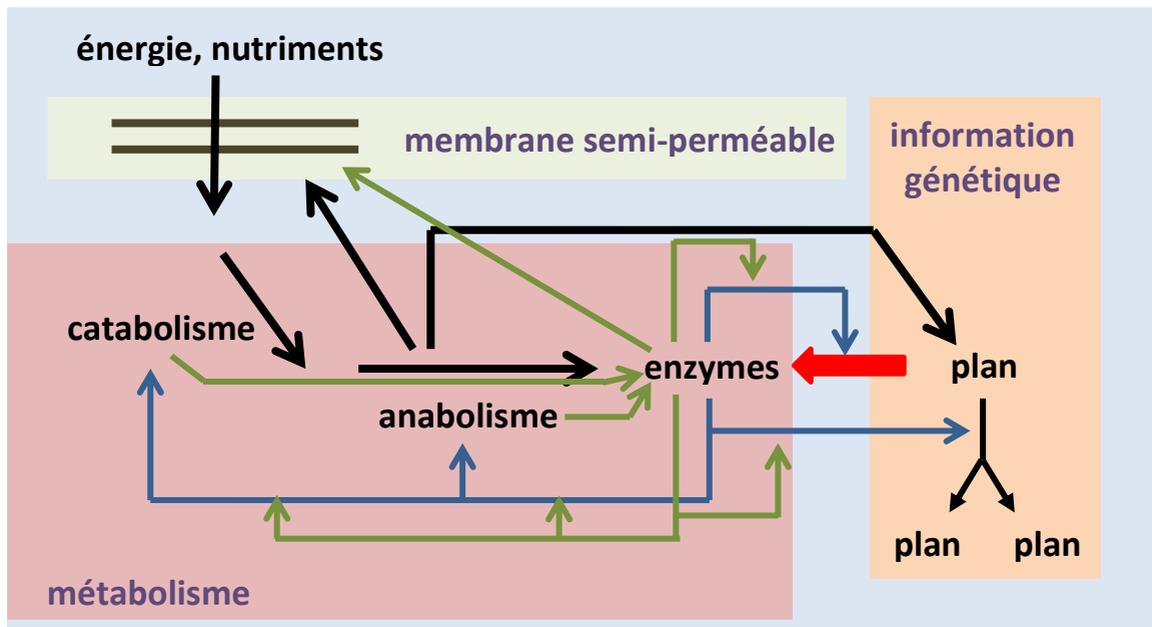


figure 15 : Les réseaux de régulation, ici symbolisés par les flèches vertes, viennent imposer une complexité supplémentaire au fonctionnement cellulaire. Ils résultent d'actions des métabolites issus du catabolisme ou de l'anabolisme sur les enzymes, d'actions de divers enzymes directement sur la membrane plasmique, le métabolisme, et, surtout, sur les modalités dont l'information est exprimée. Des actions ont aussi lieu dans une moindre mesure sur la manière dont l'information génétique se duplique, en activant ou inhibant la réplication du matériel génétique, mais jamais en modifiant l'information.

molécules A et B, A inhibe B et réciproquement, on ne peut donc pas avoir A et B en même temps, sauf si leurs concentrations sont identiques ; cet état est très instable et la moindre variation de A ou de B fait basculer le système vers un des deux états d'équilibre, A seulement présent ou bien B seulement présent (figure 14).

Les cellules présentent toutes ces relations d'activation positives, négatives ou doubles négatives de leurs composants, ce qui leur permet d'affronter une grande variété de modification de leur environnement en conservant leur intégrité. Ces relations forment ce que l'on appelle les réseaux de régulation. Une partie des enzymes est en fait spécifiquement dédiée à ces réseaux et participent à la modulation du fonctionnement cellulaire ; ils n'ont pas de fonction métabolique *per se*. Les réseaux de régulation viennent donc imposer une complexité supplémentaire au fonctionnement de la cellule uniquement dans le but d'affronter des conditions externes changeantes (figure 15). Dans les organismes pluricellulaires complexes, les mêmes mécanismes ont été cooptés pour exprimer différents « types

cellulaires ». Les relations entre composants de la cellule permettent aussi de faire émerger des propriétés inattendues ou complexes comme la périodicité du rythme circadien qui repose principalement sur des relations de rétroactions positives et négatives au sein d'un réseau complexe d'enzyme, mais aussi comme la périodicité du cycle de division cellulaire qui est basé sur des oscillations de la quantité de certaines protéines qui se répriment ou s'activent les unes et les autres. Ces oscillations ont lieu de manière ordonnée dans le temps du fait des relations entre les protéines impliquées, ce qui permet aux cellules de se diviser selon un programme établi qui se déroule de manière coordonnée aux conditions de l'environnement. Quoiqu'il en soit, tous ces mécanismes ne modifient en rien le contenu de l'information génétique, juste la manière dont elle s'exprime. Les divisions et les différenciations cellulaires reposent donc majoritairement sur ces phénomènes régulateurs qui sont donc épigénétiques et non pas génétiques. Nous avons vu que lorsque la différenciation semble basée sur un système génétique, elle est toujours associée à une sélection de type darwinien qui élimine une partie de la population de cellules.

Si la vie peut être considérée comme une structure dissipative, elle est caractérisée spécifiquement par une très grande complexité (figure 15). Cette complexité lui permet de récupérer de son environnement de l'énergie et de la matière pour se fabriquer elle-même et de le faire dans un ensemble de conditions variables sans pour autant compromettre son intégrité, quitte à changer radicalement de mode de fonctionnement. Actuellement, des études de biologie synthétique sont menées pour savoir combien d'unités d'information ou gènes sont nécessaires pour faire fonctionner une cellule de manière autonome, mais néanmoins dans un contexte où tous les métabolites dont elle a besoin lui sont fournis dans le milieu de culture et où elle n'a pas à faire face à des changements importants de son environnement. Le nombre est restreint à 473 gènes codés sur un génome qui mesure 531 000 bases, ce qui est moins que le nombre de gènes présent dans l'organisme qui naturellement en possède le moins : 525 chez *Mycoplasma genitalium*. Notez qu'au moment de la rédaction de leur article, Hutchinson III et coll. , les « designers » de cette cellule avec un génome minimale, soulignent que les rôles de 149 gènes, soit un tiers du total, sont complètement inconnus ! Le nombre de composants présents dans cette cellule « JCVI-syn3.0 », même si elle est minimale, est donc très important : plusieurs centaines de protéines ayant des fonctions d'enzymes ou de canaux, de nombreux métabolites, une information génétique qui se mesure en centaines de milliers de paires de bases... Le nombre de relations possibles de régulations positives ou négatives entre ces composants est donc gigantesque. Même si

une infime fraction a lieu réellement, cela conduit *in fine* à un réseau de régulation complexe. Dans les cellules complexes, le nombre de gènes se compte en dizaine de milliers. Les enzymes sont eux-mêmes plus grands, présentant autant de domaines potentiels d'interactions avec les autres composants cellulaires, augmentant encore plus la complexité de la cellule et de son réseau de régulation. Dans les organismes pluricellulaires, des relations supplémentaires entre cellules viennent ajouter encore un niveau additionnel de complexité...

Traditionnellement, il convient dans une discussion de la définition de la vie de finir en parlant de la mort qui semble en être le contraire. La mort est simplement le basculement vers une désorganisation de la matière vivante qui la rend incapable d'assurer les fonctions de bases du métabolisme et donc de l'entretien du soi. Elle peut survenir brutalement lors d'un accident ou de changements trop soudains ou trop importants des conditions externes. Elle peut aussi être le résultat plus progressif de l'action d'un agent pathogène. Ce type de mort est donc lié à une intervention externe et se comprend facilement. Le vieillissement aboutissant à la mort semble plus difficile à expliquer. Il n'en est rien. Notez qu'il existe des organismes qui vieillissent sans mourir. C'est le cas par exemple chez de nombreux champignons qui vont dans un premier temps présenter une croissance uniforme et vigoureuse de leur mycélium, puis plus ou moins subitement une croissance altérée et lente. Ceci s'accompagne souvent d'une stérilité. L'état de dégénérescence peut se maintenir très longtemps sans que le mycélium ne meure. D'autre part, chez les organismes pluricellulaires comme les animaux, des disfonctionnements entre organes peuvent créer la mort alors que la majorité des cellules pourraient continuer d'assurer leur fonction. Un arrêt cardiaque est suffisant pour entraîner la mort chez un homme dont les autres organes sont parfaitement fonctionnels ! D'un point de vue évolutif, la mise en place de phénomène de vieillissement aboutissant ou non à la mort s'explique facilement. En effet, les accidents et maladies vont faire diminuer l'effectif des populations d'une classe d'âge donné. Cela se voit facilement chez l'homme via la pyramide des âges qui devient de plus en plus cylindrique au fur et à mesure que nous contrôlons les accidents et soignons les maladies. Cela veut dire que dans la nature des effets délétères ayant lieu tard au cours de la vie vont avoir peu d'importance, car peu voire aucun individu ne va les présenter. Si en plus ces effets délétères sont la conséquence d'une augmentation de la production de descendants tôt au cours de la vie, ils vont être sélectionnés par la sélection naturelle comme nous le verrons dans la troisième partie. Ne gagnent en effet la course à l'évolution que les organismes laissant le plus grand nombre de descendants, même si c'est au détriment d'altérations plus

ou moins progressives des géniteurs. Le vieillissement n'est apparu chez l'homme et ses animaux de compagnie que parce il sait maîtriser son cadre de vie et limite les accidents et maladies. Avant la civilisation, il est fort probable que seule une infime minorité des êtres humains dépassaient la trentaine d'années, un âge où les effets du vieillissement restent très limités.

En conclusion, la définition de la vie que l'on peut donner actuellement est celle d'une entité, appelée cellule dans sa forme la plus simple, composée de trois grandes parties, une membrane semi-perméable, un métabolisme catalysé par des enzymes et une information génétique dépositaire du plan de construction des enzymes. Ces composants en eux-mêmes ne portent pas la vie et ce sont les mêmes atomes qui composent les êtres vivants et l'environnement que les entourent. A ces atomes, il faut ajouter une organisation particulière qui se transmet par continuité génétique et grâce à des relations d'interactions positives ou négatives entre différents composants et qui résultent dans une auto-fabrication programmée culminant avec la reproduction à l'identique du plan et de la cellule. C'est donc leur organisation particulière qui permet donc aux organismes vivants de manger, de croître puis de se diviser. Ceci se fait dans des conditions externes fluctuantes, ce que la cellule gère aussi grâce à un réseau de régulation entre ses composants basé sur des interactions positives ou négatives entre ses constituants.

Les expériences :

Beisson, J. and T. M. Sonneborn (1965). "Cytoplasmic Inheritance of the Organization of the Cell Cortex in *Paramecium Aurelia*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 53(2): 275-282.

Hutchison, C. A., R.-Y. Chuang, et al. (2016). "Design and synthesis of a minimal bacterial genome." *Science* 351(6280).

Itakura, K., T. Hirose, et al. (1977). "Expression in *Escherichia coli* of a chemically synthesized gene for the hormone somatostatin." *Science* 198(4321): 1056-1063.

Jeon, K. W., I. J. Lorch, et al. (1970). "Reassembly of living cells from dissociated components." *Science* 167(3925): 1626-1627.

Kim, G. H., T. A. Klotchkova, et al. (2001). "Life without a cell membrane: regeneration of protoplasts from disintegrated cells of the marine green alga *Bryopsis plumosa*." *Journal of Cell Science* 114(11): 2009-2014.

Wöhler, F. (1828). "Ueber künstliche Bildung des Harnstoffs." *Annalen der Physik* 87(2): 253-256.

Un grand mystère : des molécules organiques à la première cellule

Nous avons vu dans la première partie de ce livre que les cellules les plus simples présentent une complexité qui excède largement celle des autres objets connus dans l'univers. Leur apparition, hautement improbable spontanément, ne semble donc pouvoir se comprendre que par un processus comportant de multiples étapes. Actuellement, ces étapes restent mystérieuses, même si de nombreuses recherches sont menées pour tenter de les élucider. Un point crucial qui limite les recherches sur le sujet est qu'aujourd'hui il ne semble pas possible de faire apparaître spontanément de la vie. La démonstration que la génération spontanée n'existe pas s'est déroulée sur plusieurs siècles.

La génération spontanée n'existe pas

A la renaissance, il était encore fréquemment admis que des gros animaux comme les souris ou les mouches, pouvaient apparaître spontanément si les conditions de leur prolifération étaient réunies. Un savant italien, Francesco Redi (1626-1697), a réfuté cette hypothèse en protégeant de la viande ou du poisson de tout contact avec les mouches. Dans ces conditions, il n'a jamais observé d'asticots. Cependant, la découverte des microorganismes par Antoni van Leeuwenhoek (1632-1723), un contemporain de Redi, relance le débat : les microorganismes apparaissent-ils spontanément ? Un autre savant italien, Lazzaro Spallanzani (1729-1799), met au point un protocole de stérilisation efficace qui montre que les denrées stériles ne se contaminent jamais. Cependant, elles sont protégées de l'air car elles doivent être conservées dans des récipients hermétiques pour ne pas « pourrir ». Il reste donc possible que l'absence de génération spontanée dans ces conditions résulte de l'absence d'air et donc d'oxygène. A cette époque, les organismes anaérobies étaient inconnus. C'est Louis Pasteur qui apporte la preuve décisive de l'absence de génération spontanée en conservant les « bouillons » qu'il proposait comme substrat d'apparition de la vie dans des flacons de forme adaptée au passage de l'air mais pas des spores ou des bactéries (figure 16).

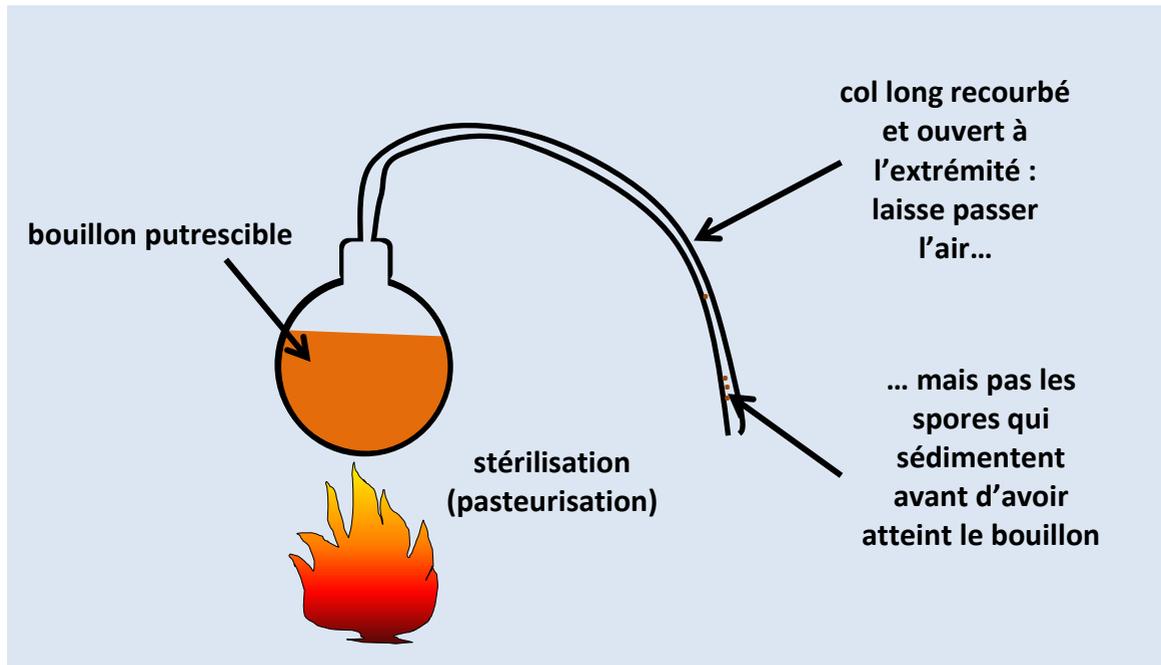


figure 16 : l'expérience de Pasteur réfutant la génération spontanée. Dans son expérience Pasteur utilise des récipients avec un long col recourbé mais ouvert à l'extrémité. Après stérilisation, le bouillon est toujours dans des conditions où il peut fermenter mais ne le fait pas car les spores génératrices des microorganismes impliqués ne peuvent pas l'atteindre. Pour le montrer, il suffit de renverser la fiole et de mettre en contact le bouillon et les spores ayant sédimentées près de l'ouverture : ceci déclenche toujours sa putrescence.

Cette démonstration couplée avec la théorie cellulaire émise par Matthias Jakob Schleiden (1804-1881) et Theodor Schwann (1810-1882) quelques années auparavant, permet à Rudolf Virchow (1821-1902) d'énoncer un des fondements de la biologie moderne : toute cellule naît d'une autre cellule. Ce principe a bouleversé notre vision de la vie et participé à l'acceptation de la théorie darwinienne de l'évolution. Il a eu de nombreuses applications dans la vie de tous les jours. Pour préserver des denrées alimentaires, il faut les stériliser et les protéger de toute contamination par des microorganismes ; l'industrie agroalimentaire utilise actuellement intensivement la pasteurisation. Les maladies infectieuses sont transmises par des microbes. On peut s'en protéger par quelques règles d'hygiène simples comme se laver les mains, ne pas cracher, mettre la main devant sa bouche lorsque l'on tousse ou éternue, utiliser des toilettes possédant un circuit d'évacuation fermé... Plus tard, cela permet de les combattre plus activement par les vaccins puis les antibiotiques et antiviraux. Mais il se pose deux questions, une que nous semblons avoir résolu et l'autre que nous n'avons clairement pas résolu : si la vie n'apparaît pas

spontanément, pourquoi ? Comment donc est-elle apparue ?

La réponse à la première question réside probablement dans un changement de composition de l'atmosphère terrestre. En effet, actuellement, notre air contient 21% d'oxygène, alors que dans les premiers âges de l'histoire de la terre, il n'en contenait pas. Cette molécule s'est accumulée en grande quantité dans l'atmosphère il y a environ 2 milliards d'années, suite à l'apparition des cyanobactéries capables de faire la photosynthèse oxygénique. Or l'oxygène (O_2) est une molécule réactive qui peut réagir avec les polymères biologiques, protéines ou acides nucléiques, soit directement, soit sous forme de radicaux libres tels que le peroxyde (H_2O_2), le superoxyde (O_2^-), l'hydroxyl ($\cdot OH$). Les molécules ainsi « oxydées » sont souvent inactives et ceci de manière irréversible. L'oxygène est donc un poison violent et pour s'en prémunir, tous les organismes aérobies utilisent un système complexe d'enzymes capables de l'éliminer : dismutases de superoxydes qu'elles transforment en peroxydes, catalases contre les peroxydes qu'elles transforment en eau et oxygène, *etc.* Les organismes anaérobies dépourvus de ces enzymes protecteurs ne vivent que quelques secondes lorsqu'ils sont mis en présence de notre atmosphère ! Il n'est donc pas surprenant qu'actuellement la vie ne puisse apparaître spontanément ; l'oxygène présent dans notre atmosphère la détruirait au fur et à mesure de sa formation. Les conditions *ad hoc* permettant l'apparition de la vie doivent donc être recherchées avec une atmosphère sans oxygène dite « réductrice ». C'est ce qu'a fait Stanley Miller (1930-2007) dans sa fameuse expérience qui a permis de fabriquer les « briques du vivant » et dont nous allons discuter dans la section suivante.

Les origines multiples des molécules organiques

Le schéma du métabolisme de la figure 6 montre que l'anabolisme procède par une série d'étapes qui permettent la fabrication de structures de plus en plus complexes. Les briques élémentaires composant ces structures, tels que les sucres, les acides aminés ou encore les bases azotées, sont produites par la dégradation catabolique de grosses molécules chez les organismes hétérotrophes et par des chaînes de biosynthèse anaboliques chez les organismes autotrophes. Ces deux types de production nécessitent des enzymes, dont la production requiert des briques élémentaires ! Comment résoudre ce problème de poules et d'œufs ? Simplement en imaginant qu'au début de la vie, les briques élémentaires étaient produites en grande quantité par des processus indépendants de la vie, dit processus abiotiques.

