

Sous la direction de **C. Perrier** et **J.-F. Beaux**

# BIOLOGIE-GÉOLOGIE

## BCPST 2

### TOUT-EN-UN

A. Bouffier • S. Coq • T. Darribère  
E. Douzery • Sylvie Hurtez-Boussès  
S. Maury • O. Monnier • T. Soubaya

**DUNOD**

Couverture : Studio graphique Dunod  
Maquette intérieure : Yves Tremblay

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>	<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
--	--



© Dunod, 2022  
11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff  
ISBN 978-2-10-083743-4

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

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

Être un outil d'**aide** pour un suivi serein et confiant de la classe préparatoire, être un outil **efficace** pour préparer les concours, et plus largement, construire une **formation** solide dans les sciences du vivant et les géosciences dans ces premières années de l'enseignement supérieur, telles sont les intentions et les ambitions que porte cet ouvrage.

Offrir une aide, c'est d'abord permettre le parcours de **tous les thèmes du programme** pour en faire apparaître l'essentiel dans une présentation structurée et synthétique, développant les savoirs visés. Clairement rédigé et richement **illustré**, le **cours** proposé, complément de la démarche suivie en classe, dresse ainsi la charpente résistante des idées directrices autour desquelles tout peut ensuite s'organiser.

Donner chair et argumentation aux savoirs parcourus est alors l'objet des **zooms** qui éclairent et complètent de leurs précisions les connaissances du cours. Dans le suivi du fil directeur, ils sont des lieux de détours nécessaires pour l'exploration plus approfondie de toutes les capacités exigibles.

Offrir une aide, c'est aussi pouvoir retrouver les **activités de TP** pour prolonger et consolider les compétences acquises, au-delà de la séance de classe. Les chapitres de TP sont conçus autour des principaux supports utilisés dans les activités de classe et dont l'exploitation peut ainsi être revue.

Être un outil efficace de formation impose également de pouvoir **tester** l'acquisition des connaissances et des méthodes pour s'assurer de leur bonne compréhension, ce qui est fait par les nombreux **exercices corrigés** de différents types (QCM, analyses de documents, synthèses courtes) proposés à la fin de chaque chapitre, et renforcé par des propositions d'**épreuves de concours**.

C'est cette ambition d'un ouvrage de **formation** très complet qui nous a guidés, pour en faire un véritable atout dans la réussite des étudiants de classes préparatoires en appui des cours et des activités de classe.

Mais plus largement, par la diversité des thèmes abordés, cet ouvrage trouvera également sa place auprès de tous les étudiants engagés dans des **cycles universitaires** et de tous les candidats préparant les **divers concours de l'enseignement**, qui sauront l'exploiter avec beaucoup de profit.

Les auteurs

# Remerciements

Cet ouvrage, comme le « Tout-en-un de Biologie-Géologie BCPST1 », doit beaucoup au travail des autrices et auteurs des précédentes éditions des « Tout-en-un » de Biologie et de Géologie. Que soient ici chaleureusement remerciés :

**Pierre Peycru**, ancien professeur au Lycée Montaigne à Bordeaux, qui initia la rédaction de ces ouvrages.

**Bernard Augère**, professeur au lycée Pierre de Fermat à Toulouse.

**Christian Beck**, professeur émérite à l'université de Savoie-Mont-Blanc.

**François Cariou**, ancien professeur au lycée Blaise Pascal à Clermont-Ferrand.

**Jean-Michel Dupin**, professeur au lycée Montaigne à Bordeaux.

**Caroline Escuyer**, professeure au lycée Jean Rostand à Strasbourg.

**Jean-François Fogelgesang**, ancien professeur au lycée Sainte-Geneviève à Versailles.

**Didier Grandperrin**, ancien professeur au lycée Janson de Sailly à Paris.

**Éric Quéinnec**, professeur à Sorbonne Université.

**Elena Salgueiro**, ancienne professeure au lycée Janson de Sailly à Paris.

**Jean-Luc Schneider**, professeur à l'université de Bordeaux.

**Marc Tardy**, professeur émérite à l'université de Savoie-Mont-Blanc [1943-2017].

**Cécile van der Rest**, professeure au lycée Fénelon à Paris.

Merci à eux de nous avoir permis de reprendre leurs contributions, dont les illustrations si chronophages, ce qui a considérablement allégé notre tâche.

Merci aussi à celles et ceux qui ont enrichi le contenu de ce livre par leurs publications antérieures, leurs conseils, leurs critiques constructives, le partage de documents ou l'autorisation de publier des illustrations. Si malgré leurs apports, certaines erreurs se glissent encore dans ces pages, elles nous sont totalement imputables.

**Isabelle Borde** et toute l'équipe Biologie Multimedia de Sorbonne Université, pour les autorisations de reproduire leurs documents dans cette édition et les précédentes.

**Arezki Boudaoud**, École polytechnique à Paris.

**Romain Bousquet** (Professeur CAU Kiel – [www.geodynamique.eu](http://www.geodynamique.eu)) pour les conseils, la conception et la réalisation des cartes et des documents sur l'orogénèse alpine.

**Philippe Mairine** et l'Observatoire Volcanologique du piton de la Fournaise.

**Frédéric Simien** et le BRGM, pour la mise à disposition des cartes géologiques.

**François Catzeflis** [1953-2021], Directeur de Recherche CNRS (Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier), engagé dans l'étude de la phylogénie et de la protection de la biodiversité.

C'est toujours un grand plaisir de travailler avec l'équipe éditoriale de Dunod, et tout particulièrement avec Emmanuelle Chatelet, éditrice de réalisation, qui une fois de plus a mené cet ouvrage à son terme, malgré notre tendance de plus en plus marquée à ne pas respecter les plannings.

Enfin, nous n'oublions pas nos proches ; qu'ils se réjouissent : il n'y aura pas de saison 3 du « Tout-en-un de Biologie-Géologie BCPST » !

## Les plus en ligne

LES + EN

LIGNE

Vous y trouverez des sujets d'annales corrigées et des exercices d'entraînement



COMMENT ÇA MARCHE ?



1 Je me rends sur la page de mon livre sur [dunod.com](http://dunod.com)

2

Je trouve mes



LES + EN LIGNE  
10 contenus complémentaires avec ce livre

sous la présentation de mon livre

3

J'accède à la liste des contenus, en accès classés par



RÉSERVÉ

CATÉGORIE

Je me munis de mon livre



J'entre le demandé

MOT DE PASSE

4

Je clique et c'est téléchargé



# Présentation des auteurs

## **Christiane Perrier**

Professeure agrégée en BCPST 2 au lycée du Parc à Lyon, ancienne membre des jurys des concours Agro, CAPES et agrégation.

