

risque d'ouvrir la porte de l'organisme-hôte à des espèces parasites concurrentes.

Dans certains scénarios de transmission, intervient un maillon entre le parasite et son hôte. Le parasite doit alors se développer dans un vecteur intermédiaire, porteur du stade infestant, lequel doit être consommé par l'hôte, où le parasite poursuit son développement. Le comportement du vecteur peut être alors modifié par le parasite dans un sens qui favorise la prédation. Par exemple, les formes infestantes du trématode *Euhaplorchis californiensis* (un ver parasite) envahissent (jusqu'à 3 000 par hôte!) la boîte crânienne du poisson marin *Fundulus parvipennis*. La forme adulte du parasite se développe chez des oiseaux marins qui se contaminent en ingérant les poissons. Les poissons parasités ont un comportement très différent de celui des poissons sains : ils font des séjours fréquents près de la surface et ont des mouvements désordonnés. K. Lafferty et K. Morris, de l'Université de San Diego, ont montré que les poissons parasités sont 30 fois plus nombreux à être capturés par les oiseaux que les poissons sains. Ainsi le parasite déclenche un comportement anormal des poissons qui facilite leur capture par les oiseaux où ils achèvent leur développement.

Les conséquences évolutives

Les vecteurs piqueurs, tels les moustiques qui transmettent le paludisme, peuvent être également «manipulés» : Jacob Koella, de l'Université Paris VI, a montré que les anophèles porteurs des stades infestants du paludisme sont beaucoup plus «tenaces» que des moustiques sains lorsqu'ils font leur repas sanguin sur la peau : restant «accrochés» plus longtemps sur la peau d'un hôte potentiel, ils favorisent probablement la transmission du micro-organisme pathogène.

Notons que la manipulation de l'hôte est quelquefois soupçonnée sans être formellement prouvée. C'est le cas pour les Gordiens : les larves parasitent des insectes, mais à l'état adulte, ces parasites mènent une vie libre en eau douce. Les insectes sont contaminés soit lors de leur phase aquatique (c'est le cas des libellules), soit lorsqu'ils fréquentent occasionnellement un biotope humide (c'est le cas des carabes, des insectes aux reflets métalliques). Pour que le cycle soit complet, c'est-à-dire que le parasite rejoigne le milieu aqueux, il doit se dégager de l'insecte et il faut obligatoirement que cela se produise dans l'eau ! On a observé que les Gordiens provoquent le suicide de leur hôte : manipulé par son parasite, l'insecte plongerait dans l'eau pour s'y noyer... Reste à prouver que quelque neuromédiateur fabriqué par les Gordiens déclenche effectivement le comportement aberrant de l'insecte.

Aujourd'hui, on découvre que la manipulation des hôtes a des conséquences fonctionnelles importantes sur les écosystèmes. Les parasites parviennent à rendre les proies accessibles à un moindre coût, tout en restant assez peu pathogènes pour que les prédateurs ne rejettent pas les proies infestantes. Ensuite, quand une population d'une espèce donnée comporte des individus à comportement normal et des individus à comportement modifié, tout se passe comme si, en termes de comportement, il s'agissait de deux espèces distinctes. Enfin, l'évolution de l'espèce-hôte a toutes les chances d'être modifiée par le parasitisme puisque les pressions sélectives dues à la prédation sont différentes de celles qui s'exerceraient en l'absence du parasitisme.



3. LE VER PARASITE *Euhaplorchis californiensis* est présent, à l'état adulte, dans l'intestin des oiseaux, où ils pondent leurs œufs. Ces derniers tombent dans la mer, où ils éclosent. Les petites larves pénètrent dans des mollusques et s'y multiplient, donnant d'autres larves, les cercaires, qui pénètrent dans des poissons où elles évoluent en métacercaires lesquelles modifient le comportement des poissons qu'elles ont colonisés. Ces derniers ont tendance à nager en surface, de sorte que les oiseaux les capturent plus que les poissons non infectés. Les métacercaires deviennent des vers adultes dans l'intestin de l'oiseau.

Les interactions de type mutualiste jouent également un rôle notable dans la dynamique des écosystèmes, en modifiant les capacités d'exploitation du milieu par certains organismes. Ainsi, la plupart des végétaux supérieurs contractent des associations avec des bactéries ou des champignons : si les Légumineuses peuvent utiliser l'azote atmosphérique et l'incorporer ensuite à leurs protéines, c'est grâce aux bactéries du genre *Rhizobium* qui déclenchent la formation de nodosités sur leurs racines. Ces nodules ne sont rien d'autre que des galles, mais elles sont bénéfiques pour la plante. Selon Jean Dénarié, à l'INRA, le «dialogue moléculaire des symbioses» est ici parfait, car les gènes des deux partenaires échangent d'innombrables messages croisés.

Aujourd'hui, on admet que les cellules eucaryotes animales résultent d'une association entre une cellule nucléée primitive et des bactéries, qui ont pris le nom de mitochondries, tandis que les cellules eucaryotes végétales acquerraient, en plus, d'autres bactéries, les chloroplastes. Tout le devenir ultérieur du vivant aurait été changé si ces associations ne s'étaient pas formées. Et peut-être la sélection naturelle a-t-elle conduit le vivant vers les réseaux de neurones du cerveau humain uniquement parce qu'elle a encouragé, il y a très longtemps, ces mariages entre génomes.