Ceux-ci auraient donné naissance à un milieu riche en précurseurs d'où la vie aurait pu émerger : la soupe prébiotique. Stanley Miller a montré qu'effectivement dans une atmosphère réductrice il est possible d'obtenir de grande quantité de briques élémentaires (figure 17). Les quantités produites sont importantes car de 10 à 15% du méthane utilisé est transformé en treize acides aminés, des bases, des sucres, des lipides, etc. Cette expérience a été critiquée. Premièrement, il a été reproché à Miller de ne pas produire tous les acides aminés et bases azotées utilisés par le monde vivant. Des analyses plus récentes montrent que cette critique était infondée car les techniques modernes permettent maintenant de détecter de nombreuses molécules incluant tous les acides aminés utilisés par la vie terrestre. Une deuxième critique est basée sur les conditions initiales choisies. En effet, si celles utilisées par Miller permettent la production en grande quantité des briques élémentaires, ce n'est pas cas de toutes les conditions. En particulier, si le gaz contient du dioxyde de carbone (CO_2) la production semble moins abondante. Cette critique manque le point important de l'expérience : il est possible de créer des briques

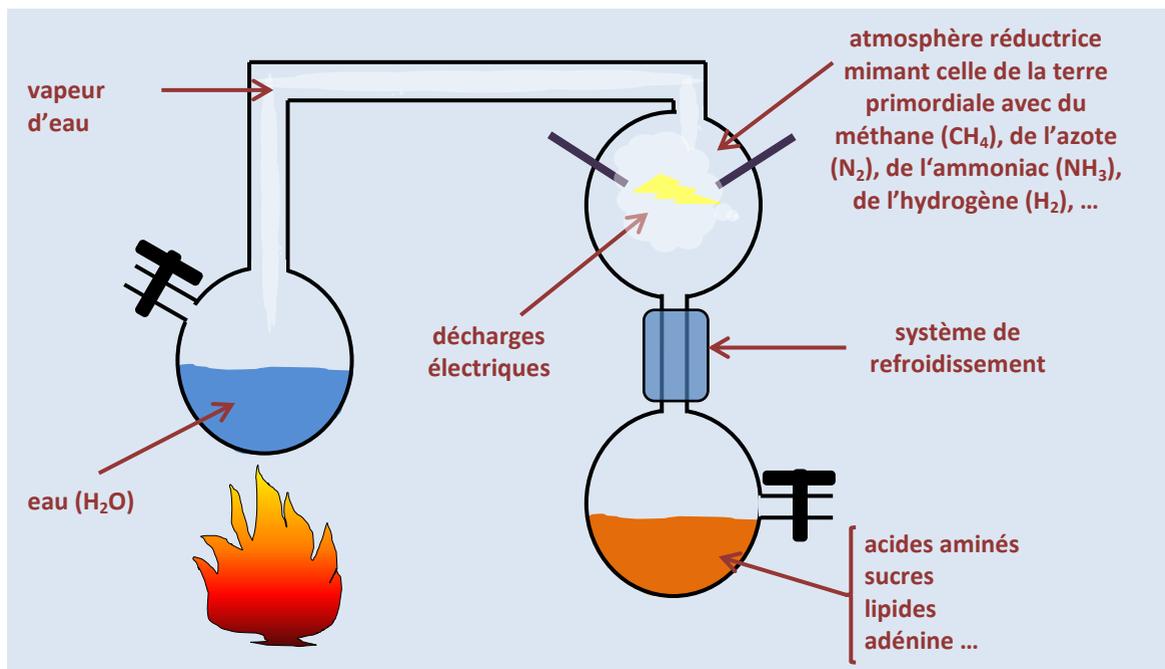


figure 17 : l'expérience de Miller montrant la synthèse des briques élémentaires dans une atmosphère réductrice. De la vapeur d'eau est produite par échauffement et elle est mélangée à un mélange de gaz, dont la composition se rapproche de celle de l'atmosphère primitive. Des décharges électriques, recréant la foudre, apportent de l'énergie. Dans ces conditions des acides aminés, sucres, bases et lipides sont produits en grande quantité.

élémentaires en utilisant les molécules présentes dans l'atmosphère primordiale et une source d'énergie plausible, la foudre dans l'expérience initiale Miller, des rayons ultra-violets dans d'autres expériences plus récentes. Si la variété et la quantité des produits obtenus fluctue effectivement beaucoup en fonction des conditions initiales, en particulier la composition en gaz, cela n'est pas important car même produites avec un faible rendement, les durées sur lesquelles les briques élémentaires ont pu s'accumuler se comptent en dizaines de millions d'année ! Tous les composants ont donc pu être présents en grande quantité dans la soupe prébiotique. Le seul gaz qui doit être exclu du mélange car il empêche la production des briques est... le dioxygène O_2 ! Les progrès de nos connaissances sur la composition exacte de l'atmosphère initiale, qui a en plus dûe changer au cours du temps, mais aussi sur celles de la chimie prébiotique car les briques ont pu interagir entre elles ou avec la matière minérale environnante, nous permettront de mieux définir les molécules qui étaient réellement présentes au moment de l'émergence de la vie. Le problème risque en fait d'être très complexe à résoudre car la production de briques élémentaires n'a pas eu lieu que sur terre. C'est un processus très répandu dans l'univers. Les astrophysiciens ont en effet détecté la présence de grandes quantités de molécules organiques dans l'espace. La découverte de ces molécules organiques a conduit à une nouvelle controverse. Les composants de la soupe prébiotique ont-ils été produits sur terre ou sont-ils arrivés de l'espace *via* par exemple les météorites, qui contiennent effectivement des molécules organiques. La réponse est « probablement les deux »...

La production spontanée par la chimie prébiotique des briques élémentaires est un pas décisif vers la possibilité d'apparition de la vie. Ce n'est cependant qu'une étape vers la production des molécules plus complexes qui sont des polymères des briques élémentaires et surtout leur arrangement au sein de complexes macromoléculaires typiques des cellules vivantes. Comment cela s'est produit exactement sur terre est une question à laquelle nous ne répondrons probablement jamais. Cependant les expériences de laboratoire permettent de proposer des scénarios plausibles. Actuellement, si la production en grande quantité des acides aminés, des sucres et des lipides est démontrée *in vitro*, celle des nucléotides qui composent les acides nucléiques dépositaires de l'information génétique et qui résultent de la condensation d'un sucre et d'une base azotée semble poser plus de problèmes. Il a donc été proposé plusieurs scénarios où des nucléotides différents de ceux utilisés actuellement auraient pu servir de précurseurs. Ceux-ci sont produits en grande quantité et peuvent s'apparier comme le font les nucléotides actuels dans l'ADN et les ARN « double brin ». D'autres scénarios proposent des voies de

synthèse différentes de celles du vivant. En revanche, la polymérisation des molécules en longues chaînes n'est pas un problème car l'équipe de Leslie Orgel (1927-2007) a pu montrer leur production en utilisant comme catalyseurs des surfaces minérales. Quoiqu'il en soit, les briques élémentaires et des polymères plus complexes des trois composants du vivant - membrane, métabolisme et information génétique - ont pu être présents simultanément aux origines de la vie. Ce qui pose maintenant réellement problème est de comprendre comment briques et polymères se sont organisés pour produire la première cellule vivante. Et là réside notre ignorance la plus complète !

Certains proposent un grand hasard ; la vie serait le produit d'un événement singulier et nous serions donc seuls dans l'univers. D'autres proposent que la première cellule serait au contraire le résultat d'un long processus qui serait composé d'étapes spontanées et reproductibles ; aucun ne s'accorde cependant sur le scénario : la membrane d'abord, le métabolisme en premier, l'information à l'origine, une co-apparition de deux voire des trois composants suivie de leur association dans tous les ordres possibles ! Un troisième groupe suggère que la première cellule ne serait pas apparue sur terre mais serait venue de l'espace ; c'est la théorie de la panspermie. Outre le fait que cette théorie ne fait que repousser le problème - si ce n'est pas sur la terre, où serait apparue la vie et comment ? - les durées des voyages intersidéraux la rendent peu vraisemblable. Il est en effet probable que même dans l'espace avec une température proche du zéro absolu et bien abritée des rayons cosmiques, une cellule ne puisse conserver son intégrité sur les dizaines de millions d'années requise pour atteindre d'autres systèmes solaires. Cette théorie ne peut cependant pas être complètement exclue. Premièrement, des lichens semblent avoir survécu sans problème à un séjour de deux semaines dans l'espace, voire plus d'une année. De même, des spores bactériennes peuvent survivre à des impacts similaires à ceux de météorites qui arrivent sur la terre. Enfin, des spores de bactéries vieilles de plusieurs millions d'années préservées dans de l'ambre voire de centaines de millions d'années et préservées dans des cristaux de sels semblent pouvoir être réveillées en bonne forme !

Le scénario le plus populaire actuellement est celui du « monde à ARN ». En effet, les molécules d'ARN sont douées à la fois de propriétés catalytiques mais sont aussi capables de stocker de l'information. Leur évolution aurait pu donc permettre d'évoluer à la fois un proto-métabolisme et une proto-information génétique. Cependant cette molécule est fragile et ses activités catalytiques sont peu efficaces. Elle aurait donc été remplacée au cours de l'évolution de la vie par les protéines à la catalyse plus efficace mais incapables de stocker de l'information et par l'ADN beaucoup plus stable que l'ARN.

Néanmoins, sous quelles conditions ces ARNs instables ont pu produire la première cellule est toujours une question sans réponse convaincante. Certains supposent qu'ils ont été précédés par un autre polymère et proposent divers candidats. Ce monde à ARN aurait donc après de multiples étapes conduit aux cellules telles que nous les connaissons aujourd'hui et en particulier à la cellule qui a donné naissance à toutes les autres : LUCA pour « Last Universal Common Ancestor ».

Seule l'observation d'intermédiaires pourrait permettre de trancher quant aux différents scénarios proposés et éventuellement valider celle du « monde à ARN ». La présence de tels intermédiaires sur terre paraît très improbable. Il faut donc se tourner vers les autres planètes pour éventuellement pouvoir les observer.

De la vie ailleurs dans le cosmos ?

Si nous adoptons une définition de la vie comme une structure qui s'auto-organise et se reproduit en prélevant des nutriments dans le milieu extérieur et les transforme en molécules du soi ; une structure qui donc mange et se divise, le seul exemple que nous ayons actuellement est celui de la vie terrestre. Elle est basée sur la chimie de quelques éléments : carbone, azote, oxygène et hydrogène en grande partie, avec la présence d'un peu de phosphore, de soufre, de fer, de cuivre et autres oligo-éléments. Cette chimie se produit dans l'eau qui pour ce faire doit être liquide. Actuellement, la possibilité d'autres vies qui utiliseraient d'autres chimies et les conditions dans lesquelles elles pourraient apparaître et se maintenir font l'objet de peu d'études et restent souvent du domaine de la science-fiction. En effet, les expériences de laboratoire visent actuellement essentiellement à promouvoir l'incorporation d'acides aminés non utilisés par le vivant dans les protéines, avec, à la clé, la production de nouvelles activités enzymatiques et le risque de créer une nouvelle vie qui échappe à tout contrôle... D'autres expériences ont permis d'ajouter dans de l'ADN des nucléotides non utilisés par le vivant. Ce nouveau type de matériel génétique a été répliqué efficacement et fidèlement par la cellule. Ces expériences montrent donc qu'il est effectivement possible d'étendre le code génétique à d'autres acides aminés et d'utiliser d'autres nucléotides pour stocker de l'information. Il n'y a donc *a priori* pas de problème pour imaginer une vie basée sur une chimie différente, même si les expériences déjà réalisées sont basées sur la chimie du carbone et sur un mode d'organisation de la cellule identique à celle du

vivant terrestre.

La recherche d'une vie carbonée ailleurs dans l'univers se base essentiellement sur la recherche de planètes qui présenteraient des conditions similaires à celle présente sur terre, celles donc présentes dans la fameuse zone habitable, en anglais zone « Goldilocks ». Ce postulat n'est pas dénué de sens, car, jusqu'à preuve du contraire, les autres planètes du système solaire semblent dépourvues de vie. L'eau y est pourtant présente, parfois sous forme liquide. Des expéditions sont donc prévues pour aller explorer d'autres planètes ou satellites pour voir si de la vie existe. Il se pourrait aussi que ce que nous découvrons ne soient pas des cellules mais plutôt les intermédiaires qui ont conduit aux cellules. Ils pourraient alors nous renseigner sur comment la vie est apparue sur terre. Actuellement, puisque les conditions qui vont permettre la vie ne sont pas complètement déterminées, la zone habitable, mais aussi le portrait-robot de la planète qui peut permettre l'apparition d'une vie restent encore sujets à conjecture, car en plus de la distance par rapport au soleil, et donc la température de surface, d'autres facteurs doivent être pris en compte, tels que la taille de la planète, probablement sa composition initiale, la présence d'autres planètes, etc. Malgré tous, le consensus parmi les astronomes est qu'il existerait dans l'univers des dizaines de milliards de planètes habitables. La plus proche ne serait « qu'à 11 années lumières » de nous.

Les expériences :

Cano R, Borucki M (1995) "Revival and identification of bacterial spores in 25- to 40-million-year-old Dominican amber". *Science* 268: 1060-1064

de Vera J-P (2012) "Lichens as survivors in space and on Mars". *Fungal Ecology* 5: 472-479

Ferris JP, Hill AR, Liu R, Orgel LE (1996) "Synthesis of long prebiotic oligomers on mineral surfaces". *Nature* 381: 59-61

Horneck G, Stöffler D, Eschweiler U, Hornemann U (2001) "Bacterial Spores Survive Simulated Meteorite Impact". *Icarus* 149: 285-290

Malyshev, D. A., K. Dhami, et al. (2014). "A semi-synthetic organism with an expanded genetic alphabet." *Nature* 509(7500): 385-388.

Miller, S. L. (1953). "A Production of Amino Acids under Possible Primitive Earth Conditions." *Science*

117(3046): 528-529.

Pasteur, L. (1860). "De l'origine des ferments. Nouvelles expériences relatives aux générations spontanées." Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences séance du 7 mai 1860, L, : 849-854.

Vreeland RH, Rosenzweig WD, Powers DW (2000) "Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal". Nature 407: 897-900

Wang, L., A. Brock, et al. (2001). "Expanding the Genetic Code of *Escherichia coli*." Science 292(5516): 498-500.

Le néodarwinisme reste le cadre de notre compréhension de l'évolution

Nous avons vu dans la première partie de ce livre que l'évolution est souvent considérée comme une propriété primaire des êtres vivants qui doit être incluse dans une définition de la vie. Cependant, contrairement aux faits de manger et de se diviser, le fait d'évoluer découle en fait de ces deux caractéristiques : un système qui mange et se reproduit ne peut faire autrement que d'évoluer. Avant de discuter plus en détail ce point, nous allons auparavant poser les problèmes du fixisme et du finalisme qui ont longtemps perturbé la compréhension de l'évolution

Fixisme et finalisme en biologie

Notre compréhension du monde vivant, au moins dans les sociétés occidentales, a longtemps reposé sur des postulats théologiques de création divine du monde et en particulier de ses habitants. Dans ce cadre les espèces ne changent pas, elles sont fixes. Elles ont été créées dans un but, de même que leurs attributs. Les yeux sont faits pour voir, les ailes pour voler et les poulets pour nourrir l'homme ! Les êtres vivants procéderaient donc d'une cause finale plutôt qu'initiale. L'élimination du fixisme et du finalisme des espèces a été le sujet de nombreuses batailles philosophiques et scientifiques et n'est pas complètement terminée aujourd'hui. S'il existe à l'heure actuelle peu de personnes niant l'évolution des organismes, le finalisme se perpétue toujours *via* les « théories » de l'Intelligent Design. Pourtant, il est simple de montrer que les organismes évoluent selon les lois de la physique/chimie et nous pouvons même créer de nouvelles espèces !

Le fixisme a été combattu en premier par la théorie du transformisme qui postule donc une transformation des espèces. Si les philosophes des lumières commencent à en discuter dès le début du 18^{ème} siècle, c'est Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) qui en a été probablement le plus fort et plus éminent soutien. Il postule que les organismes changent en fonction des conditions qu'ils rencontrent. Un organe fortement utilisé va donc se développer, un peu utilisé va au contraire régresser. Il ajoute que ces caractères acquis par l'usage vont pouvoir se transmettre à la descendance, c'est l'hérédité des

caractères acquis. Les girafes ont donc des longs cous car elles ont tiré dessus pour aller chercher les feuilles dans les arbres. Les espèces peuvent se transformer mais aussi se complexifier. En effet, partisan de la génération spontanée des microorganismes, il propose une direction à l'évolution. Dans ce cadre, le finalisme ne peut que prospérer... De plus, il n'est pas clair s'il envisage que plusieurs espèces puissent se diversifier à partir d'un ancêtre unique. Pour les tenants du transformisme, les espèces se transforment, elles n'évoluent pas, ni ne se diversifient.

Il faut attendre Charles Darwin (1809-1882) et Alfred Wallace (1823-1913) et leur proposition crédible de moteur de l'évolution, la sélection naturelle, pour que les choses changent radicalement. Darwin confirme que les organismes d'une même espèce présentent des différences. C'est une observation facile à faire pour qui les examine. Il n'exclue d'ailleurs pas que ces différences puissent être acquises à partir de l'environnement. De fait, les modalités d'apparition de ces variations ou mutations et les lois de Mendel qui régissent leur transmission à la descendance ne sont pas connues à l'époque de la formulation de la théorie. La proposition de Darwin est que ces variations vont entraîner une différence entre les individus sur leur capacité à laisser une descendance, ce qui va donner prise à une sélection naturelle. Ne seront retenus que ceux qui laissent le plus de descendants. L'homme d'ailleurs exerce une sélection artificielle sur les différences des animaux qu'il élève ou des plantes qu'il cultive. Il a ainsi pu rapidement changer la morphologie et la biologie des espèces domestiques afin de les adapter à ses besoins. Selon Darwin, la sélection naturelle agit elle aveuglément. Il est simple de voir qu'elle ne retient que les organismes qui laissent le plus grand nombre de descendant, eux-mêmes aptes à laisser la plus grande descendance, *etc.* Les espèces font plus que se transformer : elles évoluent et se diversifient. Il postule des changements lents et incrémentaux qui vont pouvoir expliquer même les organes les plus complexes. La cause finale devient maintenant peu plausible : les yeux ne sont pas faits pour voir. Il faut en fait raisonner comme suit : les organismes incapables de détecter la lumière ont disparu au profit de ceux capables de détecter des changements d'intensité lumineuse pour échapper à leurs prédateurs par exemple. Ceux qui ont focalisé la lumière ont eu un avantage sur les précédents car ils ont pu mieux localiser le danger, *etc.* Les yeux ont donc évolué par une succession de petites améliorations aléatoires qui ont conféré aux individus les portant « un avantage sélectif », celui de laisser plus de descendants que ceux ne présentant pas ces améliorations. Ces changements vont aussi agir sur la capacité des organismes à se croiser. Lorsque le croisement devient impossible entre les descendants d'un même ancêtre, des nouvelles espèces sont créées. La théorie darwinienne évacue une grande partie du

finalisme mais n'en vient pas à bout. En effet, l'évolution darwinienne est toujours perçue par de nombreux scientifiques qui la comprennent mal, comme allant vers le progrès d'organismes de plus en plus complexes avec l'homme culminant au sommet.

La dernière pierre qui a permis de consolider l'édifice et d'évacuer définitivement le finalisme est l'expérience de Salvador Luria (1912-1991) et Max Delbrück (1906-1981) réfutant l'hérédité des caractères acquis (voir la section suivante). Cela a conduit au paradigme néodarwinien : la mutation précède la sélection. La vie suit définitivement les lois de la physique/chimie : les mutations apparaissent aléatoirement et spontanément. Leur sélection par le principe darwinien de sélection naturelle conduit seulement à une apparence de finalité, car tout est effectivement cause initiale.

Le néodarwinisme ou la mutation précède la sélection

Pour mieux concevoir le mécanisme de l'évolution néodarwinienne, il faut d'abord bien comprendre qu'un système qui se divise, le fait forcément avec des erreurs. La raison en est intrinsèque aux propriétés de la matière. Par exemple, dans la vie terrestre, la polymérisation des acides aminés en protéines, qui se déroule en suivant le code génétique, n'est pas exempte d'erreurs qui se produisent chimiquement certains acides aminés se ressemblent : leucine et isoleucine, serine et valine... Le décodage en protéine est aussi basé sur un appariement de trois nucléotides qui peut ne pas être complètement fidèle du fait de sa faible stabilité aux températures ambiantes. De même, la réplication de l'ADN par les polymérases n'est pas sans erreur. De fait, les bases présentent plusieurs formes chimiques dites tautomères. Elles peuvent sous certaines formes ne pas s'apparier avec la bonne base complémentaire. Par exemple, la forme « imino » de la cytosine s'apparie avec l'adénine et non la guanine comme, elle le fait normalement sous sa forme « cétone » (figure 18). Ceci va entraîner après réplication, une différence dans une des copies de l'information génétique avec un changement de guanine en adénine. De plus, des produits mimant les bases peuvent être incorporés dans l'ADN par erreur et provoquer des modifications de séquence. De même, des rayons énergétiques (UV, X, gamma etc.) vont interagir avec la matière et la modifier en altérant par exemple les bases de l'ADN ou les acides aminés des protéines.

En résumé, tout système chimique ne peut s'auto-reproduire sans qu'il y ait çà et là des erreurs.

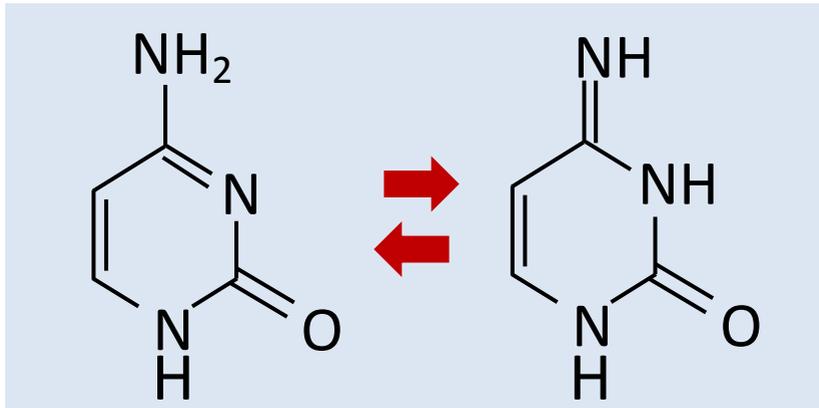


figure 18 : deux formes « tautomériques » de la cytosine. Ces deux formes s'inter-convertissement spontanément. La forme cétonique à gauche s'apparie avec la guanine, la forme imino plus rare à droite avec l'adénine conduisant potentiellement à des mutations.

Celles-ci se produisent même si des systèmes de correction existent, car n'étant pas eux-mêmes exempts d'erreurs. C'est particulièrement le cas des systèmes très complexes, telle que les cellules vivantes, où les nombres d'accidents possibles est très important : celles décrites dans le paragraphe précédent n'étant qu'une infime fraction. Une partie de ces erreurs vont affecter la membrane ou le métabolisme et dans ce cas, leur effet sera temporaire, leur impact étant restreint à la cellule où elles se sont produites. Plus importantes, des erreurs peuvent affecter la structure de l'information génétique ou se produire durant sa duplication. Elles vont changer le plan de fabrication de la cellule mais aussi celui de tous ses descendants. Ces accidents sont alors appelées « mutations ».