## **Jean-François Beaux**

Professeur agrégé en BCPST 2 au lycée Henri IV à Paris. Docteur de l'Université Paris VI (Sorbonne-Université). Ancien membre des jurys des concours du CAPES et de l'agrégation (interne et externe). Coauteur de *Atlas de pétrologie*, coll. Sciences sup aux éditions Dunod.

## **Arnaud Bouffier**

Professeur agrégé en BCPST 2 au lycée Albert Châtelet à Douai, membre du jury de concours de l'agrégation interne.

## **Sylvain Coq**

Agrégé, Maître de conférences en Biologie-Écologie à l'Université de Montpellier : enseignant à la Faculté des Sciences, chercheur dans l'UMR Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE).

## **Thierry Darrivière**

Professeur émérite à Sorbonne Université, laboratoire de Biologie du développement, UMR CNRS 7622, ancien membre des jurys de concours CAPES et agrégation.

## **Emmanuel Douzery**

Agrégé, Professeur en Biologie-Écologie à l'Université de Montpellier : enseignant à la Faculté des Sciences, chercheur dans l'UMR Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM).

## **Sylvie Hurtrez-Boussès**

Agrégée, Professeure en Biologie-Écologie à l'Université Montpellier : enseignante à la Faculté des Sciences, chercheuse dans l'UMR Maladies infectieuses et vecteurs : Ecologie, Génétique, Evolution, Contrôle (Mivegec), ancienne membre du jury de concours l'agrégation.

## **Stéphane Maury**

Professeur des Universités en Physiologie végétale et Epigénétique, LBLGC INRAE Université Orléans, responsable équipe Arbres et Réponses aux Contraintes Hydriques et Environnementales. Ancien membre des jurys des concours CAPES et agrégation SVT externes.

## **Olivier Monnier**

Professeur agrégé en BCPST 2 au lycée Joffre à Montpellier, docteur en sciences de la Terre de l'Université de Saint-Étienne, ancien membre du jury de concours Agro-Véto, membre du jury de concours de l'agrégation.

## **Thierry Soubaya**

Professeur de chaire supérieure en BCPST 2 au lycée Ozenne à Toulouse, ancien membre du jury des concours Agro-Véto A et C, membre de la commission des programmes du concours C, membre des jurys des concours du CAPES externe et de l'agrégation externe. Responsable de l'agrégation interne à Toulouse. Coauteur de *Biologie tout-en-fiches pour Licence/CAPES/Prépas*, *Mémo visuel de biologie* et *Atlas de phylogénie* aux éditions Dunod.

# Table des matières

Avant-propos	III
Remerciements	IV
Présentation des auteurs	V

## BIOLOGIE

### Partie SV-A

#### L'ORGANISME VIVANT EN LIEN AVEC SON ENVIRONNEMENT 4

<b>Chapitre 1</b>	<b>Regards sur les organismes unicellulaires</b>	5
	1 Places des unicellulaires dans l'arbre du vivant	5
	2 Réalisation des fonctions avec une seule cellule	7
	3 Relations des unicellulaires avec leur environnement	9
	4 Importance des unicellulaires dans le fonctionnement des écosystèmes	11

### Partie SV-B

#### INTERACTIONS ENTRE LES ORGANISMES ET LEUR MILIEU DE VIE 18

<b>Chapitre 2</b>	<b>Le développement post-embryonnaire des angiospermes : adaptations et plasticité phénotypique</b>	19
	1 Le développement végétatif à l'interface sol/air	20
	2 Le développement de l'appareil reproducteur	29
	3 Adaptations et plasticité phénotypique	35
<b>TP 1</b>	<b>Développement des angiospermes et anatomie des structures secondaires</b>	48
	1 Identification des zones de croissance apicale	48
	2 Identification des unités annuelles et estimation de la croissance caulinaire	50
	3 Identification des tissus secondaires	51
<b>TP 2</b>	<b>Adaptations morpho-anatomiques liées aux conditions des milieux sec ou aquatique</b>	54
	1 Adaptations des végétaux des milieux secs	54
	2 Adaptations des végétaux des milieux aquatiques	57

### Partie SV-F

#### GÉNOMIQUE STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE 58

<b>Chapitre 3</b>	<b>La diversification des génomes</b>	59
	1 Mutations et diversification des génomes	59
	2 Brassages génétiques de la méiose et diversification des génomes	67
	3 Fécondation et diversification des génomes	70
	4 Transferts horizontaux et diversification des génomes	71
<b>TP 3</b>	<b>Analyse génétique de quelques croisements</b>	85
	1 Recherche des interactions entre allèles	85
	2 Identification des caractères indépendants ou liés de deux gènes	86
	3 Programmation de croisements pour l'amélioration des plantes	89

**Partie SV-G****REPRODUCTION**

<b>Chapitre 4</b>	<b>La reproduction sexuée chez les embryophytes</b>	93
	1 Alternance de deux générations au cours du cycle de reproduction	93
	2 Le rapprochement des gamètes issus d'organismes fixés en milieu aérien	98
	3 La double fécondation, spécificité des angiospermes	100
	4 La dissémination des individus	102
	5 Caractéristiques des cycles de reproduction	104
<b>Chapitre 5</b>	<b>La reproduction asexuée chez les angiospermes</b>	112
	1 Différentes modalités de la multiplication végétative	112
	2 Caractéristiques de la multiplication végétative	114
	3 Conséquences de la multiplication végétative	115
<b>Chapitre 6</b>	<b>La reproduction sexuée chez les mammifères</b>	119
	1 La gamétogenèse au sein des gonades	119
	2 Les gamètes : des cellules spécialisées	123
	3 Le rapprochement des gamètes	126
	4 La fusion des gamètes et la formation d'un nouvel individu	128
	5 Caractéristiques du cycle de reproduction	133
	6 Une reproduction parfois contrôlée	134
<b>TP 4</b>	<b>Structures impliquées dans la reproduction sexuée</b>	139
	1 Les structures reproductrices des angiospermes	139
	2 Les structures de dissémination ou de dispersion	141
	3 Les gonades des mammifères	145