Claude COMBES est professeur de biologie à l'Université de Perpignan.

R. POULIN, *Evolutionary ecology of parasites*, Chapman & Hall, 1998.

Cl. COMBES, *Les associations du vivant*, Flammarion, 2001.

Cl. COMBES, *Parasitism, The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*, University of Chicago Press, 2001.

Cl. COMBES, *La vie*, Ellipses, 2002.

La bactérie *Wolbachia*,

FABRICE VAVRE

Le parasitisme de la reproduction est une forme de symbiose, récemment découverte. La bactérie Wolbachia, transmise par les femelles, favorise sa propagation en stérilisant les femelles non infectées, en féminisant les mâles ou en les tuant spécifiquement, et en déclenchant le clonage des femelles.

La symbiose est une relation de longue durée entre deux organismes distincts, un hôte et un symbiote. Selon cette définition, on distingue trois types de relations symbiotiques : le parasitisme, où le symbiote exploite son hôte à son seul profit ; le mutualisme, où le symbiote et l'hôte profitent de l'association ; enfin la situation intermédiaire, le commensalisme, où les deux partenaires coexistent sans subir de dommages ni tirer avantage de l'association.

Les symbioses sont fréquentes dans le monde du vivant, et l'on peut quasiment dire que tout organisme est hôte ou symbiote. Les associations symbiotiques ont des conséquences notables sur la santé publique : les parasitoses, par exemple le paludisme ou les filarioses, sont les principales causes de morbidité chez l'homme. Ces associations jouent également un rôle primordial dans l'évolution des êtres vivants. Le mutualisme correspond à l'acquisition par l'hôte d'une machinerie cellulaire complexe et fonctionnelle, beaucoup plus rapidement que ne l'aurait permis l'évolution graduelle de l'hôte. On compare parfois l'acquisition d'un symbiote à une «prédation génique». En d'autres termes, la symbiose permet à l'hôte d'élargir ses capacités métaboliques et, par conséquent, sa niche écologique presque instantanément.

L'interaction symbiotique installée, quel est son devenir ? Les symbiotes sont-ils toujours sélectionnés pour évoluer vers des associations bénignes ou avantageuses pour l'hôte ? L'évolution de l'association dépend surtout du mode de transmission du symbiote. Quand la transmission est horizontale (c'est-à-dire que le symbiote se propage d'hôte à hôte par contagion), la sélection peut favoriser une augmentation de la virulence. En présence de plusieurs souches, l'augmentation de la compétition favorise les souches à reproduction rapide, c'est-à-dire virulentes. Quand les symbiotes sont transmis verticalement (de parents à descendants), les succès reproducteurs de l'hôte et du symbiote sont intimement liés : moins le symbiote est virulent, mieux il est transmis. L'association peut même évoluer vers le mutualisme, un bénéfice acquis par l'hôte favorisant alors la transmission du symbiote.

On en avait déduit que des symbiotes transmis verticalement évoluaient inévitablement vers le mutualisme. Toutefois, l'étude récente des parasites de la reproduction montre

que d'autres voies évolutives sont possibles pour les symbiotes à transmission verticale. Ces organismes ont su tirer profit de la reproduction de leurs hôtes pour se répandre et se maintenir dans les populations hôtes, qui n'en tirent aucun avantage. Tel est le cas des bactéries du genre *Wolbachia* très répandues parmi les invertébrés et dont les stratégies de dissémination sont particulièrement efficaces.

Les *Wolbachia* ont été observées pour la première fois en 1924 par Burt Wolbach et Marshall Hertig, de l'Université Harvard, à Boston, sur le moustique *Culex pipiens*. Elles sont présentes dans le cytoplasme des cellules de leurs hôtes et sont transmises de mère à descendants par le cytoplasme des œufs. La bactérie *Wolbachia*, une cousine de la bactérie intestinale *Escherichia coli*, a «intérêt» à préserver la vie de l'invertébré qui lui sert d'hôte. Elle vit dans ses cellules et se transmet à la génération suivante en envahissant les ovules de l'hôte, et en «manipulant» son hôte : selon les espèces qu'elle infecte, elle tue la progéniture mâle, transforme les mâles en femelles, rend certains accouplements stériles. Si la plupart des effets de *Wolbachia* lui confèrent le statut d'organisme égoïste, elle semble pourtant avoir joué un rôle bien plus important que celui de simple parasite en raison de ses effets à long terme sur ses victimes. En interférant avec la reproduction de ses hôtes, *Wolbachia* a peut-être favorisé l'apparition de nouvelles espèces.

Transferts horizontaux

Ces bactéries infectent de très nombreux invertébrés, tels certains nématodes et particulièrement des arthropodes (acariens, crustacés et insectes). Avec plus de 20 pour cent des espèces infectées, les insectes sont les hôtes privilégiés de *Wolbachia*. Cette ubiquité fait de *Wolbachia* un des symbiotes les plus répandus du monde animal. En analysant la proximité génétique de nombreux variants de *Wolbachia* par séquençage de leur ADN, on a pu subdiviser les *Wolbachia* en six groupes (ou clades) : les clades A, B, C, D, E et F, qui se sont séparés il y a quelque 100 millions d'années. Les clades A, B, E et F sont spécifiques des arthropodes, alors que les clades C et D sont spécifiques des nématodes. La divergence entre insectes et nématodes étant beaucoup plus