Des mutations vont donc apparaître aléatoirement et régulièrement du fait des propriétés intrinsèques de la matière. S'il existe des conditions qui modulent la probabilité de leur apparition, il n'en existe pas naturellement qui vont les diriger, c'est-à-dire qui vont favoriser l'apparition d'une mutation ayant un effet particulier. On sait par exemple que les rayons X provoquent des cassures de l'ADN. On sait qu'éventuellement des régions de l'ADN sont plus sujettes aux cassures en raison de leur composition ou de la manière dont elles sont protégées. Cependant, toutes les régions vont pouvoir se casser avec une probabilité définie. On ne connaît pas de conditions naturelles qui provoqueraient la cassure d'une région bien précise à l'exclusion de toutes les autres et qui conférerait une propriété définie. Nous avons vu dans la première partie du livre qu'il existe des systèmes génétiques où le nombre de changements possibles est restreint ; cependant ils se produisent toujours aléatoirement générant une population présentant toujours les différents états génétiques possibles. Notez que l'homme maîtrise maintenant le

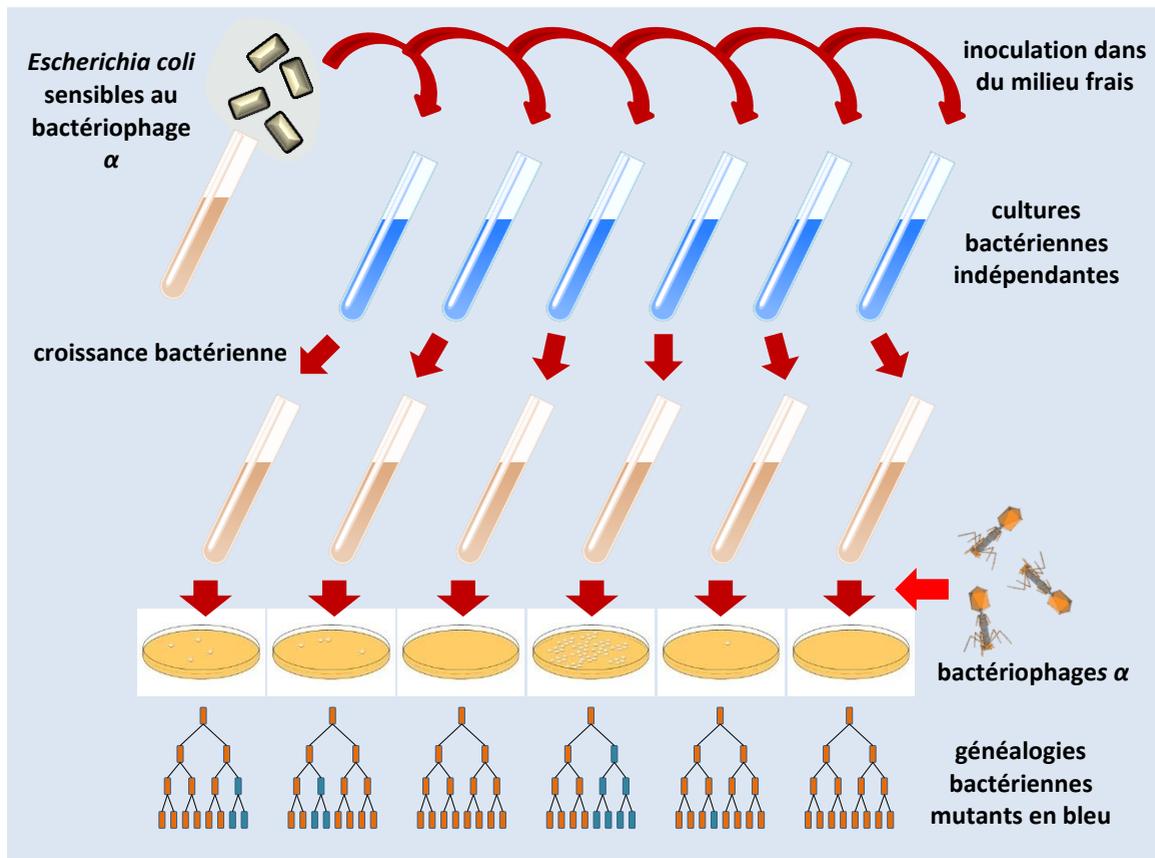


figure 19. L'expérience de Salvador Luria et Max Delbrück, dit test de fluctuation, est la première qui démontre l'apparition spontanée des mutations. En tentant de mesurer le taux de mutation de la bactérie *Escherichia coli* sensible au bactériophage α vers la résistance à ce phage, Luria et Delbrück ont observé une grande fluctuation du nombre de mutants bactériens résistants lorsque différentes expériences indépendantes étaient réalisées. Pour mesurer ce taux, ils cultivaient les bactéries sensibles, puis les mettaient en contact avec les phages juste avant leur étalement sur boîtes de Petri. Dans ces conditions, seules les bactéries résistantes formaient des colonies. Le nombre de mutants était donc égal au nombre de colonies bactériennes qui d'une expérience à l'autre pouvait varier d'un facteur 100 ou plus. Ils ont rapidement éliminé l'hypothèse d'un problème méthodologique car lorsqu'une culture unique était aliquotée, le nombre de mutants suivait bien la loi de Poisson qui reflète les fluctuations statistiques normales d'échantillonnage. C'est cette même loi qui serait suivie si les mutations apparaissaient en réponse à une action des phages, or ce n'est pas ce qu'ils observaient. Luria et Delbrück ont donc raisonné que la fluctuation est normale et vient du fait que les mutations apparaissent aléatoirement et donc à différents moments dans chacune des cultures. Si une mutation apparaît dans une bactérie en début de culture, celle-ci va laisser un grand nombre de descendants, et réciproquement. Les deux chercheurs ont calculé la loi de distribution du nombre de mutants selon cette hypothèse et ont vérifié que les observations sont compatibles uniquement avec cette loi. Cette expérience a été reproduite de multiples fois en utilisant divers organismes et mutations, toujours avec le même résultat.

processus de mutation, car pour de nombreux organismes, il est capable de produire des mutants possédant une mutation bien définie, c'est la génétique « inverse » qui est à la base de la production d'Organismes Génétiquement Modifiés ou OGM.

Les changements de l'information génétique peuvent avoir un effet sur la rapidité avec laquelle un organisme mange et se divise. Cet effet peut-être positif ou négatif. Il est maintenant simple de voir que si un organisme se divise plus rapidement que les autres, il va laisser plus de descendants. Par exemple, un individu possédant une information génétique lui permettant de se diviser un pourcent plus vite que ses congénères, laissera après 100 générations près de trois fois plus de descendants, après 1000 générations il en laissera plus de 20 000 fois plus ! Dans un espace où les ressources sont limitées, le lignage qui laisse plus de descendants présente moins de chance de disparaître que celui qui en laisse moins. C'est ainsi que fonctionne la sélection naturelle. La notion de limitation des ressources recouvre un vaste ensemble d'effets directs et indirects : limitation effective des ressources ou difficulté pour y accéder par compétition avec les organismes utilisant ces mêmes ressources. Ce dernier point est important, les principaux compétiteurs sont donc les organismes utilisant les mêmes nutriments, ce qui inclut les autres individus de la même espèce... Ce n'est ni le plus fort ni le plus malin qui gagne, c'est celui qui va laisser le plus de descendants, le plus fertile. Ce peut être le plus fort ou le plus malin, mais pas de manière obligatoire !

Le paradigme néodarwinien peut se démontrer facilement au laboratoire. Les deux expériences clé démontrant l'apparition aléatoire des mutations sont le test de fluctuation de Luria et Delbrück qui date de 1941 (figure 19), suivie par celle de Joshua et Esther M. Lederberg datant de 1952 (figure 20). De multiples expériences de sélection sont conduites dans les laboratoires et toutes ont montré l'impact de pressions diverses sur la sélection d'une information génétique optimale. La démonstration que cela aboutit à la transformation et l'apparition de nouvelles espèces nécessite de discuter la notion d'espèce.

L'espèce existe-elle vraiment ?

Issue d'une vision fixiste du monde, le concept d'espèce a subi de nombreux changements au fur et à mesure des progrès de la biologie ; dans un premier temps immuable, puis se transformant, elle finit maintenant par évoluer, ce qui implique en fait que l'espèce en tant que telle n'existe pas ! L'observation

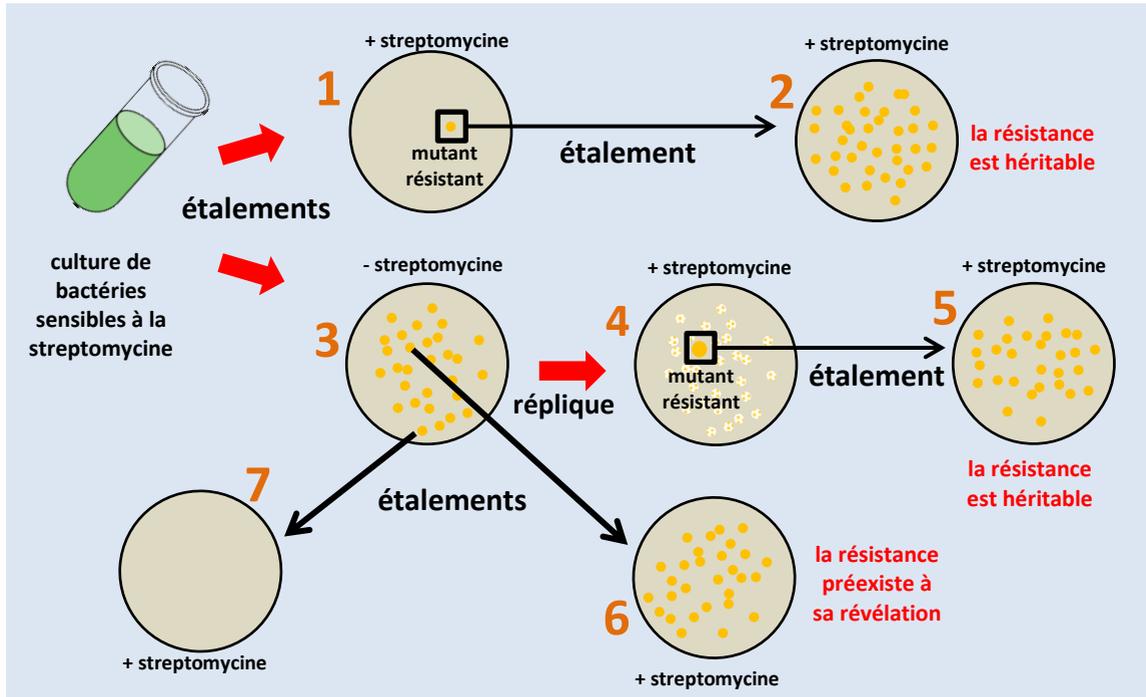


figure 20 : Les expériences de Joshua et Esther Lederberg ont confirmé l'apparition aléatoire des mutations. Ces deux généticiens l'ont montré pour les résistances au bactériophage T1 et à la streptomycine, comme expliqué dans le schéma. Une culture de bactéries sensibles est étalée sur du milieu avec (+ streptomycine) ou sans antibiotique (-streptomycine). Sur le milieu avec l'antibiotique (boîte n°1), des bactéries résistantes génèrent des colonies contenant des millions d'individus résistants. S'ils sont étalés sur du milieu avec de l'antibiotique, chacun de ces descendants résistants va former de nouvelles colonies (boîte n°2), montrant l'héritabilité de la mutation conférant la résistance. Sur le milieu sans antibiotique (boîte n°3), toutes les bactéries qu'elles soient résistantes ou sensibles donnent naissance à des colonies. Joshua et Esther Lederberg ont utilisé la méthode des répliques au velours pour former une copie de ces colonies sur du milieu avec de la streptomycine (boîte n°4). Le tissu de velours permet en effet de prélever une partie des cellules des colonies s'il est appliqué sur la boîte n°3 et de transférer ensuite une fraction de celles-ci sur du milieu frais par simple contact. Seules les colonies contenant des individus résistants vont alors donner naissance sur la boîte n°4 à des nouvelles colonies. Comme précédemment, si ces descendants sont de nouveau étalés sur du milieu avec de l'antibiotique (boîte n°5), ils vont tous donner naissance à de nouvelles colonies. Il est maintenant simple de savoir si la mutation de résistance à la streptomycine de la boîte n°4 est apparue avant le contact des bactéries avec l'antibiotique. En effet, la colonie de la boîte n°3 qui a donné naissance à la colonie résistante de la boîte n°4 n'a jamais vu l'antibiotique. Contenant des bactéries déjà résistantes, leur étalement sur du milieu avec antibiotique donnera naissance à des colonies nombreuses (boîte n°6). Un témoin avec une colonie qui n'a pas donné naissance à une colonie résistante sur la boîte n°4 confirme qu'aucune des bactéries qui la composent n'est résistante (boîte n°7). Le résultat de ce test a toujours conduit à la conclusion que les bactéries résistantes détectées sur la boîte n°4 étaient en fait déjà présentes sur la boîte n°3.

que des croisements entre individus d'espèces différentes ont peu de chance de succès a conduit à la définition de l'espèce comme l'ensemble des populations d'individus interféconds et donnant naissance à une descendance elle-même féconde. Selon Darwin, l'évolution de nouvelles espèces à partir d'un ancêtre commun procéderait en de multiples étapes qui feraient diverger les populations, jusqu'au point où les croisements entre des individus devenus trop divergents deviendrait impossibles (figure 21). Cependant, avant de diverger suffisamment pour ne plus être interfécondes, les populations issues d'un ancêtre commun passent par un état, celui du « complexe d'espèces », où elles sont plus ou moins isolées au niveau de la reproduction les unes des autres, avec en particulier des populations incapables de se croiser entre elles alors qu'elles sont toujours capables de le faire avec des populations tiers. Elles peuvent de plus accumuler des différences morphologiques et physiologiques tout en restant inter-

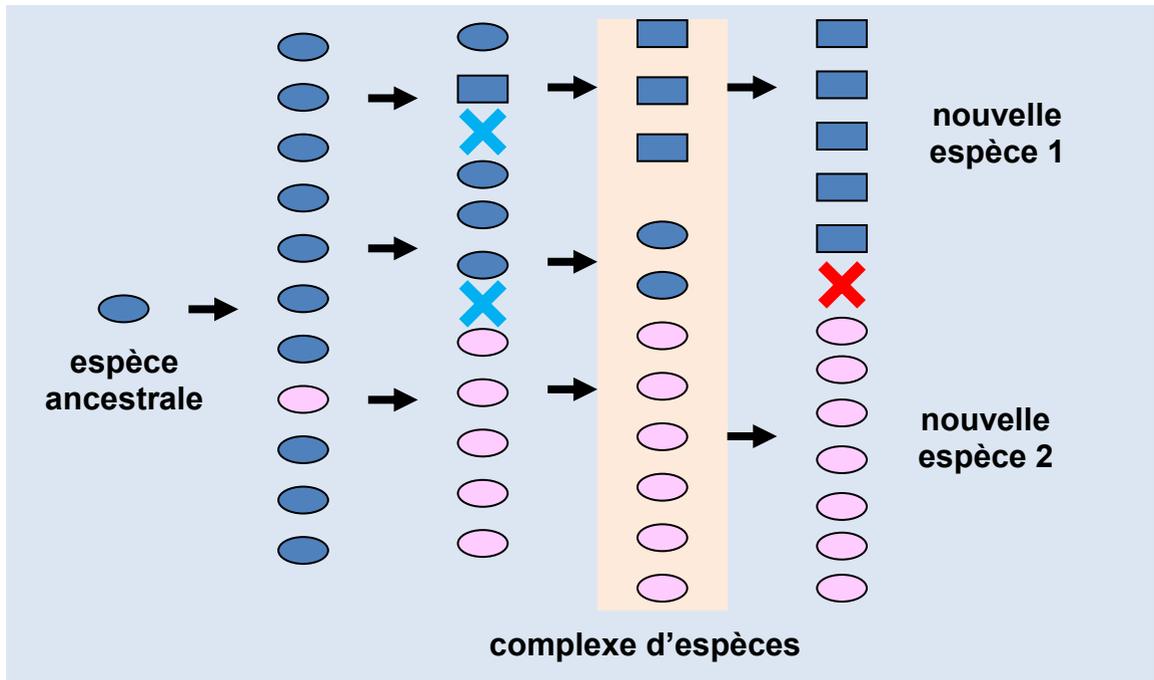


figure 21 : schéma de l'apparition de nouvelles espèces selon Darwin. Des populations d'individus interféconds accumulent des différences. Au début ces différences n'empêchent pas les croisements (croix bleues). Lorsque les différences sont importantes, les croisements deviennent impossibles (croix rouge) permettant alors de délimiter deux espèces nouvelles. Le chemin parcouru entre l'espèce ancestrale et les nouvelles espèces qui en sont issues peuvent être complexes, avec en particulier la coexistence de populations d'individus présentant divers niveaux d'interfécondité. Ce type d'ensemble de population est appelé complexe d'espèces. C'est en fait l'état normal de la plupart des populations naturelles, en particulier chez les microorganismes.

-fécondes. Les biologistes définissent alors des entités telles les sous-espèces pour pouvoir décrire correctement l'ensemble des populations des complexes d'espèces. Dans d'autres cas, celui des espèces jumelles, il n'existe aucune différence apparente, si ce n'est que les croisements entre individus sont impossibles. Comme notre échantillonnage des populations est souvent partiel, les espèces jumelles pourraient en fait correspondre à des populations très divergentes au sein d'un complexe d'espèces. Pour compliquer l'affaire, il semble que l'hybridation, c'est dire le croisement entre des individus de deux espèces différentes, soit capable de favoriser l'échange d'information génétique, même dans la nature où on l'a souvent tenue pour quasi-impossible. On retrouve en effet souvent dans le génome d'une espèce donnée des séquences qui proviennent indéniablement d'une autre. Ceci a même été montré pour l'Homme (*Homo sapiens*) et l'homme de Neandertal (*Homo neanderthalensis*) qui semblent s'être accouplés il y a environ 55 000 ans. On retrouve toujours des traces de l'ADN de l'homme de Neandertal transmis au cours des générations dans les génomes des populations européennes actuelles ! En résumé, la notion d'espèce utilisée par la classification linnéenne ne semble pas vraiment exister dans la nature, ou seulement pendant un temps très court, avant qu'elle ne s'engage dans la course de l'évolution.

De plus, si la définition de l'espèce basée sur l'interfécondité convient bien aux animaux et aux plantes, elle est malheureusement assez peu applicable aux microorganismes et plus particulièrement aux bactéries chez qui les croisements n'existent pas ! La situation n'est pas plus claire chez la plupart des microorganismes eucaryotes, chez qui la reproduction sexuée peut adopter des modalités surprenantes, en particulier la possibilité de la faire sans partenaire... Les espèces microbiennes sont donc le plus souvent définies sur des critères de proximité de la biologie et de la structure (séquence) des génomes des différents membres qui la composent. Ici l'arbitraire pour la délimitation des espèces règne car tout repose sur des appréciations parfois très divergentes du mot « similaire »...

Nonobstant ces problèmes de définition de l'espèce, nous commençons à comprendre finement les mécanismes qui permettent la création des « espèces ». De fait, l'homme en a déjà créées de toute pièce ! Nous avons par exemple produit des nouvelles bactéries qui n'existent pas dans la nature, donc formellement de nouvelles espèces. C'est le cas par exemple de la bactérie JCVI-syn3.0 qui possède un génome minimal et dont nous avons parlé dans la première partie de ce livre. Nous avons réussi à construire *de novo* au laboratoire des levures inter-fertiles entre elles, mais pas avec celles de la nature, en modifiant les systèmes de phéromones et de récepteurs qui contrôlent la reconnaissance des partenaires au cours des croisements. Nous avons donc reproduit au laboratoire le fameux isolement

reproductif qui caractérise les espèces. A l'inverse, nous avons découvert le mécanisme qui limite l'interfécondité entre espèces du genre *Neurospora*. Celui-ci empêche la maturation des produits de la reproduction sexuée ou spores de ces champignons, lorsqu'elles sont issues de croisements où les parents ont des génomes trop différents. Lorsque ce système est inactivé, ce qui nécessite seulement une seule mutation, les croisements redeviennent possibles. Notez qu'ils produisent souvent des descendants « mal foutus »...

En résumé, les preuves pour l'existence d'une évolution qui fonctionne selon le paradigme néodarwinien sont innombrables. Il est maintenant intenable pour un scientifique raisonnable de la nier. Bien que le néodarwinisme ait souvent été attaqué depuis sa genèse, il a tenu bon. A chaque fois, que les arguments de ses opposants ont été investigués, ils n'ont pas résisté à l'examen. Certes nous ne comprenons pas tous les détails des modalités de l'évolution et des batailles sont toujours en cours. Néanmoins, il est maintenant clair que l'évolution n'est plus une théorie mais un fait au même titre que le fait que la terre est ronde et qu'elle tourne autour du soleil. Parmi les questions qui ne sont pas résolues selon un consensus général on peut citer : L'évolution est-elle toujours progressive ou peut-elle faire des sauts soudains ? Est-il possible pour des individus vivant au même endroit et de la même façon, c'est-à-dire en « sympatrie », de pouvoir générer des nouvelles espèces ou un isolement géographique précède-il toujours une spéciation ? Comme on le voit il s'agit de questions certes importantes mais pas fondamentales.

Il est donc effectivement possible de dire avec le généticien Theodosius Dobzhansky (1900-1975) : "Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution" ou en français « rien de fait de sens en biologie si ce n'est à la lumière de l'évolution ». De fait, le pouvoir éclairant est impressionnant. Citons : l'explication des fossiles et la manière dont ils se succèdent dans les strates géologiques ou le fait que les espèces peuplant les îles sont toujours proches de celles du continent voisin. Le pouvoir explicatif est maintenant à son apogée dans les définitions fines des modalités de l'évolution des organismes permises par l'établissement des phylogénies des différents organismes basés sur les séquences des génomes. Ceci a grandement clarifié comment l'évolution des organismes terrestres s'est passée et sera repris dans la dernière partie de ce livre. Avant de terminer cette troisième partie, il est nécessaire de discuter plus précisément deux points : le sens de l'évolution vers le plus complexe et la nature des variations qui peuvent donner prises à la sélection naturelle. En effet, ces deux points font toujours débat, alors qu'il ne le devrait pas.