**Partie SV-H****MÉCANISMES DU DÉVELOPPEMENT**

<b>Chapitre 7</b>	<b>Les étapes du développement embryonnaire chez les Vertébrés</b>	149
	1 De l'ovocyte à la cellule œuf	149
	2 La segmentation : acquisition de l'état pluricellulaire	152
	3 La gastrulation : mouvements morphogénétiques et mise en place des trois feuillets embryonnaires	155
	4 L'organogenèse : mise en place des tissus, des organes et achèvement du plan d'organisation	159
<b>Chapitre 8</b>	<b>Développement du bourgeon de membre</b>	172
	1 Les membres chirodiens des tétrapodes	172
	2 Le bourgeon de membre : son initiation et contrôles	174
	3 Le bourgeon de membre : sa croissance et contrôles	177
	4 La mort cellulaire programmée sculpte le zeugopode et l'autopode	181
<b>Chapitre 9</b>	<b>Différenciation d'un type cellulaire : la cellule musculaire striée squelettique</b>	192
	1 La cellule musculaire striée squelettique : une cellule différenciée	192
	2 Des somites aux myoblastes à l'origine de la musculature des membres	200
	3 La myogenèse	202
	4 Les cellules satellites : outils pour la régénération	206
<b>TP 5</b>	<b>Le développement d'un embryon de vertébré</b>	214
	1 Analyser les étapes du développement d'un embryon	214
	2 Exploiter des données de marquage des cellules	219
	3 Étudier un mouvement de la gastrulation : l'épibolie	221

<b>TP 6</b>	<b>Le développement du bourgeon de membre</b>	222
	1 Comparer le développement des membres de deux tétrapodes	222
	2 Analyser la croissance proximo-distale du bourgeon de membre	224
	3 Analyser la spécification des membres supérieur ou inférieur	225
	4 Analyse d'une voie de signalisation paracrine	227
	5 Déterminer le rôle des protéines <i>Hox</i> dans la formation des différents segments du membre	229
<b>Partie SV-I</b>		
	<b>COMMUNICATIONS INTERCELLULAIRES ET INTÉGRATION D'UNE FONCTION À L'ORGANISME</b>	232
<b>Chapitre 10</b>	<b>Intégration d'une fonction à l'échelle de l'organisme : la circulation sanguine chez les mammifères</b>	233
	1 Le circuit sanguin et ses caractéristiques	233
	2 Propriétés fonctionnelles des segments vasculaires	238
	3 La double pompe cardiaque	246
	4 L'origine du rythme cardiaque	250
	5 La régulation de la pression artérielle : le baroréflexe	251
	6 L'adaptation à l'effort physique	257
<b>Chapitre 11</b>	<b>Communications intercellulaires chez les métazoaires</b>	282
	1 Unité et diversité des communications intercellulaires	282
	2 La communication nerveuse	291
	3 La communication hormonale	297
<b>TP 7</b>	<b>L'appareil circulatoire des mammifères</b>	317
	1 Le cœur	317
	2 Les vaisseaux sanguins	321
<b>Partie SV-K</b>		
	<b>ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE</b>	324
<b>Chapitre 12</b>	<b>Les mécanismes de l'évolution</b>	325
	1 La population est l'objet d'étude en biologie évolutive	326
	2 Les mutations : génératrices de polymorphisme	330
	3 Les migrations : échanges d'allèles entre populations	331
	4 La sélection : tri des variants sous l'effet de l'environnement	332
	5 La dérive : tri des variants sous l'effet du hasard	339
	6 Les forces évolutives n'agissent pas indépendamment	344
	7 Les régimes de reproduction modulent la vitesse d'évolution	344
	8 Le temps : lien entre microévolution et macroévolution	349
<b>Chapitre 13</b>	<b>Analyser les arbres phylogénétiques pour construire des scénarios évolutifs</b>	366
	1 L'établissement de l'arbre du monde vivant	367
	2 L'arbre phylogénétique des eucaryotes et son interprétation	371
	3 Les virus ont-ils une place dans l'arbre du vivant ?	379
<b>TP 8</b>	<b>Arguments pour comprendre les mécanismes de l'évolution</b>	391
	1 Analyser la structure génétique de populations	391
	2 Utiliser des données pour argumenter sur la coévolution	395
<b>TP 9</b>	<b>Analyser les arbres phylogénétiques pour construire des scénarios évolutifs</b>	399
	1 Identifier un transfert horizontal de gène (THG)	399
	2 Comprendre l'histoire évolutive d'un groupe	402



# GÉOLOGIE

## Partie ST-F

### LE MAGMATISME

<b>Chapitre 14</b>	<b>La mise en place des magmas</b>	436
	1 Les gisements des roches magmatiques et leur mise en place	437
	2 La mise en place des roches volcaniques	441
	3 Minéralogie et chimie des roches mises en place	445
	4 Le fonctionnement des systèmes magmatiques	448
<b>Chapitre 15</b>	<b>Les processus fondamentaux du magmatisme</b>	458
	1 Les diagrammes de phases et leurs significations	459
	2 Fusion partielle des péridotites et production de liquides basaltiques	460
	3 Anatexie crustale et production de liquides granitiques	463
	4 Les signatures isotopiques de l'origine des magmas	464
	5 La différenciation des magmas	466
	6 Les séries magmatiques dans leur contexte géodynamique	473
<b>TP10</b>	<b>Le magmatisme</b>	497
	1 Identifier les roches magmatiques et leurs modes de gisement	497
	2 Identifier une chronologie relative entre une formation magmatique et son environnement : exemple du granite de Huelgoat	500
	3 Identifier des dynamismes éruptifs et les facteurs qui les contrôlent	501
	4 Identifier une série magmatique	505

## Partie ST-G

### LE MÉTAMORPHISME, MARQUEUR DE LA GÉODYNAMIQUE INTERNE

<b>Chapitre 16</b>	<b>Les associations minéralogiques du métamorphisme, indicatrices de pression et de température</b>	506
	1 Les témoins des transformations minéralogiques du métamorphisme	507
	2 Séquences métamorphiques et diversité des protolithes	508
	3 Faciès métamorphiques et conditions de formation des minéraux métamorphiques	509
	4 Métamorphisme hydrothermal et modification de la composition chimique des roches	510
	5 Métamorphisme et anatexie crustale : formation des migmatites	514
<b>Chapitre 17</b>	<b>La distribution spatiale des roches métamorphiques et les variations temporelles des associations minéralogiques</b>	516
	1 Un métamorphisme localisé : le métamorphisme de contact	525
	2 Un métamorphisme associé à la tectonique régionale : le métamorphisme régional et les gradients métamorphiques	526
	3 Les roches métamorphiques, mémoires de la dynamique de la croûte : les trajets (P,T) = f(t)	527
<b>TP11</b>	<b>Les roches métamorphiques</b>	531
	1 Les micaschistes	544
	2 Les paragneiss	544
	3 Les orthogneiss	545
	4 Les migmatites	545
	5 Les amphibolites et éclogites	546
	6 Les marbres	547