Evolution complexifiant, réductrice et convergente

L'observation des fossiles montre que ceux-ci se complexifient au fur et à mesure de l'évolution (figure 22). Ceci a conduit un certain nombre de finalistes à suggérer que l'évolution a un sens conduisant vers un summum, en l'occurrence l'Homme. En réaction, d'autres réfutent le fait que l'évolution conduit à des organismes plus complexes. Les deux attitudes sont également ridicules. Dans les deux cas, il faut pour leur répondre donner une définition de la complexité. Chaque objet est construit à partir de briques élémentaires. Ces briques s'arrangent entre elles pour donner des combinaisons stables d'un niveau supérieur qui elles-mêmes servent de briques pour former des combinaisons d'ordre supérieur : quarks en nucléons, nucléons et électrons en atomes, atomes en molécules, molécules en complexes macromoléculaires, etc. On peut alors définir la complexité d'un objet comme une valeur qui quantifie le nombre de briques élémentaires, le nombre de niveaux et les relations que tous ces composants ont entre eux et qui permettent sa description. Selon cette définition, une cellule est plus complexe qu'un assemblage macromoléculaire et un animal pluricellulaire avec ses cellules différenciées et ses tissus est plus complexe qu'une bactérie, même si celle-ci est considérée dans le cadre d'un biofilm (un biofilm est une communauté de microorganismes adhérant physiquement entre eux grâce à une matrice extracellulaire qu'ils fabriquent). Notez que la complexité est différente de l'efficacité, en l'occurrence chez les êtres vivants, la capacité à laisser le plus grand nombre de descendants dans des conditions de milieu données.

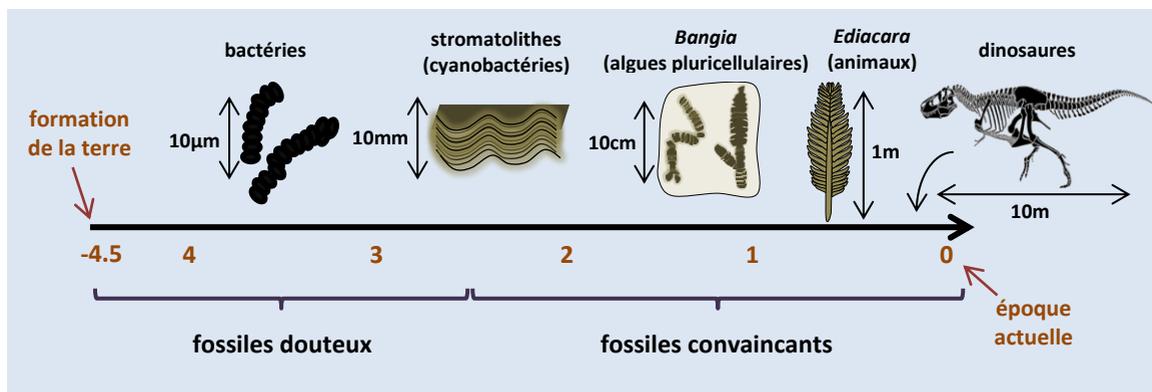


figure 22 : quelques fossiles emblématiques et leur date d'apparition au cours de l'évolution montrent l'augmentation de la complexité au cours des temps géologiques.

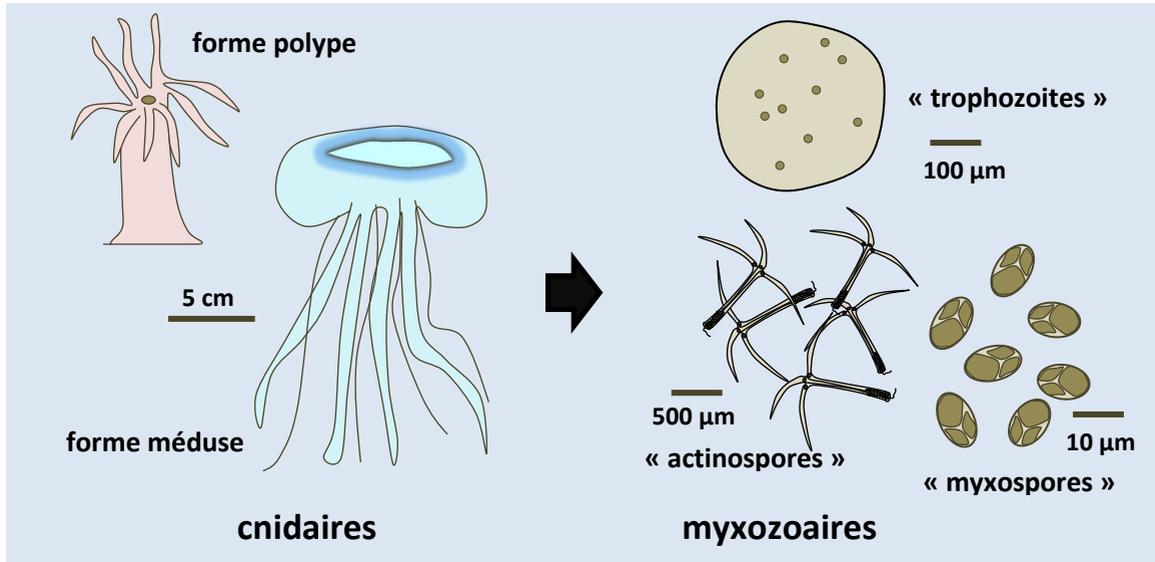


figure 23 : l'évolution réductrice est un phénomène fréquemment observé chez les parasites. Les myxozoaires sont des parasites microscopiques de poissons et d'invertébrés qui dérivent d'animaux plus complexes, les cnidaires. Leur stade végétatif (trophozoites) est généralement un plasmode, une cellule contenant plusieurs noyaux et présentant une morphologie simple, et leur dispersion implique deux types de « spores ». Les cnidaires se présentent sous deux formes, les polypes et les méduses. Ils ont une taille bien supérieure et possèdent tous les attributs complexes des animaux, dont des cellules nerveuses et musculaires qui manquent chez les myxozoaires.

Pour répondre aux avocats d'un sens à l'évolution, il suffit de souligner le fait que l'évolution suit les lois de la physique/chimie. L'assemblage d'un petit nombre de briques en un objet comportant peu de niveaux et donc plus probable que leur association en un objet plus complexe possédant plus de briques et surtout plus de niveaux. De plus, les organismes n'apparaissent pas spontanément, ils découlent d'une histoire. Il n'y a donc rien d'étonnant selon les lois des probabilité que la vie a commencé avec des organismes possédant une cellule, puis que celle-ci soit devenu une brique qui a permis de fabriquer des organismes pluricellulaires, d'abord avec peu de types cellulaires, puis avec un grand nombre, *etc.* Cela ne présage pas d'un sens ou d'un finalisme quelconque. On peut même prédire que si de la vie est observée sur autre planète, la probabilité qu'elle débute par des organismes simples sera plus importante que celle de débiter par des organismes complexe ! Pour répondre à ceux qui nient la complexité, il suffit de leur dire qu'ils confondent complexité et efficacité, selon les définitions données plus haut. La sélection naturelle a prise sur l'efficacité et non pas sur la complexité. Si cette dernière confère un avantage sélectif, et l'histoire de la vie sur terre montre que c'est souvent le cas, elle n'est pas

obligatoirement la meilleure réponse à une pression de sélection. Les organismes tels que les bactéries sont là pour le démontrer : les descendants procaryotes actuels ont survécus des milliards d'années sans pour autant avoir été éliminés de la course à l'évolution. La démonstration est encore plus claire si l'on considère les cas d'évolution dite réductrice, c'est-à-dire celle d'organismes simples dérivant d'ancêtres plus complexes (figure 23). Ce type d'évolution se produit fréquemment chez les organismes endosymbiotiques, c'est-à-dire vivant à l'intérieur d'un hôte, ce qui est le cas de nombreux parasites. En général, une réduction des capacités métaboliques, associée avec une simplification morphologique, se produit. C'est une réponse attendue car l'intérieur d'un hôte est, bien qu'hostile, souvent un milieu riche. Le parasite peut donc se passer de beaucoup de voies de biosynthèse et utiliser les produits fournis par son hôte. De même, il utilise les ressources de l'hôte pour déplacer ou se protéger de l'environnement. N'ayant plus besoin de ses propres systèmes, ceux-ci vont pouvoir disparaître sans entraîner de perte de capacité à se reproduire, conduisant ainsi à une simplification morphologique. Il doit par contre se défendre contre les réactions de l'hôte ; les symbiotes vont donc développer un ensemble de stratégies pour discuter avec leur hôte et si besoin subvertir ses défenses. S'il le fait avec trop de succès, il devient un parasite. Si un *statu quo* se maintient, il s'agit d'un mutualiste ou d'un commensal.

Le fait que la sélection naturelle aboutisse dans le maintien au cours de l'histoire des organismes les plus aptes, qu'ils soient simples ou complexes, se voit aussi via les multiples phénomènes de convergences évolutives rencontrées dans le monde vivant. L'évolution convergente, c'est-à-dire le développement de caractéristiques biologiques similaires par des organismes d'origines très différentes, provient en effet du fait que les caractéristiques optimales pour exploiter un milieu et laisser le plus grand nombre de descendants vont être celles sélectionnées. Ces caractéristiques optimales ont de fortes chances d'être identiques pour tous les organismes car ne dépendant que de la pression de sélection. Les moyens pour y arriver sont cependant dépendants des caractéristiques biologiques des organismes qui subissent la sélection. La ressemblance est donc souvent superficielle et les biologistes ne s'y sont souvent pas laissés prendre en classant dans des groupes distincts des organismes parfois très similaires, en particulier chez les « gros » organismes tels que les animaux ou les plantes. Toutefois, dans le cas des microbes, la rareté des caractères discriminants ont souvent conduit les biologistes à faire des erreurs et à associer dans les mêmes groupes des organismes disparates qui ne se ressemblent que par convergence évolutive. Deux exemples permettent d'illustrer ce point. Dans le premier, le plus souvent cité en exemple dans les cours de biologie, il s'agit pour les animaux d'échapper facilement à leur

prédateur, ce qui bien évidemment favorise la production d'une descendance. Le vol est un tel moyen, il n'est donc pas surprenant qu'il soit apparu indépendamment plusieurs fois au cours de l'évolution, chez les insectes, des poissons, les reptiles, les oiseaux et les mammifères, *etc.* Chez les vertébrés, il s'agit toujours du membre antérieur qui se transforme en aile. Cependant, les moyens pour arriver à l'aile sont très différents par exemple chez les oiseaux et les chauves-souris. Le deuxième exemple est celui des organismes qui ont pour source principale d'aliments la lignocellulose, la matière qui compose la paroi des plantes. Ses caractéristiques de solidité et d'encombrement font qu'elle ne peut être digérée qu'à l'extérieur des cellules. Il semble que la stratégie optimale pour en venir à bout soit de produire des longues cellules allongées qui vont pouvoir pénétrer la matière végétale afin de l'envahir et de sécréter des enzymes de digestion directement en son sein. Ces cellules, appelées hyphes, ont été produites au moins trois fois de manières indépendantes au cours de l'évolution : une fois chez des procaryotes appelés streptomycètes, et au moins deux fois chez les eucaryotes eumycètes et oomycètes. On suspecte même que les hyphes ont été différenciés répétitivement et indépendamment plusieurs fois chez les eumycètes. Tous ces organismes ont longtemps été classés comme des champignons, ce que leur nom indique. De fait, les traités de mycologie d'avant les années 1950 traitent des trois groupes. Les streptomycètes ont depuis rejoint les autres bactéries et ne sont plus étudiés par des mycologues mais par les bactériologistes. Eumycètes et oomycètes restent des champignons, mais leur caractéristiques biologiques autres que celle des différencier des hyphes pour se nourrir sont très différentes. De fait, certains mycologues militent pour l'exclusion des oomycètes du champ de leurs études...

Trois sources de variations

Nous avons vu que la genèse de mutations est le carburant initial de l'évolution et que leur sélection en est le fil conducteur. Il existe cependant deux autres mécanismes importants d'un point de vue évolutif. Avant de les aborder, il faut soulever les problèmes des relations entre informations génétiques et caractéristiques biologiques qu'elles entraînent ; ce que les généticiens appellent les relations entre le génotype, ici pris au sens de l'ensemble de l'information génétique d'un individu, et le phénotype, au sens de l'ensemble des caractéristiques biologiques et morphologiques qu'il présente. En effet, la plupart des variations, appelées polymorphismes, détectées lorsque l'on détermine les

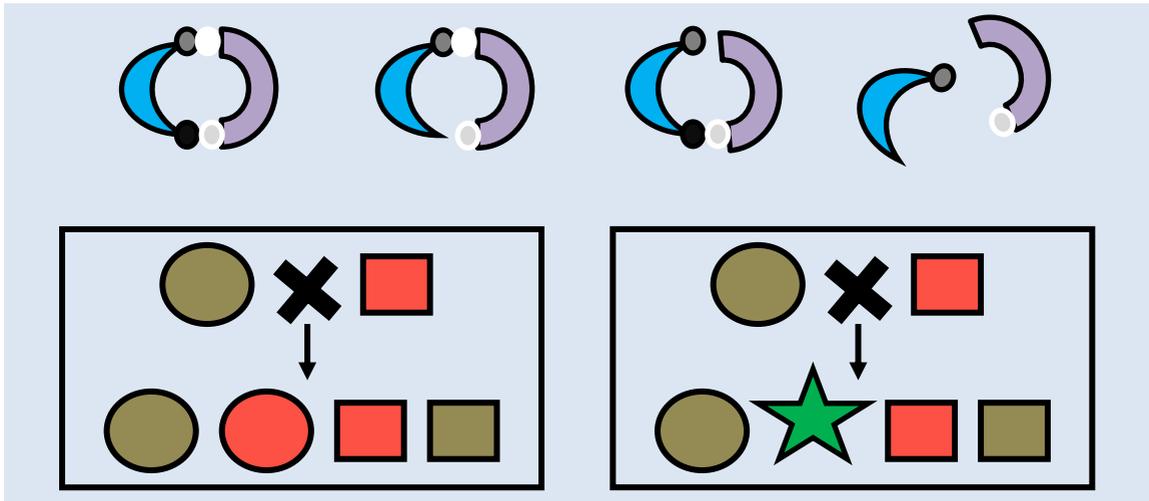


figure 24 : la recombinaison peut générer de la diversité inattendue. Les schémas du haut montrent comment des effets synergiques peuvent être générés. L'exemple concerne un enzyme composé de deux sous-unités qui sont liées entre elles par des liaisons non covalentes symbolisées par les ronds. S'il existe des sous-unités polymorphiques, où il manque un des résidus impliqués dans la formation de liaisons fortes, la réassociation par recombinaison de sous-unités, où toutes les liaisons sont labiles (à droite), aura un effet dramatique sur la constitution et donc l'activité de l'enzyme. En bas à gauche, la réassociation de l'information de forme ronde et de couleur rouge au sein d'un individu ne conduit pas à des effets synergiques et se traduit par un individu rond et rouge. En bas à droite, lorsqu'un effet synergique entre les deux informations est présent, l'individu peut adopter un phénotype inattendu, ici symbolisé par une étoile verte

séquences des génomes de différents organismes semblent n'avoir que peu, voire pas, d'effet sur leurs caractéristiques globales. La raison en est que l'ADN stocke certes l'information génétique, mais le fait de manière souvent peu parcimonieuse. En particulier, il peut contenir des régions qui ne codent pas pour une information. Des variations affectant ces régions n'auront donc aucun effet sur la biologie des organismes. De même, l'activité enzymatique des protéines est souvent identique pour différentes versions d'un même enzyme. En effet, l'activité est conférée par une configuration tridimensionnelle précise de quelques résidus clé, appelé site catalytique, les autres acides aminés présents dans la protéine servant uniquement d'échafaudage pour obtenir un site catalytique fonctionnel. Ils sont le plus souvent interchangeables, surtout s'ils se ressemblent, car le site catalytique reste dans la bonne configuration même si différents acides aminés sont présents dans l'échafaudage. Cependant, il est important de noter que des versions de l'information (ou allèles), qui prises isolément ont peu d'effets, peuvent avoir des conséquences dramatiques lorsqu'elles se retrouvent associées dans le même individu

(figure 24).

Le premier mécanisme qui permet de créer de la diversité qui va pouvoir donner prise à une sélection est donc la recombinaison d'informations génétiques au sein d'un même génome, ce qui se fait après une reproduction sexuée chez les eucaryotes (figure 24). L'évènement qui conduit donc au caractère qui va subir la pression de sélection n'est pas l'apparition des mutations qui engendrent les polymorphismes, mais bien la recombinaison génétique qui a eu lieu au moment de la reproduction sexuée. Ce type de phénomène peut être important lorsque deux populations qui n'ont pas eu de contact depuis très longtemps se rencontrent. Un exemple extraordinaire est celui de la capacitance évolutive de certains gènes. En effet, il a été montré que des gènes dits donc de capacitance, comme ceux codant les protéines chaperons qui sont impliquées dans l'aide au repliement correct des enzymes, peuvent masquer une variabilité phénotypique cryptique liée à la présence de polymorphismes dans des gènes impliqués dans la morphogenèse. Lorsque ces gènes de capacitance sont présents, et les protéines qu'ils produisent sont fonctionnelles, les polymorphismes des gènes de morphogenèse sont masqués car les protéines qu'ils codent sont correctement repliées. Par contre, si les gènes de capacitance et donc les protéines qu'ils codent viennent à être déficients, les protéines dont ils ont la charge ne sont plus correctement repliées, ce qui va entraîner l'apparition de nombreux caractères anormaux liés à la présence de versions diverses des gènes de morphogenèse, révélant donc une diversité biologique cachée. Cela a été montré en premier avec le gène codant la protéine Hsp90 chez la drosophile, chez qui les morphologies de l'œil ou de l'aile sont modifiées de manières très variables dans les mutants du gène codant cette protéine. Ce phénomène est en fait très général. Il ne repose pas uniquement sur Hsp90 et a été mis en évidence chez de nombreux organismes. Le plus intéressant dans l'histoire est que les protéines chaperons telles que Hsp90 peuvent être modulées dans leur fonction chaperon par la température (lors d'un choc thermique à haute température, Hsp90 doit participer au dépliement des protéines altérées par la chaleur plutôt qu'au repliement des protéines nouvellement produites), entraînant donc un effet sur le phénotype similaire à celui de l'inactivation du gène ! Des variations du milieu peuvent donc avoir un effet très important sur le phénotype des individus, et ce de manière soudaine. Ce n'est pas un retour au lamarckisme, car le milieu dans ce cas ne dirige pas les variations, il ne fait que les révéler. Elles vont ensuite subir le sort usuel : être éliminées si elles ne conduisent pas à l'obtention de plus de descendants que les compétiteurs... Ce phénomène montre aussi que des variations importantes et soudaines peuvent avoir lieu en réponse à des changements du milieu,

apportant un argument fort sur l'existence au cours de l'histoire évolutive d'accélération des changements. Notez que le phénotype est donc le résultat d'interactions complexes entre les gènes et l'environnement. Il n'y a souvent pas de relations simples entre les deux, telles qu'expliquées par le cas d'école des pois de Mendel. Un humain ayant une tendance génétique à l'embonpoint restera maigre s'il vit sur une île où la nourriture est rare et se compose par exemple essentiellement de poissons. Lâché dans une grande ville, où la nourriture peut se trouver facilement et qu'elle est riche en glucide (hamburger, bonbons...), le même individu deviendra probablement obèse, alors qu'un autre humain ayant une tendance génétique à la maigreur restera svelte dans les deux habitats.

Un deuxième mécanisme important qui conduit à de la diversité est le phénomène de symbiose mutualiste, en particulier dans le cas de l'endosymbiose. Encore une fois, des mutations vont être à l'origine des mécanismes qui vont permettre l'établissement et le maintien d'une symbiose harmonieuse. Cependant, l'établissement de la symbiose peut résulter d'un évènement fortuit indépendant de mutations. De plus, l'être formée de l'association est souvent radicalement différent des deux partenaires pris isolément. C'est un cas extrême de synergisme qui met en commun deux partenaires dont l'association est bien plus que la somme de leurs propriétés. Ceci leur permet d'envahir efficacement de nouvelles niches écologiques et de gagner la compétition à la production de descendants. L'exemple le plus emblématique est probablement l'apparition de la cellule eucaryote comme assemblage d'une cellule proto-eucaryote et d'une bactérie capable de respirer l'oxygène (figure 25). Cette cellule atteint une taille bien supérieure à celles des bactéries typiques, souvent de deux ou trois ordres de grandeur. Elle a pu donner naissance à des organismes pluricellulaires complexes, ce que les bactéries ne semblent pas avoir pu générer. Un autre exemple bien connu est celui des lichens, dont la morphologie est plus complexe et les capacités adaptatives sont bien supérieures à celles des deux partenaires pris isolément.

En conclusion, le paradigme néodarwinien continue d'être celui qui explique l'histoire du vivant, car il réconcilie la biologie avec les lois de la physique/chimie : les mutations apparaissent aléatoirement à cause des propriétés intrinsèque de la matière ; un évènement de sélection découplé de l'apparition intervient par la suite pour faire le tri entre bons et mauvais changements au regard de l'évolution. Cette histoire n'est clairement pas celle d'espèces fixes, mais de populations d'organismes qui se modifient. Le sens général est donné par une compétition ; les vainqueurs sont ceux qui ont laissés le plus grand nombre de descendants aptes à laisser eux-mêmes une progéniture abondante, *etc.* Les analyses de la

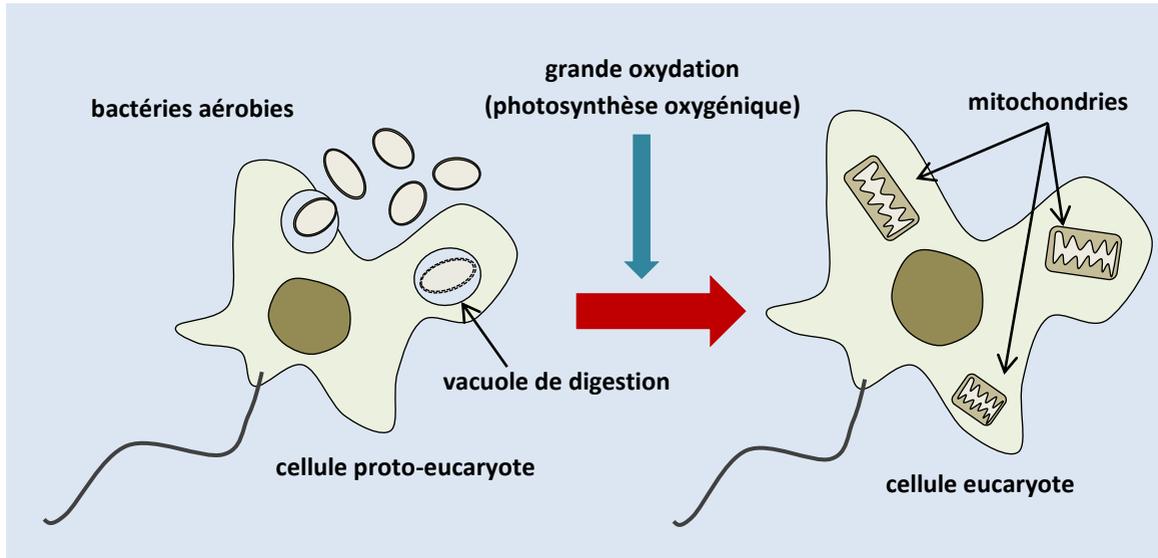


figure 25 : l'origine de la cellule eucaryote représente probablement l'évènement de symbiose le plus important de la biosphère. La cellule eucaryote résulte de l'association d'une cellule qui devait se nourrir de bactéries par phagocytose, dite proto-eucaryote, et de bactéries aérobies respirant l'oxygène. D'abord se comportant uniquement comme des proies, les bactéries ont évolué des moyens de ne pas se faire manger, probablement en s'échappant de la vacuole de digestion. Elles ont alors pu devenir des parasites intracellulaires ; des descendants de ces bactéries continuent d'ailleurs de parasiter les cellules eucaryotes. Un évènement indépendant a permis de sélectionner le consortium constitué de la cellule proto-eucaryote et de ses proies procaryotes pour donner la cellule eucaryote. En effet, l'avènement de la photosynthèse oxygénique, développée par les cyanobactéries a conduit à la présence dans l'atmosphère de dioxygène, qui en fait est un poison violent pour les cellules anaérobies. Cette « grande oxydation » qui s'est produite il y a environ deux milliards d'années, a probablement conduit à la disparition d'une grande partie de la biosphère. La cellule eucaryote a pu résister grâce à la respiration des bactéries qui a éliminé l'oxygène. De proies ou parasites, les bactéries sont devenues des partenaires. Elles se sont ensuite intégrées de plus en plus à la cellule, selon un processus parfaitement néodarwinien, pour donner les mitochondries et sont donc maintenant des organites cellulaires. Cette cellule a connu un grand succès puisqu'elle a évolué pour produire les animaux, les plantes, les champignons et de nombreux microbes.

génétique moderne montrent cependant que la vision simpliste du plus fort qui gagne n'est pas tenable. Des relations complexes entre information génétique et phénotypes résultants, généralement issues de la reproduction sexuée, et la mise en place de symbiose viennent en effet montrer que parfois l'association des faibles peut avoir de grands rôles ! Enfin avant de clore ce chapitre il faut une nouvelle fois revenir sur les deux sens du mot adaptation. Dans le premier chapitre, nous avons vu que l'organisation de la cellule, mais aussi des organismes plus complexes, permet une adaptation rapide au

changement de milieu, généralement en quelques minutes, heures ou jours. Elle ne se fait pas par des changements de l'information génétique mais juste par la manière dont celle-ci est exprimée. Au contraire, l'adaptation au cours de l'évolution est le résultat de changements génétiques. Ceux-ci sont peu fréquents, et probablement pour la majorité d'entre eux ont des conséquences minimales. Il n'y a donc rien d'étonnant que les durées pour voir leurs effets cumulés se comptent en centaines de milliers, millions voire milliards d'années. C'est ce que nous allons voir dans le dernier chapitre de ce livre qui va tenter de résumer l'histoire de la seule vie que nous connaissons, celle qui est présente sur terre.

Les expériences :

Fu, Q., H. Li, et al. (2014). "Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia." *Nature* 514(7523): 445-449.

Green, R. E., J. Krause, et al. (2010). "A Draft Sequence of the Neandertal Genome." *Science* 328(5979): 710-722.

Lederberg, J. and E. M. Lederberg (1952). "Replica Plating and Indirect Selection of Bacterial Mutants." *Journal of Bacteriology* 63(3): 399-406.

Luria, S. E. and M. Delbrück (1943). "Mutations of Bacteria from Virus Sensitivity to Virus Resistance." *Genetics* 28(6): 491-511.

Rutherford, S. L. and S. Lindquist (1998). "Hsp90 as a capacitor for morphological evolution." *Nature* 396(6709): 336-342.

Seike, T., T. Nakamura, et al. (2015). "Molecular coevolution of a sex pheromone and its receptor triggers reproductive isolation in *Schizosaccharomyces pombe*." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(14): 4405-4410.

Shiu, P. K. T., N. B. Raju, et al. (2001). "Meiotic Silencing by Unpaired DNA." *Cell* 107(7): 905-916.

Un aperçu de l'histoire et de la diversité de la vie sur terre

Nous avons vu dans la première partie de ce livre que la vie terrestre est le seul exemple sur lequel nous pouvons nous baser pour illustrer le vivant et ses propriétés. Dans cette dernière partie, je vais donc essayer de dégager les grandes lignes de ce que l'on sait sur son apparition, son évolution et sa diversité. Pour fixer les idées quant aux durées impliquées, la figure 26 compare la vie de la terre avec celle de l'être humain. Sur cette figure, on voit clairement que l'évolution de la vie telle qu'elle est racontée au grand public, et qui en fait se focalise principalement sur l'évolution des animaux, ne représente que les étapes terminales de l'évolution ; l'apparition des humains, c'est-à-dire des espèces du genre *Homo*, ne date que de 7 millions d'années (approximativement équivalents à 45 jours sur une vie de 80 ans), et celle des sociétés historiques datant d'environ 6 000 ans, elles ne sont présentes que dans les tous derniers instants (*grosso modo* la dernière heure d'une vie de 80 ans)...

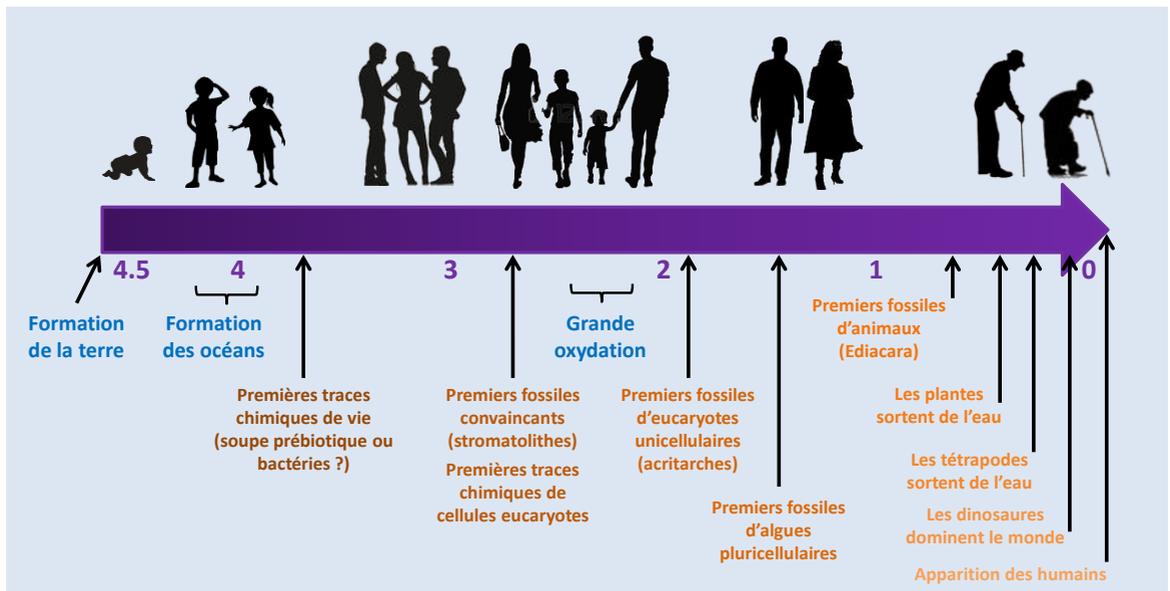


figure 26 : La vie de la terre comparée à l'étendue de celle des êtres humains.

Les débuts de la vie, il y a environ quatre milliards d'année ?

Les cosmologistes nous informent que la terre serait née en même temps que le système solaire, il y a un peu plus de 4,5 milliard d'années. L'enfance a été probablement turbulente avec en particulier une probable collision planétaire qui aurait entraîné la formation de la lune il y a environ 4,4 milliard d'années. La matière en fusion aurait refroidi en quelques centaines de millions d'années et l'eau se serait condensée pour former les océans, il y a environ quatre milliards d'années (figure 26). A cette époque, l'atmosphère était probablement très riche en gaz carbonique, méthane, ammoniac, *etc.* mais était dépourvue de dioxygène O_2 . Les orages étaient probablement fréquents et violents, les rayonnements ultraviolets n'étaient pas bloqués par une couche d'ozone ou trioxygène O_3 , une molécule qui se fabrique à partir du dioxygène. Ces deux phénomènes pouvaient donc apporter l'énergie nécessaire à la création de matière organique à partir des gaz atmosphériques comme démontrée par les expériences de Miller. Les conditions étaient donc réunies pour que la chimie prébiotique produise sa fameuse soupe. Les bombardements de météorites eux-aussi possiblement chargés en matières organiques étaient intenses, ce qui probablement rendait le bouillon encore plus riche. C'est sur cette terre ayant déjà vécu environ 20% de son existence (figure 26) que seraient apparues les premières cellules, il y a environ 3,8 milliards d'années. Cette hypothèse est corroborée par la présence avérée de matière organique dans des sédiments datant de cette période, en particulier dans les sédiments d'Isua datant précisément de 3,85 milliard d'années. Ce qui ne fait pas l'unanimité c'est de savoir si elle provient de la soupe prébiotique ou de vraies cellules. Il faut bien avouer que la simplicité, attendue, des fossiles de cette époque (figure 22) rend toute conclusion dans un sens ou dans l'autre périlleuse ! Quoiqu'il en soit, environ un milliard d'années plus tard, vers -2,8 milliard d'années, il doit exister une vie complexe car celle-ci a laissé des traces sous forme de stromatolites (ou stromatolithes), pour lesquelles les paléontologues s'accordent sur le fait qu'ils ont pour origine des bactéries capables de faire une photosynthèse complexe : la photosynthèse oxygénique. Nous reviendrons sur ce point dans la section suivante.

La première moitié de la vie de notre terre, la période probable pendant laquelle la vie est apparue, ne nous est donc connue que par de faibles traces directes. Actuellement toute explication de l'apparition de la vie relève donc de la supposition, aussi éclairée qu'elle soit ! Pour autant il ne faut pas

baisser les bras, car les caractéristiques de la vie terrestre permettent de dégager au moins une conclusion : la vie ne serait apparue qu'une seule fois. En effet, toutes les cellules ont des caractéristiques communes (voir le premier chapitre et la figure 27) qui suggèrent fortement l'unicité de leur apparition. Toutes utilisent les mêmes types de molécules pour assurer leurs fonctions de bases. L'information est stockée dans de l'ADN (même si celui-ci a pu être précédé par de l'ARN ; voir pages 29 et 30) et utilise un code quasi universel, les variations provenant clairement d'évolutions postérieures à son apparition. L'ADN est dupliqué et transcrit en ARNs par des polymérases se ressemblant très fortement dans toutes les cellules. Les ARNs sont décodés en protéines de compositions très similaires - car basées principalement sur une vingtaine d'acides aminés identiques chez tous les organismes - par une machinerie composée de multiples éléments (ribosomes, ARN de transfert, enzymes d'acylation des tRNA...) et qui a clairement une seule origine. Le métabolisme énergétique semble universel et se sert comme substrat de glucose qu'il transforme en pyruvate via une succession de réactions : la glycolyse ; celle-ci est couplée à la production d'adénosine triphosphate (ATP) dans toutes les cellules. Certes en fonction des types trophiques (voir page 5) et des modes de vie aérobie ou anaérobie, le glucose est obtenu et le pyruvate est utilisé de manières différentes. Cependant, la glycolyse semble être la voie

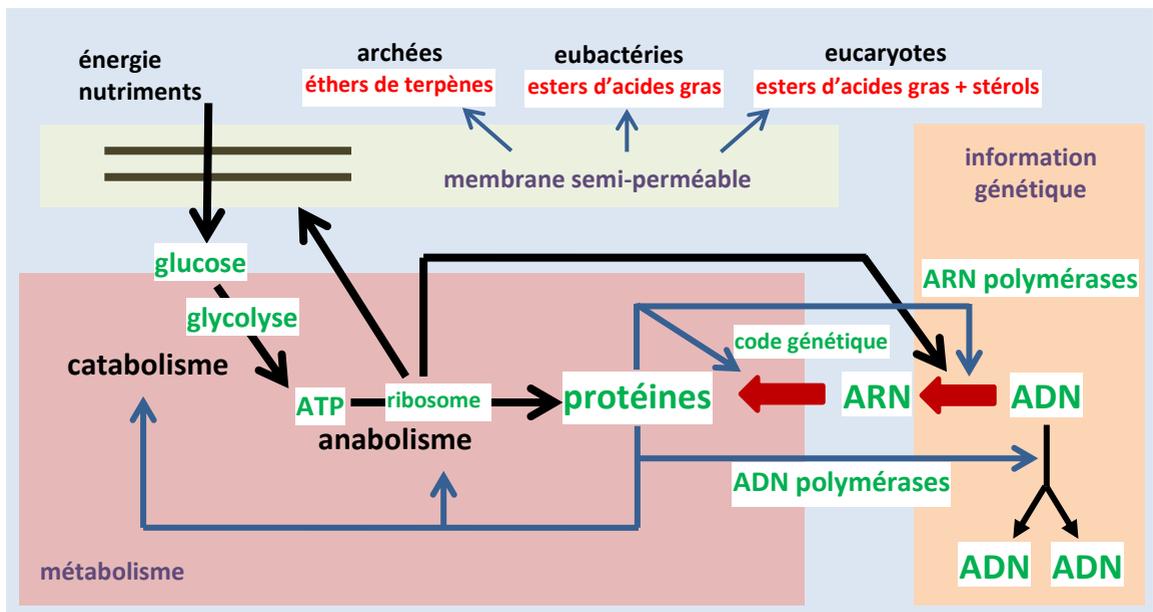


figure 27 : schéma du fonctionnement des cellules de la vie terrestre. En vert, les processus universellement conservés dans toutes les cellules ; en rouge, les différents types de membranes plasmiques.

centrale du métabolisme autour de laquelle le reste s'est construit. Elle utilise des enzymes conservés universellement. En conclusion, métabolisme (et enzymes) et information génétique ont une origine unique. La probabilité que ces systèmes complexes soient apparus à plusieurs reprises de manières indépendantes est trop faible pour envisager une autre hypothèse. D'autant plus que les expériences récentes montrent que d'autres systèmes sont envisageables pour créer des cellules (voir page 30). Il n'y a donc apparemment pas de raisons particulières, comme des contraintes physico-chimiques, autres qu'une histoire commune pour rendre compte de cette unicité de fonctionnement. Le seul bémol est que les trois grands types de cellules connus actuellement, eubactéries, archées et eucaryotes, ont des membranes semi-perméables de compositions différentes (figures 3 et 27). Cela a conduit certains chercheurs à postuler des origines indépendantes à ces trois lignées. Leur scénario serait donc que la « cellularisation », c'est-à-dire la production du compartiment cellulaire délimité par la membrane plasmique, se serait produit en dernier après la mise en place du couplage de l'information génétique et du métabolisme, et ceci de manières indépendantes pour les trois groupes. Hélas, cette théorie est de moins en moins crédible avec la découverte d'eubactéries capables de synthétiser des stérols, molécules « typiques » des eucaryotes ou des éthers d'isoprènes, molécules typiques des archées. Le scénario le plus probable est donc un remplacement au cours de l'évolution de la membrane (probablement initialement de type « eubactérien ») par des membranes satisfaisant mieux aux besoins des différents types cellulaires.

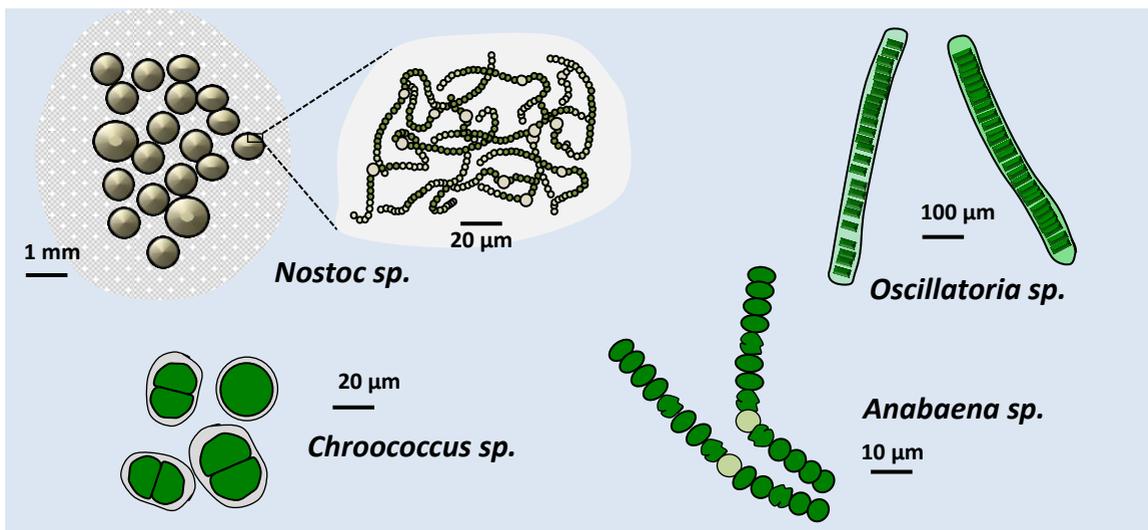


figure 28 : les cyanobactéries, des bactéries effectuant la photosynthèse oxygénique.

En résumé, tous les êtres cellulaires, qui se sont succédé sur terre, descendraient donc d'un ancêtre unique : LUCA, pour Last Universal Common Ancestor. Son apparition aurait pu avoir eu lieu aussi précocement que vers -3,8 milliard d'années, que plus récemment, un peu avant -2,5 milliard d'années, date d'apparition dans les strates géologiques de stromatolites convaincants (il existe des stromatolites plus anciens mais dont l'origine est contestée). La façon dont cet organisme fonctionnait devait probablement ressembler à ce qui est décrit figure 27. Il pouvait tirer sa subsistance de la chimie prébiotique, probablement toujours importante à cette époque. Nous allons maintenant voir qu'un évènement ayant pour origine certaines cellules particulières est venu bouleverser son quotidien...

La grande oxydation et ses conséquences

Le premier évènement saillant ponctuant l'histoire évolutive de notre biosphère est l'invention de la photosynthèse oxygénique par un groupe d'eubactéries particulières, les cyanobactéries (figure 28), car il a bouleversé les conditions chimiques sur terre en rendant son atmosphère oxydante. C'est que l'on appelle « la grande oxydation ». Avant cet évènement, la chimie prébiotique permettait la production continue de nutriments qui pouvaient être utilisés par les différents organismes vivant à l'époque. Il est donc probable que l'hétérotrophie était le premier style trophique présent sur terre. L'énergie lumineuse a ensuite été domestiquée pour produire de l'ATP en quantité importante ; ATP qui a donc pu servir à la production de glucose. Deux grands types de mécanismes permettent de piéger la lumière et d'en récupérer l'énergie. Un est basé sur une protéine unique, la rhodopsine, alors que l'autre utilise un complexe de protéines associées à des pigments incluant la chlorophylle, le photosystème. Tous les deux entraînent le transfert d'un proton à travers une membrane semi-perméable après avoir été excités par un photon. Le gradient de protons créé est ensuite utilisé pour synthétiser de l'ATP à partir d'ADN et de phosphate. La synthèse de sucre utilise l'ATP et n'a pas besoin de lumière pour se produire. Actuellement, elle ne semble présente que chez les organismes utilisant des photosystèmes. L'ATP produit via les rhodopsines n'étant pas utilisé dans ce but. La photosynthèse oxygénique utilise deux photosystèmes qui fonctionnent en série. En fait chacun des deux photosystèmes est présent isolément dans des bactéries capables de photosynthèse ne produisant pas d'oxygène et donc qualifiée

d'anoxygénique. Chacun des photosystèmes a donc pu être optimisé par la sélection naturelle indépendamment. L'invention de la photosynthèse oxygénique a donc vraisemblablement nécessité peu d'étapes, la première étant la réunion des deux photosystèmes au sein d'une même cellule. Ceci a pu se faire simplement par un transfert horizontal des gènes codant l'un des deux photosystèmes dans une bactérie à photosynthèse anoxygénique possédant l'autre. Les transferts horizontaux d'ADN sont des événements toujours fréquents chez les bactéries : ils permettent par exemple la propagation rapide de résistance aux antibiotiques. La présence des deux photosystèmes au sein d'une même cellule a probablement permis une photosynthèse plus efficace qui en particulier a pu utiliser l'eau comme donneur d'électron et donc qui a produit comme déchet de la réaction du dioxygène.