**Partie ST-I****LES RISQUES ET LES RESSOURCES GÉOLOGIQUES** 548

<b>Chapitre 18</b>	<b>Les risques géologiques</b>	549
	1 Les aléas : des phénomènes diversifiés	549
	2 Des aléas aux risques	551
	3 La gestion des risques géologiques	551
<b>Chapitre 19</b>	<b>Les ressources géologiques</b>	554
	1 Diversité des ressources géologiques et répartition	554
	2 L'impact environnemental de l'exploitation des ressources	558
	3 Les flux des ressources géologiques à l'échelle mondiale	558

**Partie ST-J****LES GRANDS ENSEMBLES GÉOLOGIQUES** 562

<b>Chapitre 20</b>	<b>Une chaîne de montagnes</b>	563
	1 La structuration de l'édifice alpin	563
	2 Les marques d'ouvertures océaniques	571
	3 Les marques de subductions océaniques et continentales	574
	4 Les marques de la collision	579
<b>Chapitre 21</b>	<b>Étude de quelques grands ensembles structuraux français</b>	594
	1 Délimitation des ensembles structuraux de la France métropolitaine	594
	2 Les massifs anciens	596
	3 Les bassins sédimentaires	597
	4 Les chaînes alpines	597
	5 Quelques provinces volcaniques de métropole et d'outre-mer	598
<b>TP12</b>	<b>Les Alpes franco-italo-suisse</b>	607
	1 Identifier les différentes zones alpines	607
	2 Reconstituer des mouvements verticaux	611
	3 Interpréter une structure de déformation	612
<b>TP13</b>	<b>Les massifs anciens</b>	615
	1 Le plutonisme du Massif armoricain et le repérage de trois orogènes	615
	2 Le métamorphisme et la tectonique du Massif armoricain et les caractéristiques de l'orogène varisque	618
	3 Bilan : structure générale et histoire géologique du Massif armoricain	619

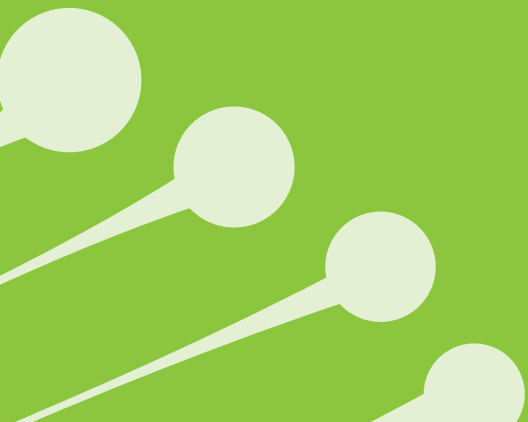
**BIOGÉOSCIENCES****Partie BG-A****LES GRANDS CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES** 624

<b>Chapitre 22</b>	<b>Le cycle du carbone</b>	625
	1 Les formes du carbone	625
	2 Les réservoirs terrestres du carbone	627
	3 Échanges entre réservoirs et processus impliqués	628
	4 La quantification des flux de carbone	633
	5 Le cycle court du carbone (ou cycle du carbone réduit)	635
	6 Le cycle long du carbone (ou cycle du carbone oxydé)	636

<b>Chapitre 23</b>	<b>Le cycle de l'azote</b>	643
	1 Les formes de l'azote terrestre	643
	2 Les réservoirs de l'azote	644
	3 Les flux et le cycle de l'azote	645
	4 Les couplages avec le cycle du carbone réduit	649
<b>Chapitre 24</b>	<b>Impacts des activités humaines sur les cycles biogéochimiques</b>	654
	1 Activités humaines et cycle du carbone	654
	2 Les activités humaines et le cycle de l'azote	660
<b>TP14</b>	<b>Cycles biogéochimiques</b>	667
	1 Le recyclage du carbone à l'échelle globale	667
	2 Le recyclage de l'azote dans le sol : les nodosités des fabacées, sites d'assimilation du N <sub>2</sub>	673
<b>Partie BG-B</b>		
<b>LES SOLS</b>		674
<b>Chapitre 25</b>	<b>Le sol : une interface vivante entre lithosphère et atmosphère</b>	675
	1 Le sol, un mélange de constituants minéraux et organiques	675
	2 Le sol, un réservoir indispensable à la nutrition des plantes	683
	3 Le sol, résultat de la pédogenèse	687
<b>Chapitre 26</b>	<b>Les enjeux de la gestion des sols</b>	712
	1 Les sols, pourvoyeurs de services écosystémiques	712
	2 Impacts des activités humaines sur les sols	715
<b>TP15</b>	<b>Organisation fonctionnelle et biodiversité des sols</b>	723
	1 Comparaison des caractéristiques physiques de deux sols	723
	2 Colloïdes du sol et capacité d'échange cationique	728
	3 Étude de la chimie de la solution du sol	730
	4 Les êtres vivants et leurs impacts sur le fonctionnement du sol	731
<b>Partie BG-C</b>		
<b>LE CLIMAT DE LA TERRE</b>		736
<b>Chapitre 27</b>	<b>Climat et variabilité climatique</b>	737
	1 La variabilité climatique à courte échelle de temps	737
	2 Reconstitution des paléoclimats	739
	3 Les facteurs influant sur l'évolution des climats	744
	4 Les forçages radiatifs	750
	5 Les changements climatiques anthropiques	751
<b>TP16</b>	<b>Le climat de la Terre</b>	758
	1 Reconstituer un paléoenvironnement à partir d'une carte géologique	758
	2 Reconstituer des variations climatiques à partir de diagrammes polliniques	759
	3 Formuler des hypothèses sur des facteurs impliqués dans une entrée en glaciation	762
<b>TP17</b>	<b>Climat et biodiversité</b>	765
	1 Projections climatiques et réchauffement actuel	765
	2 Impacts du changement climatique sur la biodiversité	768
<b>Sujet sur support de documents</b>		772
<b>Corrigés des QCM et exercices</b>		786
<b>Fiches méthodes</b>		795
<b>Bibliographie</b>		801
<b>Index</b>		803