Deux éléments apportent du crédit à la grande oxydation. Premièrement, la présence d'oxyde de fer sous forme de couches, dit fer rubané, dans les sédiments datant de périodes allant de 3,7 à 2 milliards d'années permet de conclure que de l'oxygène a été produit durant cette période. En effet, l'explication la plus probable pour rendre compte de la présence de fer rubané est l'oxydation par le dioxygène du Fe^{2+} soluble dans l'eau en Fe^{3+} insoluble. La formation de fer rubané sur une période durant plus de 1,5 milliard d'années indique que le fer a dans un premier temps pu servir de tampon à la présence d'oxygène et suggère que celui-ci a atteint un niveau important dans l'atmosphère il y a approximativement deux milliards d'années (2,3 milliard d'années est la date la plus fréquemment avancée), date donc de la grande oxydation, alors que la photosynthèse oxygénique a dû être inventée avant. Le deuxième argument fort étayant la grande oxydation est la présence à ces mêmes périodes de stromatolithes. Elles sont en particulier très abondantes vers -2 milliards d'années. Actuellement, les stromatolithes sont formés par les cyanobactéries, les bactéries effectuant la photosynthèse oxygénique (figure 28). Ces bactéries sont parmi les plus complexes connues et résultent d'une longue évolution, ce qui est compatible avec la durée sur laquelle une photosynthèse oxygénique efficace a pu être mise au point.

Les conséquences de la grande oxydation sur la biosphère ont été immenses ; il s'agit probablement de la plus grande « catastrophe écologique » de son histoire. En effet, de réductrice, l'atmosphère est devenue oxydante. Cela a donc stoppé la synthèse prébiotique, ce qui a éliminé toute possibilité de « génération spontanée » puisque comme l'indiquent les expériences de Miller, le dioxygène est un inhibiteur puissant de cette synthèse (voir le premier chapitre). Actuellement, la biosphère ne peut plus compter qu'essentiellement sur ces propres moyens pour produire de la matière

organique, car seuls les quelques rares milieux encore anaérobies ne peuvent pas soutenir une synthèse chimique abondante. Une deuxième conséquence importante est la disparition probable d'un grand nombre d'organismes anaérobies. En effet, par ses propriétés oxydantes et les molécules dérivées qu'il peut produire comme les peroxydes, superoxydes et autres radicaux hydroxyles, le dioxygène est en fait un poison violent pour les cellules. Celles-ci possèdent de fait de multiples mécanismes leur permettant de résister à ses effets toxiques. Les cellules anaérobies vivant dans des milieux anoxiques et qui en sont dépourvues sont extrêmement sensibles à l'oxygène ; elles meurent quasi instantanément lorsqu'elles sont transplantées dans notre atmosphère ! La fixation de l'azote atmosphérique par la nitrogénase est par exemple un des processus biologique inactivé en quelques microsecondes par le dioxygène. L'arrivée de dioxygène dans l'atmosphère a donc dû tuer de nombreux organismes dépourvus de systèmes efficaces de détoxification de l'oxygène ou de ses dérivés. Heureusement, l'augmentation progressive de la concentration en O_2 a dû laisser du temps à la mise en place des mécanismes de défense. L'un d'entre eux a été la respiration. Celle-ci a été utilisée dans un premier temps en absence de dioxygène pour recycler des molécules chargées en électron produites par le métabolisme et en particulier le NADH produit par la glycolyse. L'accepteur d'électron n'était alors pas l'oxygène, mais des protéines ou bien des éléments chimiques tels que le nitrate ou le sulfate. Couplé avec un transfert de protons à travers une membrane, ce processus a pu être utilisé pour récupérer de l'énergie à l'image de ce que fait la photosynthèse. De fait la synthèse d'ATP à partir de l'énergie du gradient de proton utilise le même type d'enzyme dans les deux processus : l'ATP synthase. De nombreuses bactéries utilisent actuellement ce type de respiration anaérobie pour produire leur énergie, les bactéries chimiotrophes. L'arrivée de l'oxygène n'a donc probablement nécessité que peu de modifications pour pouvoir utiliser l'oxygène comme accepteur d'électron et donc le détoxiquer en eau H_2O .

La grande oxydation n'a pas eu que des effets négatifs. La mise en place de la respiration a permis à la biosphère d'utiliser l'oxygène comme comburant. Celui-ci permet de récupérer plus d'énergie à partir d'une molécule de sucre, ce qui a probablement augmenté l'efficacité des cellules capables de le respirer. Nous verrons dans une des sections suivantes que l'une d'entre elle, la cellule eucaryote a eu un grand succès. De plus la présence d' O_2 dans l'atmosphère a entraîné rapidement la production d'ozone. En filtrant les rayons ultra-violets, cette molécule a permis l'installation de la vie dans les écosystèmes émergés. En effet, né dans l'eau, la vie n'a pu envahir les écosystèmes terrestres que lorsque l'intensité du rayonnement ultra-violet a été compatible avec un maintien de l'intégrité de l'ADN.

Nous avons vu que les traces datant d'avant la grande oxydation sont trop ténues pour pouvoir conclure quant aux mécanismes évolutifs ayant eu lieu durant cette période. Les mécanismes présentés ci-dessus sont donc des propositions éclairées et doivent être considérées comme telles. Ce que l'on peut dire c'est qu'après une origine unique, la vie a eu environ 1,5 milliard d'années pour mettre en place les mécanismes métaboliques importants qui régissent la biosphère actuelle : photosynthèse anoxygénique à rhodopsine et à photosystème unique, photosynthèse oxygénique à deux photosystèmes, respiration anaérobie et aérobie, fixation de l'azote atmosphérique, *etc.* C'est dans ce monde probablement essentiellement peuplé de cellules de type procaryote, qu'est apparu un nouveau type cellulaire plus complexe, la cellule eucaryote.

Après la grande oxydation

La figure 25 présente l'hypothèse la plus probable et populaire rendant compte de la formation de la cellule eucaryote. Celle-ci résulte clairement de l'association symbiotique de deux types cellulaires, dont un respirait et donc aurait pu permettre au consortium des deux cellules de survivre à la grande oxydation. Cependant, la dissension entre biologistes fait encore rage quant à la nature des deux cellules et au type d'évènement(s) qui ont permis l'association mutualiste. En effet, comme dans le cas de l'apparition de la première cellule, les données soutenant cette hypothèse sont indirectes. Pour ceux qui seraient intéressés d'en savoir plus, je vous renvoie vers le livre « Protistes Eucaryotes : Origine, Evolution et Biologie des Microbes Eucaryotes » n° ISBN= 978-2-9555841-0-1 (<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01263138v1>). La date de cet évènement est aussi hypothétique. La présence de stéranes issus de la décomposition des stérols présents en grande quantité dans la membrane des eucaryotes dans des sédiments australiens vieux de 2,7 milliard d'années semblait indiquer que cet évènement pourrait être ancien. Cependant, ces stéranes semblent avoir été introduits au moment de la récolte des échantillons ou pourraient avoir été produits par les cadavres de la cellule proto-eucaryote précurseur des cellules eucaryotes avant la formation de celle-ci ou encore par des bactéries productrices de stérols. Une différence importante entre cellules procaryotes et eucaryotes est leur taille, la cellule eucaryote étant environ de mille à dix milles fois plus volumineuse que la cellule procaryote. Les premiers fossiles

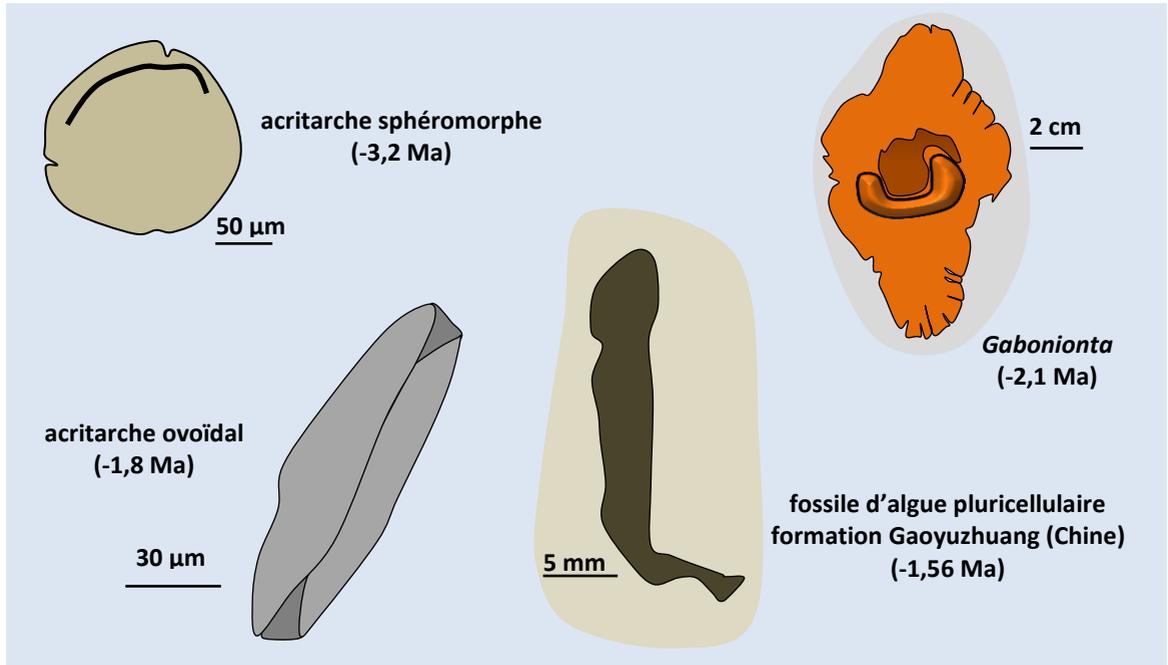


figure 29 : quelques fossiles emblématiques. Ma= milliard d'années.

dont la taille est compatible avec celles de cellules eucaryotes, les acritarches sphéromorphes, datent d'environ 3,2 milliard d'années. Il s'agit de fossiles sphériques et simples (figure 29) dont l'origine est encore discutée, tout comme les Gabonionta, des fossiles mystérieux et de grande taille puisque mesurant jusqu'à une dizaine de centimètres, qui datent 2,1 milliard d'années (figure 29). Des fossiles plus convaincants datent de -1,8 milliard d'années, les acritarches ovoïdaux, car ils ressemblent à des thèques ou tests de protozoaires actuels (figure 29). Des fossiles datant d'environ 1,5 milliard d'années attestent la présence d'algues eucaryotes pluricellulaires dès cette période (figure 29).

Les premiers fossiles d'animaux pluricellulaires dateraient de 650 millions d'années (figure 26), montrant que la biosphère a passé la plus grande partie de son histoire sans eux ! Il s'agit de la faune d'Ediacara qui est toujours sujette à controverse puisque certains biologistes suggèrent qu'il s'agirait en fait de lichens et d'autres de protozoaires géants ! De fait, ces organismes ne ressemblent pas aux animaux contemporains. Les premiers fossiles d'animaux ressemblant à la faune actuelle, ceux des schistes de Burgess et autres sites fossilifères de la même période, datent d'environ 500 millions d'années. Parmi ceux-ci se trouvent déjà indéniablement des vertébrés primitifs. L'histoire évolutive semble s'accélérer ensuite (figure 26) puisque les tétrapodes sortent de l'eau pour conquérir les milieux

aériens vers -380 millions d'années, les plantes les ont précédés vers -450 millions d'années ainsi que les arthropodes vers -420 millions d'années. La date d'apparition des plantes à fleur qui dominent les écosystèmes terrestres actuels se situe probablement vers -240 millions d'années, mais elles ne deviennent diverses et abondantes que vers -100 millions d'années. Les dinosaures si populaires auprès des enfants (et de certains adultes !) apparaissent en même temps que les plantes à fleur vers -240 millions d'années. Leur domination s'arrête vers -65 millions d'années. Ils n'ont pas complètement disparu puisque les oiseaux actuels sont leurs descendants. C'est à partir de cette date que les mammifères prennent leur essor et que les écosystèmes ressemblent donc à ceux que nous connaissons aujourd'hui. Ce court résumé se focalise sur notre histoire, celle des animaux, et ne tient pas compte de celles de multiples autres lignées d'êtres vivants. Pourtant celles-ci ont pu avoir un impact bien plus important sur la biosphère, voire la géologie de la terre, que les animaux. Par exemple, l'apparition de champignons capables de dégrader efficacement la lignocellulose dits « pourritures blanches » a probablement stoppé l'accumulation du charbon et entraîné une diminution de la quantité d'oxygène et une augmentation de celle de gaz carbonique dans l'air, ce qui a modifié les conditions environnementales. De même, les plantes et les champignons qui leur sont associés ont, par leur action sur les sols, permis l'invention de la silicification du test par les diatomées en solubilisant la silice présente dans les sols ; ceci a permis l'augmentation de sa concentration dans les océans à l'ère secondaire. Ces algues unicellulaires abondantes dans les écosystèmes contemporains sont à la base des chaînes alimentaires dans les environnements marins pélagiques. De même, les procaryotes ont des rôles clés dans la biosphère, en particulier au niveau de grands cycles du carbone et de l'azote. Sans eux, aucune vie complexe n'existerait. Leur évolution est malgré cela très mal connue. Dans la dernière partie du livre nous allons donc voir la diversité de la vie actuelle en essayant de dégager les caractéristiques importantes de chacune de lignées.

Deux, trois ou quatre grands types d'êtres vivants ?

En fonction des biologistes, le découpage de la biosphère se fait actuellement en deux, trois ou quatre grands types d'êtres vivants appelés domaines. Les partisans du découpage en deux domaines soulignent qu'il existe deux grands types de cellules ou empires : les cellules procaryotes et les cellules

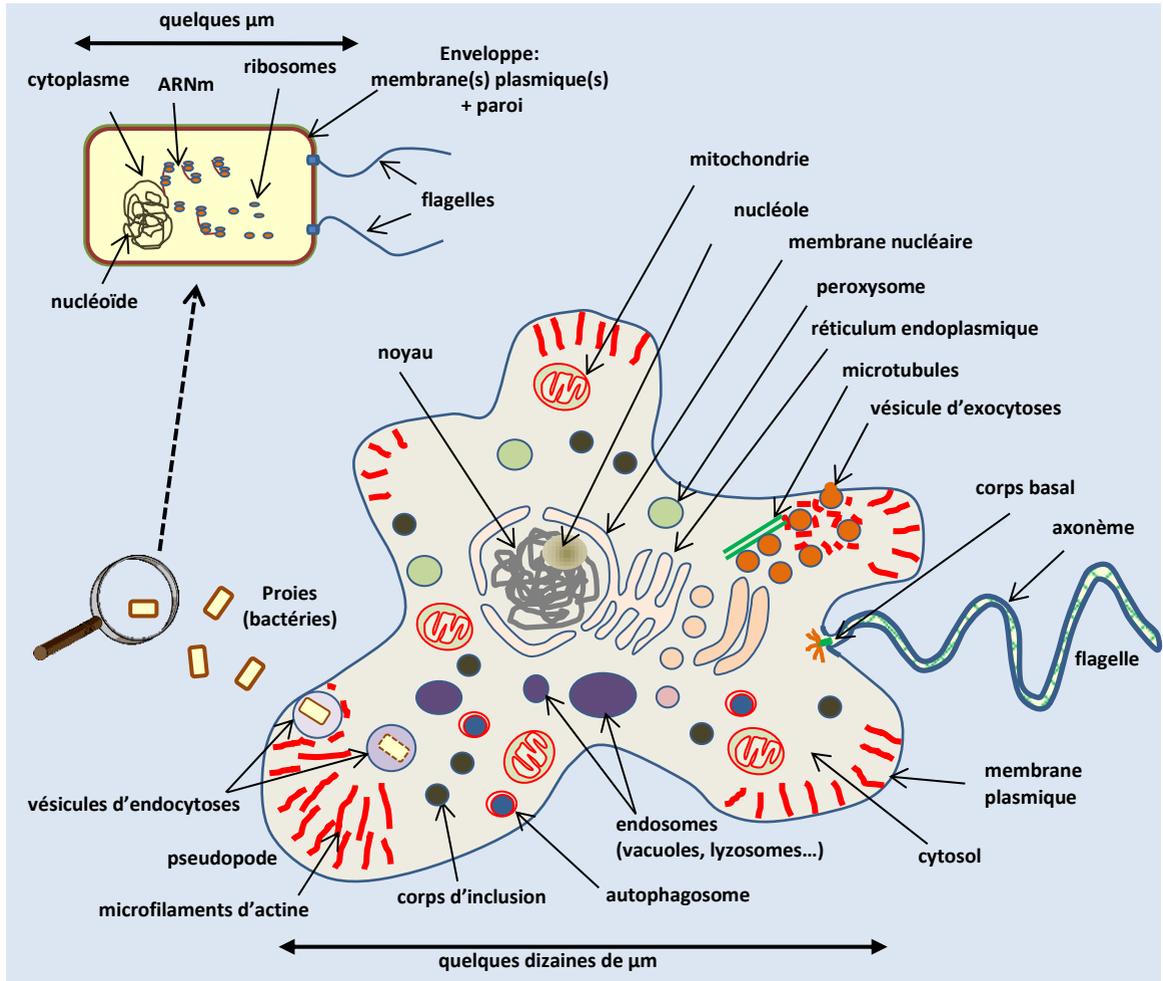


figure 30 : structures comparées des cellules procaryotes et eucaryotes. Outre leur taille, les deux cellules diffèrent par leur structure interne. Les cellules eucaryotes possèdent des réseaux de membranes qui délimitent différents compartiments à l'intérieur de la cellule, le plus emblématique étant le noyau qui leur donne leur nom.

eucaryotes (figure 30). En effet, Roger Yate Stanier (1916-1982) et Cornelis B. Van Niel (1897-1985), suivant une proposition d'Edouard Chatton (1883-1947) ont suggéré que les différences entre les deux sont suffisamment radicales pour qu'elles soient la base d'un découpage en deux du monde vivant. Cette dichotomie a donc suivi la traditionnelle division du monde vivant en animal et végétal héritée d'Aristote. Elle se base sur l'architecture interne de la cellule. Les partisans de la division en trois domaines préfèrent utiliser les modalités moléculaires du fonctionnement des cellules. En effet, en 1977, Carl Woese (1928-

2012) a publié un article où il montra que deux types très différents de cellules procaryotes peuplent la biosphère. Ils sont maintenant connus sous les noms d'eubactéries et d'archées, ces dernières ayant un fonctionnement moléculaire qui se rapproche de celui des eucaryotes. Cette dernière caractéristique amène certains chercheurs à réinstaurer une dichotomie, mais cette fois entre les eubactéries et les deux autres domaines. Le choix entre ces différentes manières de découper le monde vivant est donc cornélien : que mettre en avant comme argument décisif ? Personnellement, je préfère la dichotomie entre eucaryote et procaryote, car vraisemblablement l'organisation particulière de la cellule eucaryote lui a été conférée par un évènement de symbiose entre une cellule proto-eucaryote probablement apparentée aux archées et une eubactérie qui a donné la mitochondrie (figure 25). La cellule eucaryote est donc par nature radicalement différente des deux autres types. Néanmoins, je suis aussi satisfait par une séparation en trois domaines ! La Table 1 résume leurs caractéristiques principales.

Nous n'avons pour l'instant pas discuté le dernier type d'êtres vivants potentiels, les virus. Nous avons vu au premier chapitre que, dépourvus de métabolisme et de membrane semi-perméable, il est difficile de les considérer comme vivant à part entière. De fait, ils passent au cours de leur cycle de vie par deux formes, dont aucune ne présente toutes les caractéristiques typiques de la vie. La première est la

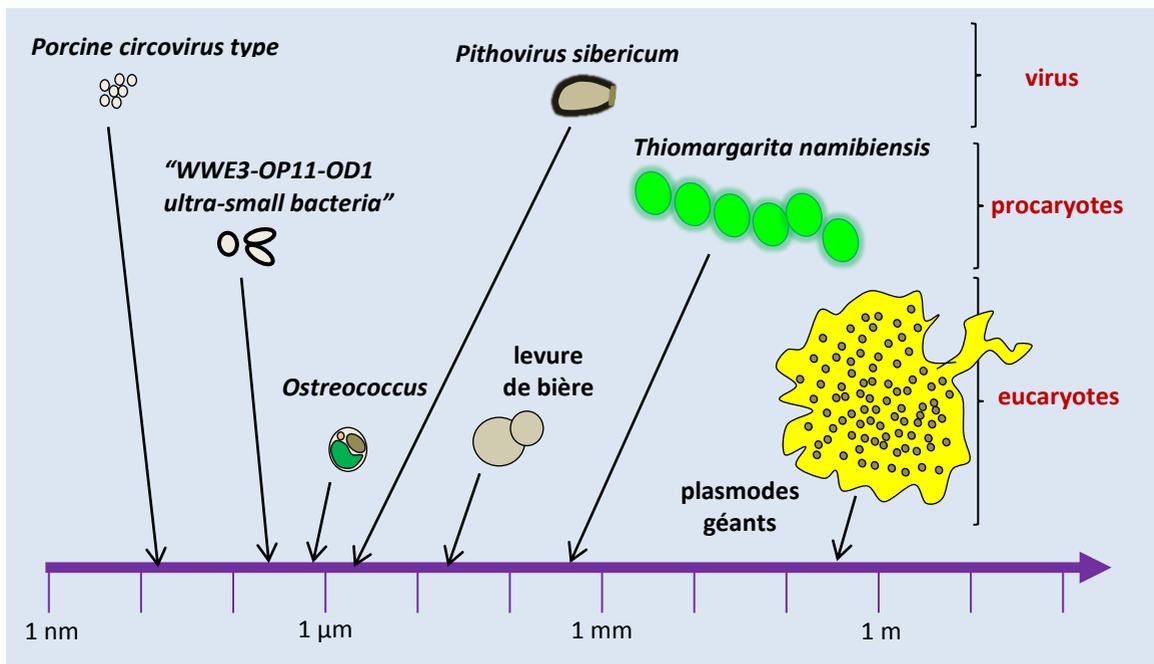


figure 31 : tailles comparées des virus et des cellules procaryotes et eucaryotes.