# BIOLOGIE



## L'organisme vivant en lien avec son environnement

### OBJECTIFS DU PROGRAMME

#### Savoirs visés

#### Capacités exigibles

Les organismes unicellulaires appartiennent à différentes branches de l'arbre du vivant. Leur organisation (procaryote ou eucaryote) recouvre une grande diversité de morphologies et de cytologies. **chap. 1, § 1**

Exploiter des arbres phylogénétiques pour discuter du caractère ancestral de l'état unicellulaire ; de l'existence de réversions ; de la paraphylie des eucaryotes unicellulaires. **chap.13, § 2.4**

Les organismes unicellulaires assurent l'ensemble des fonctions (nutrition, relation, reproduction) au niveau d'une seule cellule. **chap. 1, § 2**

Illustrer la diversité des modes trophiques : autotrophie, hétérotrophie (associée à de la phagotrophie, de l'absorbotrophie, de l'exodigestion). **chap. 1, § 3.1**

Les unicellulaires ont des vies libres ou sont regroupés au sein de biofilms dans lesquels ils sont en interactions. **chap. 1, § 3.1 et zoom 1**

Ils sont aussi en interactions interspécifiques avec des organismes pluricellulaires. **chap. 1, § 3.2**

Les variations du milieu extérieur modifient le fonctionnement cellulaire en particulier l'expression génétique des opérons bactériens (ex. : opéron lactose chez *Escherichia coli*). **chap. 1, § 3.3**

Expliquer comment le double contrôle de l'opéron lactose constitue une réponse physiologique de la bactérie à la disponibilité des ressources du milieu. **chap. 1, zoom 2**

Les types trophiques (photolithotrophie, chimiolithotrophie, chimoorganotrophie) très divers rencontrés chez les unicellulaires sont essentiels au fonctionnement des écosystèmes en particulier pour l'assimilation et le recyclage de la matière. **chap. 1, § 4**

Identifier un type trophique en fonction de l'origine de l'énergie, la nature des donneurs et des accepteurs d'électron. **chap. 1, § 4.1**

# Chapitre 1

## Regards sur les organismes unicellulaires

### Cours

#### PLAN DU CHAPITRE

- 1 Places des unicellulaires dans l'arbre du vivant
- 2 Réalisation des fonctions avec une seule cellule
- 3 Relations des unicellulaires avec leur environnement
- 4 Importance des unicellulaires dans les écosystèmes

#### ZOOM

- 1 Les biofilms
- 2 Contrôle de l'expression de l'opéron lactose par la disponibilité des ressources du milieu

Voir chapitre 25, zoom 1

#### INTRODUCTION

La diversité des espèces d'une biocénose est avant tout celle des unicellulaires. On estime qu'il y a plus de 5 000 espèces bactériennes dans le rumen d'une vache et 10 000 dans le sol de 1 m<sup>2</sup> de prairie. Cette biodiversité n'a pu être convenablement estimée que récemment grâce aux méthodes de séquençage haut débit de l'ADN. Nombre de ces microorganismes sont mal connus car impossibles à cultiver en laboratoire. Mais d'autres ont été bien étudiés, notamment parce qu'ils représentent un intérêt agronomique, vétérinaire ou médical. Ils permettront de dégager quelques caractéristiques de l'état unicellulaire.

- ➔ Quelles places occupent les unicellulaires, sur le plan taxonomique dans l'arbre du vivant, et sur le plan fonctionnel dans leurs écosystèmes ?
- ➔ Comment un organisme formé d'une seule cellule réalise-t-il ses différentes fonctions ?

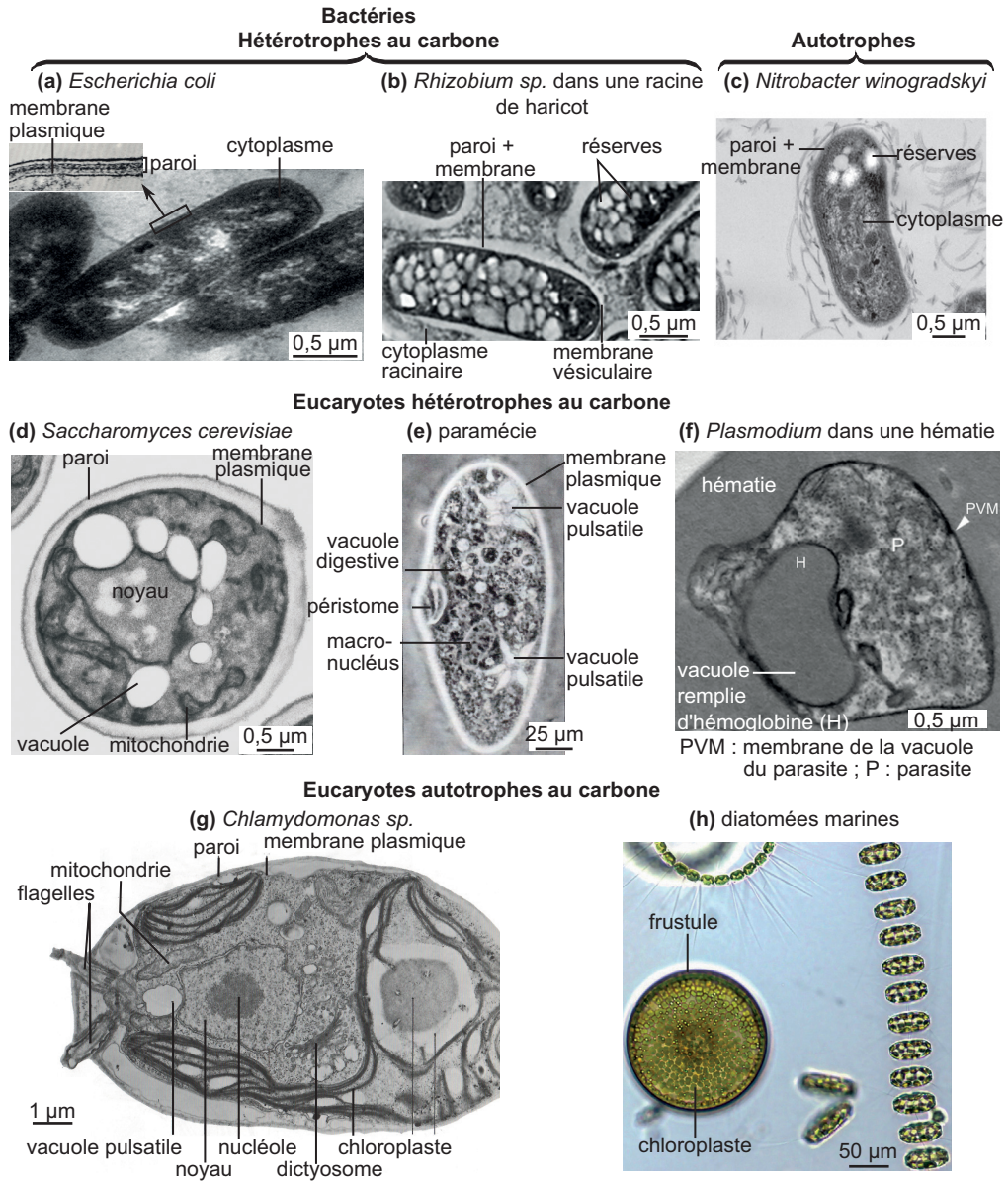
#### 1

### Places des unicellulaires dans l'arbre du vivant

Les unicellulaires constituent un très vaste ensemble, comprenant des organismes très divers. Cette diversité se traduit par des organisations cellulaires différentes que les techniques de microscopie mettent en évidence (figure 1.1) et par des modes de vie et des types trophiques variés. Cette grande diversité est révélée à l'échelle moléculaire, sur laquelle se fondent les classifications actuelles.

Plusieurs exemples de **bactéries** ont déjà été étudiés dans l'ouvrage de 1<sup>re</sup> année : le colibacille *Escherichia coli* peut vivre libre dans les eaux douces ou en symbiose avec des mammifères, dont l'humain ; *Rhizobium* vit à l'état libre dans le sol ou en symbiose dans les nodosités racinaires des fabacées ; *Nitrobacter* est une bactérie nitrifiante du sol.

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 4, zoom 6 ; chapitre 6, § 2 ; TP6, § 2 et 3 ; chapitre 10, § 4



**Figure 1.1** Diversité des organisations des unicellulaires.

Toutes les images sont réalisées avec un microscope électronique à transmission, sauf (e) microscopie à contraste de phase et (h) microscopie photonique.

(a) Wasfi R. *et al.*, 2016. PLoS ONE 11(3): e0150984. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150984> ; (b) Prell J. *et al.*, 2010. PLoS ONE 5(11): e13933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013933> ; (c) Professor W. Hickey. <https://www.flickr.com/photos/153251285@N05/33585754286/in/shares-vW80iS/> ; (d) Flis VV. *et al.*, 2015. PLoS ONE 10(8):e0135084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135084> ; (e) S. Heusser & H.G. Dupuy *Atlas de Biologie animale* tome 1. Dunod 2004, photo : Guy Brugerolle ; (f) Soares Medeiros LC. *et al.*, 2012. PLoS ONE 7(3): e33445. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033445> ; (g) J.C. Roland & B. Vian *Atlas de Biologie végétale* tome 1. Dunod 1997 ; (h) image de S. Anderson, Spaulding, S.A., Potapova, M.G., Bishop, I.W., Lee, S.S., Gasperak, T.S., Jovanovska, E., and Edlund, M.B. 2022. Diatoms.org: supporting taxonomists, connecting communities. *Diatom Research*. doi:10.1080/0269249X.2021.2006790.



Voir chapitre 13, figure 13.3

Voir chapitre 13, zooms 2 et 4

L'identification des bactéries sur la base de simples caractères structuraux n'est pas possible. Elle fait appel à de nombreux autres critères : nature des milieux sur lesquels la croissance est possible ; tests de coloration, comme la coloration de Gram ; tests biochimiques, comme les galeries API (*analytical profile index*) qui détectent généralement une activité enzymatique.

Les eucaryotes unicellulaires appartiennent à différentes branches de l'arbre du vivant (figure 1.2). Selon leur mode de vie, on distinguera 3 groupes.

- Les organismes chlorophylliens

Les **chlamydomonas** constituent un genre d'algues vertes (ou **chlorophytes**) unicellulaires ; elles sont utilisées comme organismes modèles et dans différentes biotechnologies (production de biocarburants notamment). Les **diatomées** (ou **bacillariophytes**), groupe diversifié d'algues unicellulaires, sont présentes dans tous les milieux aquatiques. Comme les autres **straménopiles** chlorophylliens, elles possèdent des chloroplastes à 4 membranes. Les diatomées se caractérisent notamment par leur squelette externe siliceux appelé **frustule**, qui peuvent générer des dépôts siliceux en domaine océanique ou lacustre. Ce sont des constituants importants du phytoplancton.

- Les organismes hétérotrophes non parasites

Les **levures** correspondent à un ensemble d'**eumycètes** unicellulaires. La levure *Saccharomyces cerevisiae* se trouve à l'état naturel sur la peau des fruits. Elle est très utilisée dans les industries agroalimentaires (levure de bière ou de boulanger) et constitue un organisme modèle. La paramécie, *Paramecium caudatum* (**alvéolobionte**), vit en eau douce où elle se nourrit de bactéries.

- Les unicellulaires parasites

Le trypanosome (**excavata**) et le plasmodium (**alvéolobionte**) sont deux parasites du sang humain. Ils sont étudiés au § 3.2b.

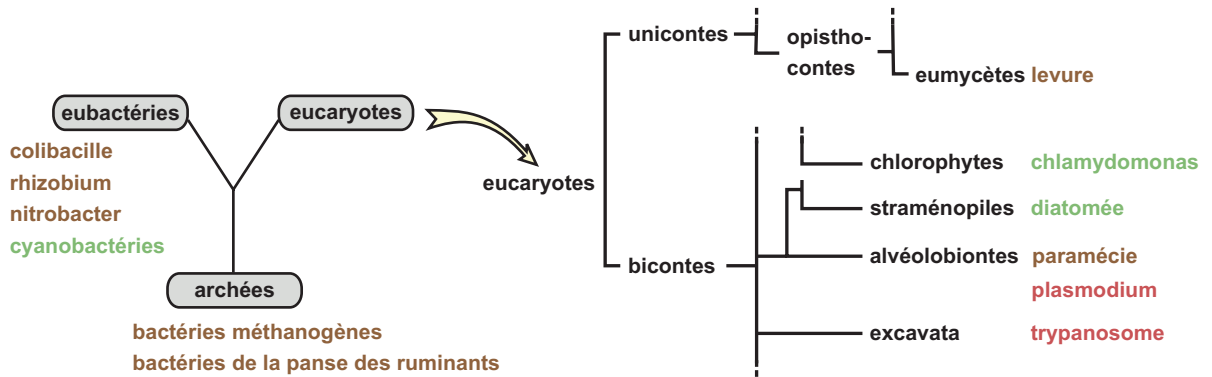


Figure 1.2 Éléments de phylogénie des organismes unicellulaires, fondée sur des critères moléculaires (séquences des ARNr notamment).