Table 1 : grandes caractéristiques des trois domaines cellulaires du vivants				
		eubactéries (<i>Eubacteria</i>)	archées (<i>Archaeae</i>)	eucaryotes (<i>Eukarya</i>)
caractères généraux	structure cellulaire	procaryote	procaryote	eucaryote
	taille	10 mm ³	<10 mm ³	>10 000 mm ³
	division	fission binaire	fission binaire	mitose/méiose
	présence dans les milieux extrêmes?	non	oui	non
enveloppes	acide muramique dans la paroi (peptidoglycane)	oui	non	non
	Composition de la membrane plasmique	esters d'acides gras	éthers d'isoprènes	esters d'acides gras + stérols
métabolismes	photo-autotrophie à photosystèmes chlorophylliens	oui	non	oui mais dans les plastes
	photo-autotrophie à rhodopsine	oui	oui	non
	chimio-autotrophie	oui	oui	non
	fixation de l'azote N ₂	oui	oui	non
	phagotrophie	non	non	oui
Structure et expression de l'information génétique	structure du génome	circulaire ou linéaire	circulaire	linéaire
	plasmides	nombreux	nombreux	rares sauf dans les organelles
	nucléosomes	non	oui	oui
	structure des gènes	opéron	opéron	monocistron
	introns	rare	rare	nombreux
	promoteur	pribnow box	tata box	tata box
	ARN polymérase	simple	complexe	complexe
	ribosome	70S	70S	80S
ARNt initiateur	formylméthionine	méthionine	méthionine	

forme de dispersion dite « virion » qui se présente comme une simple information génétique empaquetée dans une capsid, parfois entourée par une membrane qui dérive de celle de leur hôte. Ces virions infectent des cellules dont ils subvertissent le métabolisme à leur profit. Ils utilisent en particulier

l'appareil de traduction cellulaire pour fabriquer leurs protéines en consommant de l'ATP issu du métabolisme cellulaire. Sous cette deuxième forme infectante, les virus ont perdu leur individualité et sont mélangés au contenu cellulaire. Ils se ré-individualisent en fin de cycle en reconstruisant de nouveaux virions. Les virus présentent une variété de structure et de fonctionnement qui rend difficile toute classification simple. En effet, certains ont de l'ADN comme génome, alors que d'autres ont de l'ARN. Ils infectent les eubactéries, les archées ou les eucaryotes, voire sont des parasites d'autres virus. Si la plupart ont des petites tailles, de l'ordre de quelques nanomètres (17 nm pour le plus petit connu ; figure 31), des virus géants atteignent un diamètre de l'ordre de 1,5 micron et excèdent donc largement en taille les plus petites bactéries qui mesurent moins de 0,3 μm dans leur plus grande dimension (figure 31). Ils sont même plus grands que certaines algues eucaryotes ! Il est donc probable que les virus forment un assemblage hétérogène d'origines variées. Certains pourraient dériver de transposons, ces séquences d'ADN particulières qui ont la propriété d'envahir les génomes, ou de plasmides, des molécules d'ADN qui possèdent leur propre origine de réplication. Le chemin inverse est possible et les virus pourraient avoir créé des transposons ou des plasmides. De fait, ces entités fonctionnent de manières similaires et utilisent pour se propager des enzymes ayant clairement des origines communes. D'autres virus pourraient être des cellules ayant fortement dégénérées. Enfin, ils pourraient être des reliques du monde prébiotique ayant raté la cellularisation. Les virus géants sont intéressants de ce point de vue, car non seulement ils ont une grande taille mais ils possèdent aussi des génomes complexes. Celui de *Pandoravirus salinus* mesure plusieurs millions de paires de bases et code pour plus de 2 500 gènes. Malgré leur grande taille, les génomes des virus géants ne codent pas pour des enzymes du métabolisme générateur d'ATP, ni pour les ribosomes, ces machines moléculaires synthétisant les protéines. Par contre, ils peuvent coder pour des protéines intervenant dans la synthèse des protéines et qui fonctionnent en association avec les ribosomes comme les enzymes de charge des ARNs de transfert par les acides aminés appropriés ou bien les facteurs qui permettent l'initiation et l'élongation des protéines. Lorsque ces gènes ou ceux des ADN polymérases impliquées dans la réplication du génome viral sont utilisés pour faire des phylogénies moléculaires, ils montrent une origine indépendante pour les virus géants, suggérant qu'ils pourraient former un quatrième domaine du vivant issus soit d'une cellularisation ratée soit de cellules ayant perdu leur membrane plasmique. Inclure un quatrième domaine du vivant est donc une affaire de conviction. Personnellement, l'absence de production autonome d'ATP et de protéines, ainsi que l'absence d'une membrane semi-perméable capable en

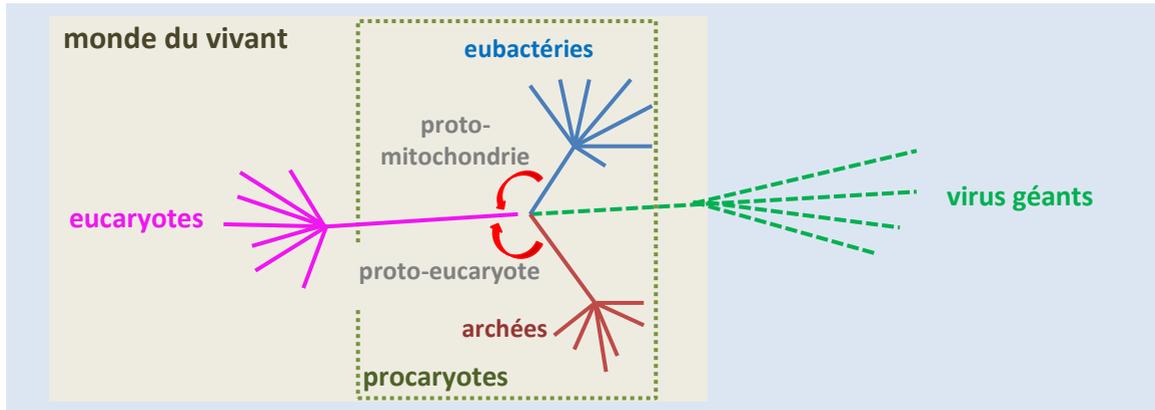


figure 32 : arbre du vivant actuel.

propre d'assurer des échanges régulés avec l'extérieur me ferait plutôt pencher vers une exclusion des virus géants du monde vivant. D'un autre côté leur complexité milite pour leur inclusion. Il est donc toujours possible de les ajouter dans un arbre phylogénétique global du vivant pour souligner qu'ils sont effectivement à la limite entre le monde vivant et le monde minéral (figure 32). Sur cet arbre qui résume l'évolution telle qu'elle est comprise actuellement, les eubactéries et les archées forment deux lignées indépendantes de cellules procaryotes. Les eucaryotes proviennent de l'association de deux cellules, le proto-eucaryote très vraisemblablement apparenté aux archées et la proto-mitochondrie, une eubactérie. Les virus géants sont reliés aux vrais organismes vivants par une branche en pointillés pour souligner leur statut à part.

Chacune des lignées cellulaires ainsi définies a eu un grand succès évolutif avec des biomasses considérables et des espèces qui se comptent probablement par millions. Les virus ne sont pas en reste et ont des rôles majeurs dans le contrôle de la prolifération des organismes, en particulier des microbes procaryotes et eucaryotes. Il est malheureusement encore difficile de donner des estimations justes. En effet, notre connaissance de la biosphère est encore incomplète et les chiffres avancés sont en conséquence sujets à caution. Par exemple, sur les 10^{18} g de matière séquestrée dans la biomasse – soit l'équivalent de 1000 km^3 d'eau – les proportions respectives de virus/procaryotes/eucaryotes fluctuent dans des ordres de grandeurs de 1 à 10. Cela est aussi vrai pour des analyses de biotopes plus restreints : alors qu'une estimation ancienne suggérait qu'il y avait dans le corps humain cent fois plus de bactéries que de cellules humaines, une nouvelle en donne un nombre équivalent. Comme une bactérie est de 1 000 à 10 000 fois plus petite qu'une cellule eucaryote, les bactéries que nous hébergeons

représenteraient donc moins de 1% de notre biomasse contre quelques pourcents auparavant... Les estimations du nombre d'espèces sont aussi très variables avec en particulier le nombre des espèces de « microbes » oscillant d'un facteur 1 000 000 avec une estimation la plus basse de l'ordre du million d'espèces alors que la plus haute en calcule 10^{12} !

Avant de voir plus en détail les grandes caractéristiques des différentes lignées d'êtres vivants, nous allons discuter comment ils sont classés. En effet, la classification linnéenne utilisée actuellement a eu un rôle important dans la disparition du fixisme, ce qui est ironique puisque cela a conduit à la remise en cause des objets qu'elle est censée agencer. En effet, inventée par Carl von Linné (1707-1778) au milieu du 18^{ème} siècle, cette classification rangeait des espèces fixes selon leurs ressemblances morphologiques, au sein d'abord de genres, les genres au sein de familles, les familles au sein d'ordres, les ordres dans des classes et les classes dans des embranchements. Cette classification a donc permis de rendre bien visibles des relations potentielles de parenté, ce qui *in fine* a participé à la reconnaissance de l'évolution des espèces et donc leur disparition en tant qu'entités fixes... Actuellement, cette classification est toujours celle en usage. Les « espèces » sont toujours nommées de manière unique comme prescrit par Linné par le nom de leur genre avec une majuscule, suivi de celui de l'espèce, le tout en italique. Nous sommes par exemple des *Homo sapiens*, espèce *sapiens* du genre *Homo*, qui contient aussi nos cousins dont l'homme de Neandertal, *Homo neanderthalensis*. Par contre, les six niveaux de classification (espèce, genre, famille, ordre, classe et embranchement) ont été démultipliés avec l'introduction de nombreuses catégories intermédiaires et d'ordres supérieurs comme les domaines, ou inférieurs comme les sous-espèces.

Les procaryotes

Bien que les eubactéries et les archées aient divergé il y a très longtemps, leurs caractéristiques biologiques similaires font qu'il est naturel de traiter ensemble les deux lignées. Outre leur petite taille (figure 31) et leur simplicité d'organisation (figure 30), les procaryotes se caractérisent principalement par l'extraordinaire variété de leurs métabolismes (Table 1). En effet, le succès de ces cellules tient en partie au fait qu'elles exploitent virtuellement toutes les sources de nutriments et d'énergies disponibles sur terre, excepté la radioactivité. En effet, certaines peuvent récupérer l'énergie lumineuse *via* la

rhodopsine (chez les deux lignées) ou les photosystèmes (uniquement chez les eubactéries) pour faire la photosynthèse anoxygénique ou oxygénique (figure 28). D'autres, dites chimiotrophes, peuvent utiliser comme sources d'énergie différentes molécules produites par la géochimie terrestre telles que l'hydrogène, l'ammoniac, le soufre, le méthane ou encore le fer ferreux qu'elles oxydent en fer ferrique. Certaines sont même capables d'utiliser de l'uranium dont elles peuvent récupérer des électrons ! Elles sont aussi capables de fixer l'azote atmosphérique sous forme d'ammonium, une forme de l'azote utilisable par toutes les cellules, de le transformer en nitrate et de le recycler en N_2 . Aucune cellule eucaryote ne peut réaliser ces trois réactions. Les eucaryotes dépendent donc entièrement des procaryotes pour leur nutrition azotée. Les molécules organiques ne sont pas en reste et peu d'entre elles ne peuvent servir de repas aux bactéries. Quelques espèces se sont associées avec les eucaryotes qu'elles aident ou parasitent. Certaines vont même jusqu'à consommer d'autres bactéries qu'elles tuent avant de les lyser. Cette flexibilité alimentaire leur ont permis d'envahir tous les biotopes aérobies et anaérobies connus, depuis les profondeurs des croûtes continentales et océaniques jusqu'aux plus hautes montagnes. Les environnements les plus inhospitaliers telles que les sources chaudes jusqu'à 121°C, hyper-acides avec un pH inférieur à 1, hyper-basiques avec un pH supérieur à 9 ou encore hyper-salines et contenant jusqu'à 300 g/l de sel hébergent des flores procaryotes qui rencontrent ici leurs milieux de vie optimums ! Les archées se distinguent particulièrement dans les milieux extrêmes, en partie en raison des caractéristiques chimiques de leur membrane plasmique (Table 1).

Si les cellules procaryotes sont peu apparentes à la surface des continents, le milieu qui nous est le plus familier, elles abondent dans les écosystèmes aquatiques et souterrains. Même si leur densité



figure 33 : colonies de *Myxococcus xanthus*. Ces colonies, impliquées dans la dispersion de la bactérie, sont composées de plusieurs millions de cellules identiques, les myxospores, dont la forme est différente de celles des cellules libres.

peut être faible dans ces biotopes, leur nombre global est gigantesque du fait des larges volumes occupés. Les estimations les plus populaires suggèrent qu'elles représenteraient la moitié de la biomasse cellulaire. Collectivement, les procaryotes ont donc des rôles majeurs dans les grands cycles des nutriments : carbone, azote, soufre etc. En dépit de leur succès évolutif, les procaryotes ont conservé une

organisation simple : ces cellules sont adaptées pour se diviser rapidement. De fait leur petite taille leur conférant un rapport surface/volume important favorise la prise de nutriment et donc une grande capacité métabolique de fabrication du soi. Beaucoup sont capables de se diviser en moins de vingt minutes. Par contre, si de nombreuses espèces peuvent différencier des spores de résistance, peu sont capables de différencier plusieurs types de cellules végétatives différenciées (au sens donné page 17), c'est-à-dire capables de se nourrir et de se diviser. De même, les exemples de multicellularité sont rares et peu complexes (figure 33). Par contre ces organismes peuvent vivre en communauté, comme dans les biofilms, et échangent des signaux chimiques qui régulent le comportement des populations.

Les eucaryotes

Contrairement aux procaryotes, les cellules eucaryotes possèdent des métabolismes relativement uniformes. En effet, ces cellules sont probablement issues de l'association d'une cellule proto-eucaryote apparentée aux archées et d'une eubactérie capable de respirer l'oxygène et qui est devenue la mitochondrie (figure 25), leur conférant donc un métabolisme essentiellement basé sur la respiration des sucres. L'association a été permise par une caractéristique unique aux eucaryotes : la phagocytose (figure 34). Ce processus permet de consommer des proies qui éventuellement peuvent ne pas être digérées. Elles séjournent alors dans le cytoplasme, où elles apportent éventuellement un avantage sélectif. Notez que l'endocytose peut aussi être une porte d'entrée pour des bactéries pathogènes qui étaient probablement initialement des proies qui ont réussi à l'emporter sur leur prédateur (figure 34). Dans le cas de la mitochondrie, les avantages étaient probablement en premier lieu la détoxification de l'oxygène et dans un second temps l'apport accru d'énergie. Ce régime « carnivore » est le régime ancestral des eucaryotes. Tous les autres en dérivent. De fait, des endocytoses liées à la phagocytose ne sont pas seulement à l'origine de la cellule eucaryote, mais aussi de celles des multiples eucaryotes photosynthétiques. Ceux-ci dominent actuellement les écosystèmes superficiels où la lumière énergise la biosphère. Ils résultent initialement d'endosymbioses avec des cyanobactéries et comme elles font donc de la photosynthèse oxygénique. Les premiers eucaryotes photosynthétiques ont eux-mêmes été engagés dans des endosymbioses supplémentaires et donné naissances à des nombreuses lignées évolutives indépendantes. Les cellules de ces lignées photosynthétiques consomment alors les sucres

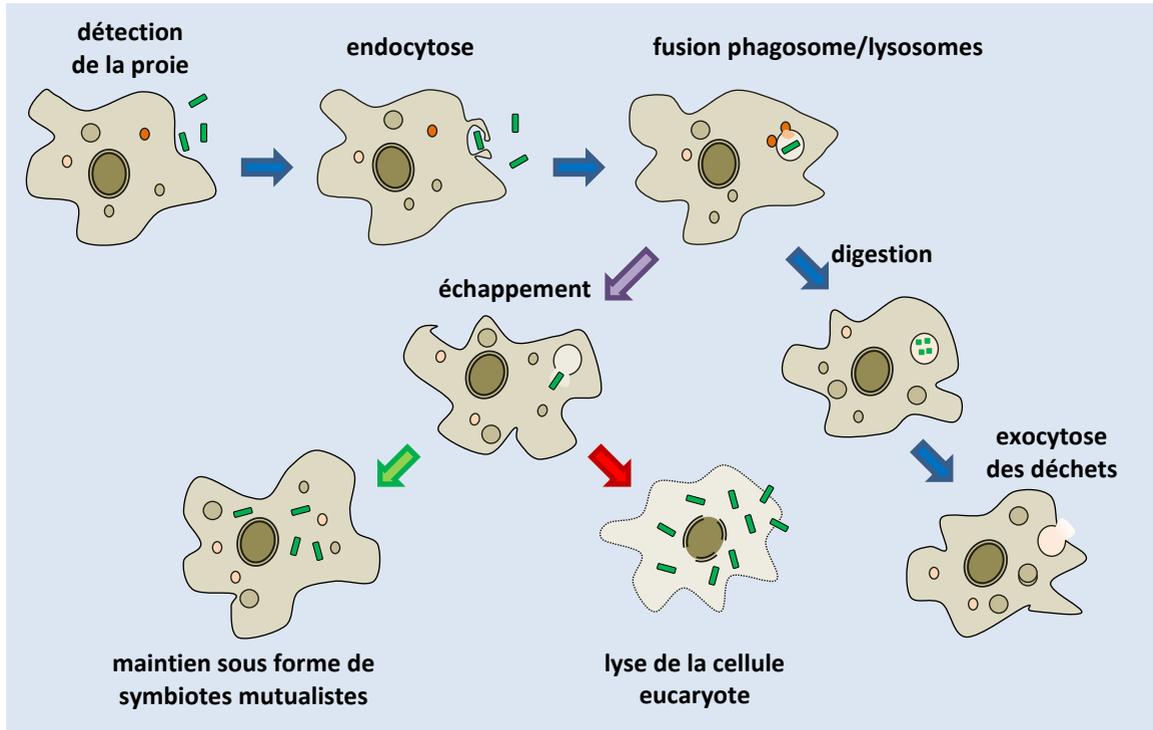


figure 34 : la phagotrophie (flèches bleues), le mode probable de nutrition ancestral de la cellule eucaryote. Après reconnaissance de la proie, celle-ci est endocytosée pour former une vésicule appelée phagosome. La fusion du phagosome avec les lysosomes contenant des enzymes lytiques permet sa digestion et les déchets sont ensuite exocytosés par un processus inverse de l'endocytose. Certaines proies peuvent s'échapper du phagosome et séjourner dans le cytoplasme (flèche violette). Si elles arrivent à proliférer et prendre le dessus sur la cellule eucaryote (flèche rouge), elles deviennent des parasites. De nombreux pathogènes entrent de cette manière dans leur hôte. Si elles se maintiennent dans le cytoplasme sans trop proliférer et apportent éventuellement un avantage sélectif, elles deviennent des endosymbiotes mutualistes (flèche verte). La mitochondrie a probablement été créée de cette manière (figure 25), mais aussi les divers types de plastes rencontrés chez les algues et les plantes, ainsi que de nombreux autres symbiotes intracellulaires impliqués des métabolismes utiles comme la fixation de l'azote atmosphérique ou la fourniture de vitamines ou acides aminés.

produits par leurs symbiotes devenus des plastes, plutôt que de consommer celui-ci directement. Si vous souhaitez en savoir plus, l'histoire complexe des eucaryotes photosynthétiques est détaillée dans le livre « Protistes Eucaryotes : Origine, Evolution et Biologie des Microbes Eucaryotes » n° ISBN= 978-2-9555841-0-1 (<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01263138v1>). Ce livre détaille aussi toutes les caractéristiques exposées dans la suite de cette section.

La phagocytose résulte de mécanismes d'endocytoses qui sont eux-mêmes apparentés à

d'autres processus de trafic de vésicules bordées par des membranes, qui se déroulent soit à l'intérieur de la cellule, soit à destination de l'extérieur de celle-ci, ces derniers sont appelés exocytoses et servent à l'expulsion de déchets (figure 34) ou à la sécrétion de protéines et de divers composés synthétisés à l'intérieur des vésicules. Ces différentes vésicules émergent de et rejoignent différents compartiments cellulaires, dont le noyau, le réticulum, etc. (figure 30). L'ensemble des compartiments et vésicules forme donc un réseau de membrane interne extensif. A ce réseau, il faut ajouter celui des mitochondries et dans les cellules d'algues et de plantes celui des plastes. De plus, il existe chez les eucaryotes des protéines particulières qui permettent à la fois de structurer la cellule et d'assurer le transport des différentes vésicules. Ces mêmes protéines, appelées collectivement le cytosquelette, participent à la morphogenèse, la déformation, la division ou le déplacement de la cellule eucaryote. L'ensemble de ces divers compartiments/vésicules appelés « organelles » et du cytosquelette rend la cellule eucaryote bien plus complexe que les cellules procaryotes. Elle est aussi capable de stocker de l'énergie plus extensivement et ses échanges avec son environnement sont aussi en général plus variés et les points de régulation de son fonctionnement plus divers. En contrepartie sa division est plus lente, et il lui faut souvent plus d'une heure pour le faire. Notez que quelques rares espèces d'eubactéries, comme la fameuse *Gemmata obscuriglobus*, ont développé par évolution convergente des réseaux similaires, mais dont la complexité est bien inférieure.