En vert, les organismes photosynthétiques, en rouge les parasites, en marron les hétérotrophes à vie libre ou symbiotique.

## 2

### Réalisation des fonctions avec une seule cellule

L'étude de la paramécie (figure 1.3) permet d'illustrer comment une seule cellule, qualifiée alors de **plurifonctionnelle**, réalise l'ensemble des fonctions d'un organisme avec ses différents organites. Ces fonctions peuvent être réalisées avec des modalités différentes selon les organismes (tableau 1.1).

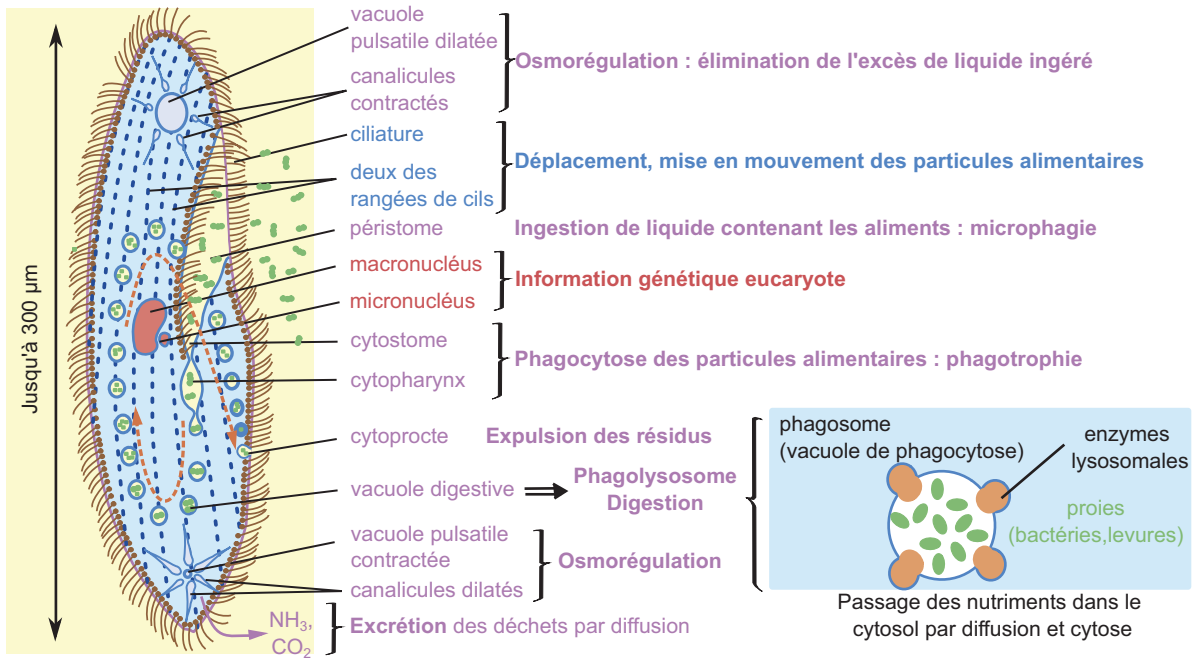


Figure 1.3 La paramecie, un exemple de cellule plurifonctionnelle.

Ce qui concerne les fonctions de relation est en bleu, celles de nutrition en violet et la reproduction en rouge.

Tableau 1.1 Réalisation des fonctions chez différents unicellulaires (organismes au programme BCPST).

<b>Fonction de relation</b>	<b>Locomotion</b>	<p>Vie en suspension dans le milieu ou sous forme de biofilm (§ 3).</p> <p>Déplacement <b>passif</b> (bactéries sans flagelle, levure) ou <b>actif</b> à l'aide de <b>flagelles bactériens</b>, de <b>cils</b> (paramecie) ou <b>flagelles</b> (deux chez chlamydomonas ; un seul chez le trypanosome).</p> <p>Le flagelle bactérien est une structure très différente du flagelle des eucaryotes : un filament protéique fait de flagelline avec un moteur moléculaire à sa base ; les cils et flagelles des eucaryotes sont faits de microtubules.</p>
	<b>Sensibilité</b>	<p>Déplacement orienté par un facteur du milieu ou <b>tactisme</b> (<b>chimiotactisme</b> positif des paramecies pour <math>\text{O}_2</math> ; positif pour certains glucides chez le colibacille).</p> <p>Photosensibilité de chlamydomonas grâce à son <b>stigma</b> (zone du chloroplaste formée d'un assemblage de membranes et de pigments caroténoïdes, dont l'activation par la lumière contrôle les battements des flagelles).</p> <p>Exocytose de vésicules contenant des filaments (trichocystes) en réponse à divers stimuli chez la paramecie.</p>
	<b>Protection</b>	Émission de substances antibiotiques ; formation de biofilms.

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 6, § 2 et zoom 4

Fonction de nutrition	Alimentation	Uniquement pour les hétérotrophes. - <b>Phagotrophes</b> comme la paramécie : les proies sont ingérées dans une vacuole de phagocytose qui fusionne avec des lysosomes en une vacuole digestive. La digestion intracellulaire se fait hors du cytosol. Élimination des particules indigestes par exocytose au niveau du cytoprocte. - <b>Absorbotrophes</b> (bactéries, levure, trypanosome) : absorption membranaire de substrats du métabolisme issus d'une exodigestion ou présents dans un liquide biologique pour les parasites et les symbiotes.
	Osmorégulation	Vacuoles pulsatiles (paramécie, trypanosome, chlamydomonas).
	Échanges gazeux	Par diffusion gazeuse, à travers la membrane plasmique (et éventuellement la paroi). Diverses exigences vis-à-vis du dioxygène : organismes aérobies stricts ( <i>nitrobacter</i> , rhizobium, paramécie, cyanobactéries, algues unicellulaires), anaérobies facultatifs (colibacille, levure, trypanosome), anaérobies stricts (bactéries dénitrifiantes du sol).
Fonction de reproduction	R. asexuée	Par division bactérienne ou mitose chez les eucaryotes. Rythme de division intense dans un milieu récemment colonisé ou pour les parasites (trypanosome, plasmodium) : croissance exponentielle.
	R. sexuée	Cycle de reproduction avec méiose et fécondation chez les eucaryotes (levure, chlamydomonas, paramécie, plasmodium, trypanosome chez qui la reproduction sexuée a été récemment identifiée).