Les cellules eucaryotes peuvent atteindre des tailles gigantesques (figure 31). Il ne s'agit pas uniquement d'œufs comme celui de l'autruche, car on connaît par exemple des protozoaires unicellulaires pesant plus d'un kilogramme ! Certaines algues comme *Bryopsis plumosa* en sont un autre exemple (voir page 5). La marche vers la complexité et le gigantisme des organismes s'est poursuivie avec l'évolution d'organismes pluricellulaires. Ceux-ci sont apparus de nombreuses fois indépendamment et sous des pressions de sélections variées : nécessité d'échapper à ses prédateurs, besoin de manger des proies devenues grosses, obligation de s'élever dans l'air pour se disperser ou de faire une photosynthèse plus efficace, etc. Ces organismes pluricellulaires peuvent atteindre des tailles considérables : séquoia haut de plus de cent mètres, baleine bleu pesant 170 tonnes ou encore champignons colonisant près de 10 km² de sol forestier. La multicellularité peut être simple, c'est-à-dire ne mettre en jeu que quelques types cellulaires, ou bien complexe, comme par exemple chez les animaux, les plantes et les champignons, où de multiples cellules différenciées s'agencent en tissus plus ou moins complexes. Dans la majorité des cas, les mécanismes mis en jeu pour élaborer la multicellularité sont de nature

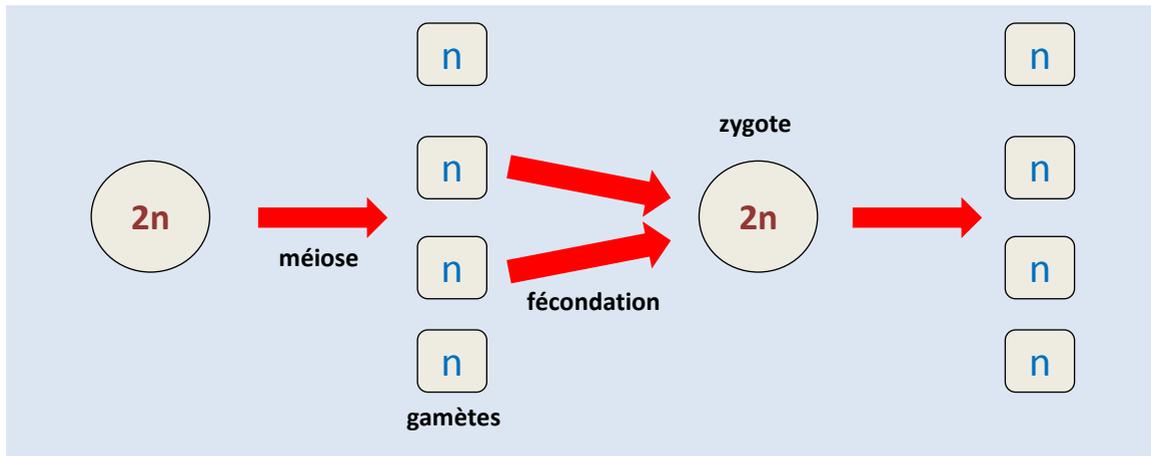


figure 35 : la reproduction sexuée. Les cellules eucaryotes passent par des stades diploïdes ($2n$) et haploïdes (n). Ce phénomène permet de recombinaison des informations génétiques et façonne les cycles de vies des eucaryotes.

épigénétique (voir pages 17 et 18) avec quelques rares exemples de modifications génétiques telles qu'expliquées pages 16 et 17.

Une autre caractéristique unique aux cellules eucaryotes est la capacité de faire la reproduction sexuée. Celle-ci implique une succession de générations cellulaires ayant des compositions génétiques différentes : des cellules diploïdes donnant naissance par méiose à des cellules haploïdes ; le diploïde étant reconstitué par la fusion de deux cellules haploïdes au cours de la fécondation (figure 35). Ce mécanisme permet de recombinaison entre elles des informations génétiques, ce qui accélère la genèse de diversité sur laquelle la sélection naturelle a prise (voir pages 48 à 50). De plus, les cellules diploïdes contiennent deux fois plus d'ADN que les cellules haploïdes avec comme conséquence qu'elles peuvent avoir des morphologies et des physiologies très différentes. La capacité à différencier plusieurs formes n'est pas seulement une conséquence de la reproduction sexuée. En effet, les eucaryotes, même les unicellulaires, peuvent en général produire de nombreux types cellulaires, toujours en utilisant des mécanismes épigénétiques (voir page 18). Chacune de ces formes répond aux besoins fondamentaux des êtres vivants. Certaines vont donc plutôt être impliquées dans l'acquisition de nutriments à partir de l'environnement dites formes végétatives ou trophiques et les autres dans la dispersion ou éventuellement la persistance dans les conditions adverses. Les eucaryotes vont donc être caractérisés par des cycles de vie complexes, alternant des formes haploïdes et diploïdes, certaines unicellulaires et d'autres pluricellulaires. L'être humain possède un cycle relativement simple avec des formes diploïdes

pluricellulaires ayant deux sexes alternatifs possibles et une forme haploïde unicellulaire restreinte aux spermatozoïdes chez l'homme et l'ovule chez la femme. Au contraire, certains champignons comme la rouille du blé peuvent passer par pas moins de cinq formes de spores et deux formes mycéliennes !

L'évolution des différentes lignées d'eucaryotes a été grandement dirigée par leur mode de nutrition. De fait, ce sont ces modes qui ont été utilisés dans un premier temps pour classer les eucaryotes, jusqu'à ce que les phylogénies montrent que les modes trophiques ont évolué de manière répétitive par convergence (figures 4 et 5). A partir de l'ancêtre phagotrophe, ont évolué les « végétaux », algues et plantes se nourrissant par photosynthèse, les « champignons » se nourrissant par osmotrophie et décomposant la matière, les parasites infectant leurs hôtes et les animaux se nourrissant par ingestion. Les végétaux ne font en général plus de phagocytoses, à l'exception de certaines algues unicellulaires ayant des origines évolutive diverses, et obtiennent leur nutrition carbonée uniquement de leurs plastes. Ils doivent donc se battre pour se faire une place au soleil. Ils n'ont pas besoin de bouger mais doivent s'étaler pour augmenter la surface de capture des photons. Ils tentent aussi de s'élever plus haut que la compétition. On observe donc de manière répétitive chez les végétaux la formation de lames, dont les plus abouties sont les feuilles, portées par des stipes ou tiges plus ou moins complexes. La sortie de l'eau a été un élément clé du succès de la lignée des plantes vertes qui est une lignée monophylétique, c'est-à-dire issue d'un même ancêtre commun. Dans ce milieu la photosynthèse est plus efficace que dans l'eau car la lumière y est plus intense et la concentration en gaz carbonique plus importante.

Les champignons, dont il existe au moins deux lignées évolutives indépendantes, ont aussi perdu la phagotrophie et l'ont remplacé par de l'osmotrophie car leurs sources usuelles de nourriture, les biomasses végétales, sont trop volumineuses pour être avalées (figure 5). Il faut donc les digérer à l'extérieur de la cellule avant que leurs composants puissent être importés par des transporteurs. La sortie de l'eau des champignons supérieurs (ascomycètes et basidiomycètes) qui ont suivi les plantes a aussi fortement influencé leur biologie, en promouvant l'avènement des fructifications pluricellulaires permettant de mieux disperser les spores dans l'air.

De nombreux eucaryotes sont devenus parasites et ont subi les évolutions réductrices généralement associées avec ce style de vie. Virtuellement toutes les lignées d'eucaryotes ont donné naissance à des parasites. On connaît par exemple des orchidées, des bolets, des protozoaires, des vers ou des insectes parasites, *etc.* Certains demeurent capables de phagocyter le contenu de leurs hôtes, alors que d'autres sont uniquement des osmotrophes. Certains de ces parasites, comme le plasmodium

responsable de la malaria, les trypanosomes et les leishmanias responsables de maladies diverses comme la maladie du sommeil ou encore les vers nématodes et trématodes donnant la filariose ou l'onchocercose font partie des principales plaies de l'humanité. Il existe peu d'eucaryotes qui n'ont pas de parasites. Ces derniers peuvent même s'attaquer aux bactéries !

Une lignée monophylétique d'organismes pluricellulaires a reproduit le mode ancestral de nutrition de la cellule eucaryote en continuant de manger des proies ; il s'agit bien entendu des animaux chez qui la nutrition par ingestion copie la phagocytose (figure 5). Pour avoir du succès, les animaux ont dû développer des stratégies de plus en plus sophistiquées de recherches et de captures de leurs proies, qui peuvent être de type animal chez les carnivores ou végétale chez les herbivores. Ces stratégies existent déjà chez les protozoaires phagotrophes qui peuvent sentir leur environnement et se déplacer vers leur menu. Elles ont été perfectionnées et coordonnées au plus haut point chez les animaux. Cela passe par des modes de collecte d'informations et éventuellement des communications entre individus *via* un système très performant, le système nerveux. L'exécution passant quant à lui par le système musculaire. Muscles et nerfs sont les attributs des animaux, même si les formes « primitives » comme les éponges et que certains biologistes ne reconnaissent pas comme des « vrais » animaux, en sont dépourvus. Si c'est incontestablement chez les animaux que la socialisation est la plus aboutie, celle-ci existe pour tous les organismes et régit la biosphère à tous les niveaux.

Interactions au sein du monde vivant : communautés, biocénoses et sociétés

Jusqu'à présent j'ai dans ce livre principalement décrit les organismes vivants plutôt comme des entités isolées, mais interagissant avec leur environnement physico-chimique, dit environnement abiotique, principalement pour y prélever leur alimentation (voir pages 16 et suivantes). Il suffit de regarder la nature pour voir que la situation est plus complexe et que dans l'environnement se trouve une myriade d'organismes qui vont entrer en interactions les uns avec les autres. Les organismes vivants sont donc aussi capables de détecter leur environnement « biotique » afin de s'y intégrer au mieux. Pour cela, ils échangent des informations et engagent donc des communications entre eux. Chaque organisme interagit avec ses voisins selon des cercles concentriques de plus en plus larges et pour lesquels les interactions deviennent souvent de plus en plus difficiles à détecter, mais dont la rupture peut avoir des

conséquences importantes.

Il n'existe pas de discontinuité radicale entre les organismes quant à leur capacité à communiquer : tous, de la bactérie à l'homme, en sont capables. Les cellules les plus simples comme les cellules procaryotes, ont effectivement déjà des modes d'échanges d'informations très sophistiqués. Ils reposent principalement sur des signaux chimiques. Ceux-ci sont émis et perçus par les cellules voisines. Des réponses qui vont dépendre des espèces vont alors s'engager. Il peut s'agir de sécrétions de toxines pour tuer des compétiteurs, d'arrêts de croissance et de différenciation de spores pour résister ou se disperser *etc.* Ces échanges vont permettre la vie dans des communautés qui vont avoir des propriétés dites émergentes, c'est-à-dire qui ne sont pas la simple addition des propriétés des membres qui les composent. Par exemple, lorsqu'elles vivent dans des biofilms, les bactéries sont plus résistantes aux antibiotiques et aux stress que lorsqu'elles sont isolées. De même, les colonies de fourmis, termites et abeilles peuvent exploiter leur environnement de manière bien plus efficace que leurs cousins non sociaux. Dans le cas de certaines espèces de termites et fourmis, un cortège de microorganismes, champignons et bactéries, est associé avec les colonies et participe à leur succès. Les échanges d'informations au sein de telles colonies sont complexes et reposent aussi principalement sur des communications chimiques.

Les biotopes contiennent donc des biocénoses, c'est-à-dire l'ensemble des êtres vivants qui y vivent, complexes et mouvantes en réponse à des perturbations de l'écosystème, qu'elles soient externes et abiotiques ou internes et biotiques. Comme dans le cas de l'adaptation des organismes pris isolément, les modifications se font à la fois sur des temps courts, principalement *via* des modifications des proportions ou des comportements des différents habitants, mais aussi sur des temps plus longs grâce à l'évolution néodarwinienne des différents habitants. Les biocénoses, mais aussi les colonies/populations qui les composent, ont donc des caractéristiques similaires à celles des organismes pris isolément, en particulier elles évoluent selon les mêmes modalités. Cependant, la ressemblance s'arrête ici. En effet, leurs frontières sont beaucoup plus floues. Leur métabolisme global est aussi beaucoup moins régulé. Elles n'ont pas d'information génétique *per se* : il n'existe donc pas de centre qui leur permettrait d'organiser leur pérennité, à l'exception peut-être des sociétés construites par quelques animaux sociaux, dont l'homme.

Si l'émergence de nouvelles propriétés atteint son paroxysme avec les sociétés humaines, des processus sociaux complexes que l'on croit souvent comme restreints à l'homme existent en fait chez de

nombreux autres organismes, certes sous des formes plus simples. De fait, les sociétés et les comportements collectifs sont omniprésents dans la biosphère, les insectes sociaux en étant probablement l'exemple le plus remarquable. Avec la société arrivent les tricheurs. Cela a été bien mis en évidence chez des amibes « sociales » qui doivent se regrouper, et pour une fraction d'entre elles se sacrifier pour se disperser ; les tricheurs essaient de se disperser en laissant les autres se sacrifier. Ces mêmes amibes ont une agriculture primitive car leurs spores de dispersion emportent les bactéries dont elles aiment se nourrir et les ré-inoculent dans les nouveaux milieux qu'elles colonisent. Une agriculture simple se retrouve aussi chez des escargots marins qui transfèrent leurs champignons favoris à des algues qui leur vont servir de support de culture. L'utilisation d'outils est aussi déjà présente chez les « non-humains ». On connaît par exemple des espèces de corbeaux utilisant des brindilles qu'ils modifient pour attraper les insectes dont ils se nourrissent. Cette utilisation d'outils peut se propager dans la nature par apprentissage par les pairs, par exemple chez les singes. Des variations dans les modes de fabrication ou d'usage peuvent alors se transmettre au cours des générations successives créant ainsi des « cultures » différentes en fonction des populations. La mémoire n'est pas restreinte aux animaux doués d'un système nerveux. Elle existe sous différentes formes dans beaucoup de lignées du vivant. De fait, l'apprentissage n'est pas réservé aux animaux car il est possible d'apprendre à des mimosas sensitifs à ne plus réagir à des chocs ou encore à des amibes à ignorer un stimulus répulsif inoffensif. Ces mêmes amibes semblent aussi posséder une « intelligence » primitive car il est aussi possible de leur faire déterminer les chemins les plus courts dans des labyrinthes, montrant qu'elles peuvent résoudre des problèmes.

Les communications qui cimentent les biocénoses, les sociétés et cultures sont diverses. Outre les messages chimiques, des langages visuels ou sonores sont fréquemment utilisés. Ils permettent en particulier d'extérioriser des émotions comme la peur, la menace, la tristesse ou la joie, qui se rencontrent déjà chez les animaux, comme toute personne qui possède un animal de compagnie peut le certifier.

Ce qui différencie donc l'être humain des autres organismes n'est donc pas de nature qualitative mais quantitative. Les humains communiquent entre eux en utilisant des langages codifiés très complexes. Ceux-ci sont maintenant gravés sur des supports pérennes qui peuvent se transmettre en absence de contacts directs. Les humains sont capables d'exprimer des émotions complexes. Ils produisent et utilisent des outils très sophistiqués, dont le plus emblématique est le feu, qu'ils semblent

d'ailleurs être les seuls à savoir domestiquer. Ils perçoivent leur environnement abiotique et biotique de manière réfléchie, c'est-à-dire qu'ils sont capables d'extrapoler l'apprentissage issu d'expériences précédentes à de nouvelles situations, parfois très différentes de celles déjà rencontrées, *etc.* Néanmoins, ces différences qualitatives semblent avoir conduit à une rupture radicale quant au devenir de la biosphère. Cela n'est pas sans rappeler l'origine de la vie. Nous avons vu en effet pages 14 à 16, que la vie est une structure dissipative comme il en existe de nombreuses autres dans la nature. Cependant, sa complexité l'a conduite à être douée d'une propriété émergente singulière qu'aucune autre ne possède, l'autopoïèse. Cette propriété l'a, à son tour, amenée à être soumise à la sélection naturelle et à produire la multitude et diversité des formes de vie présentes sur notre planète. De la même manière, il me semble que la complexité de notre intellect nous a conféré une « conscience » ou « pensée », attribut qui semble être unique à notre espèce. Celle-ci a permis à l'homme de profiter de son milieu comme aucun autre organisme vivant ne l'a fait avant. Ceci se voit particulièrement dans son aire de répartition qui est la plus large connue actuellement pour un être vivant. En effet, il visite et souvent exploite tous les biotopes, même s'il n'y habite pas de manière continue, y compris les plus inhospitaliers comme les sources chaudes des dorsales océaniques ou... la lune ! Il envoie des « robots » afin de visiter les autres planètes, voire l'extérieur du système solaire comme le fait actuellement la sonde Voyager. Tout ceci s'est fait dans un laps de temps extrêmement court au regard des durées usuelles des processus évolutifs (figure 26). Il reste à voir vers quelle route cette conscience va le mener, en particulier au regard des modifications extrêmes que son activité impose sur la biosphère. Saura-t-il effectivement contrôler de manière consciente son futur, ou bien celui-ci sera-t-il le résultat de processus intrinsèques au vivant « non conscient » comme la compétition pour l'accès aux ressources ? Seul l'avenir nous le dira...

Les expériences :

Albani, A. E., S. Bengtson, et al. (2010). "Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago." *Nature* 466(7302): 100-104.

Boisseau, R. P., D. Vogel, et al. (2016). "Habituation in non-neural organisms: evidence from slime moulds." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1829).

Brock, D. A., T. E. Douglas, et al. (2011). "Primitive agriculture in a social amoeba." *Nature* 469(7330): 393-396.

Brocks, J. J., G. A. Logan, et al. (1999). "Archean Molecular Fossils and the Early Rise of Eukaryotes." *Science* 285(5430): 1033.

Chatton, E. (1925). "*Pansporella perplexa*. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des protozoaires." *Ann. Sci. Nat. Zool.* 10e serie VII: 1-84.

Fuerst, J. A. and R. I. Webb (1991). "Membrane-bounded nucleoid in the eubacterium *Gemmata obscuriglobus*." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88(18): 8184-8188.

Gagliano, M., M. Renton, et al. (2014). "Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters." *Oecologia* 175(1): 63-72.

Hunt, G. R. (1996). "Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows." *Nature* 379(6562): 249-251.

Javaux, E. J., C. P. Marshall, et al. (2010). "Organic-walled microfossils in 3.2-billion-year-old shallow-marine siliciclastic deposits." *Nature* 463(7283): 934-938.

Luef, B., K. R. Frischkorn, et al. (2015). "Diverse uncultivated ultra-small bacterial cells in groundwater." *Nature Communications* 6: 6372.

Nakagaki, T., H. Yamada, et al. (2000). "Intelligence: Maze-solving by an amoeboid organism." *Nature* 407(6803): 470-470.

Nutman, A. P., V. C. Bennett, et al. (2016). "Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures." *Nature* 537(7621): 535-538.

Peng, Y., H. Bao, et al. (2009). "New morphological observations for Paleoproterozoic acritarchs from the Chuanlinggou Formation, North China." *Precambrian Research* 168(3–4): 223-232.

Philippe, N., M. Legendre, et al. (2013). "Pandoraviruses: Amoeba Viruses with Genomes Up to 2.5 Mb Reaching That of Parasitic Eukaryotes." *Science* 341(6143): 281-286.

Scola, B. L., S. Audic, et al. (2003). "A Giant Virus in Amoebae." *Science* 299(5615): 2033.

Silliman, B. R. and S. Y. Newell (2003). "Fungal farming in a snail." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(26): 15643-15648.

Stanier, R. Y. and C. B. Van Niel (1962). "The concept of a bacterium." *Arch Mikrobiol* 42: 17-35.

Strassmann, J. E., Y. Zhu, et al. (2000). "Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*." *Nature* 408(6815): 965-967.

Tischer, I., H. Gelderblom, et al. (1982). "A very small porcine virus with circular single-stranded DNA." *Nature* 295(5844): 64-66.

Wallin, I. E. (1922). "On the nature of mitochondria. III. The demonstration of mitochondria by bacteriological methods. IV. A comparative study of the morphogenesis of root-nodule bacteria and chloroplasts." *American Journal of Anatomy* 30(4): 451-471.

Whiten, A., J. Goodall, et al. (1999). "Cultures in chimpanzees." *Nature* 399(6737): 682-685.

Woese, C. R. and G. E. Fox (1977). "Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74(11): 5088-5090.

Yamamoto, S., T. Humle, et al. (2013). "Basis for Cumulative Cultural Evolution in Chimpanzees: Social

Learning of a More Efficient Tool-Use Technique." PLoS ONE 8(1): e55768.

Zhu, S., M. Zhu, et al. (2016). "Decimetre-scale multicellular eukaryotes from the 1.56-billion-year-old Gaoyuzhuang Formation in North China." Nature Communications 7: 11500.

Bases Fondamentales de la Biologie

Publics concernés : Etudiants Licence et Master des Universités. Candidats au CAPES et à l'agrégation. Tout public désireux de mieux connaître les fondements de la biologie.

Philippe Silar est professeur à l'Université Paris Diderot. Il enseigne la biologie des microbes eucaryotes et la génétique. Ses travaux de recherche sont focalisés principalement sur la génétique et la physiologie des champignons.

ISBN : 978-2-9555841-1-8

EAN : 9782955584118