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 16, § 2.2a

### 3

## Relations des unicellulaires avec leur environnement

### 3.1 Relations avec d'autres microorganismes : formation de biofilms

Les organismes unicellulaires (bactérie ou eucaryote) vivent soit de manière libre, en se déplaçant dans leur milieu, soit en se fixant à un substrat organique ou minéral sur lequel ils forment un **biofilm**. Un biofilm peut être défini comme une communauté multicellulaire formée d'une matrice et de divers organismes unicellulaires. Certains virus (comme le virus de l'immunodéficience humaine ou VIH) peuvent également participer à des biofilms. Un biofilm peut être homogène (composé d'une seule espèce) ou hétérogène quand plusieurs espèces sont associées par des relations mutualistes. Les biofilms naturels sont formés de bactéries et d'algues sur les surfaces éclairées, de bactéries et de champignons en l'absence de lumière. Les structures formées par les biofilms sont souvent observables à l'œil nu, comme les masses gélatineuses formées par les cyanobactéries du genre *Nostoc*. Les traces de ce type d'association sont très anciennes puisque les stromatolithes (parmi les plus anciens fossiles connus, -3,5 Ga) sont issus de la biominéralisation au contact de biofilms formés par des cyanobactéries.

### 3.2 Relations avec des organismes pluricellulaires

#### a) Associations mutualistes

Des relations symbiotiques entre des microorganismes et des organismes pluricellulaires ont été étudiées en BCPST1 : symbiose entre microbiote ruminal et les ruminants, entre les bactéries du genre *Rhizobium* et les fabacées, entre les bactéries du microbiote intestinal (dont *Escherichia coli*) et l'humain.

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 13, § 4

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 26, figure 26.8

#### ZOOM 1

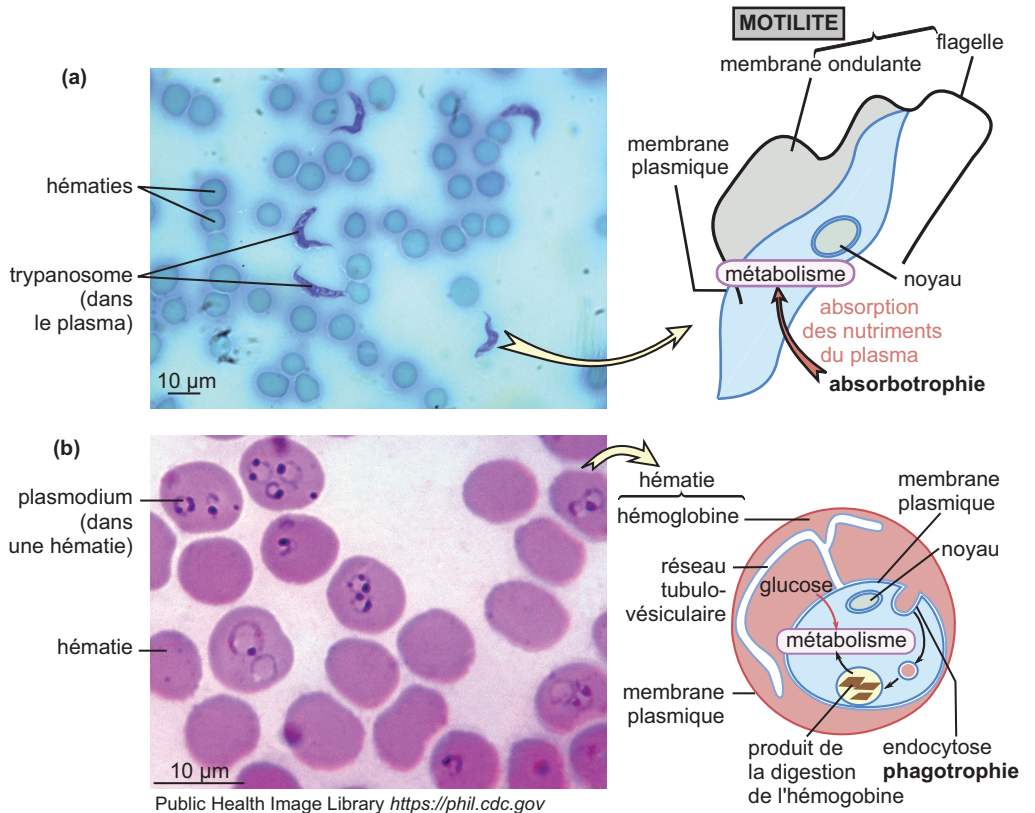
Les biofilms

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 1, § 2.1 ; chapitre 4, zoom 6 ; chapitre 5, § 5.2

La nature des relations interspécifiques est parfois difficile à définir. Par exemple les colibacilles existent sous forme de multiples souches dont certaines peuvent vivre libres dans les eaux douces ou contribuer au microbiote intestinal de nombreux mammifères dont l'humain. La plupart des souches ne sont pas pathogènes, ce qui conduit à les qualifier de **symbiotes**. Certaines souches cependant produisent des toxines à l'origine de graves infections d'origine alimentaire. Le colibacille se comporte alors comme un **parasite**.

### b) Parasitisme

De graves maladies parasitaires de l'humain sont dues à des organismes unicellulaires (figure 1.4).



**Figure 1.4** Deux parasites unicellulaires du sang humain : (a) trypanosome ; (b) plasmodium.

À gauche, frottis sanguins montrant les parasites dans le sang de leur hôte ;  
à droite, représentation schématique de leur organisation fonctionnelle.

- Les **trypanosomiasés**, telles que la maladie du sommeil, endémique dans certaines régions d'Afrique subsaharienne. Elle est provoquée par *Trypanosomia brucei* (excavata), un parasite extracellulaire qui vit dans le plasma sanguin, puis dans le liquide céphalorachidien, ce qui entraîne des atteintes nerveuses dont l'évolution est fatale en quelques mois.
- Le **paludisme**, est une maladie due à plusieurs espèces de parasites du genre *Plasmodium* (alvéolobionte). L'Organisation Mondiale de la Santé estime qu'en 2020 cette affection a touché 241 millions de personnes dans le monde et en a entraîné 627 000 décès. Le plasmodium, parasite intracellulaire, infecte les hématies dont il provoque l'éclatement.

Ces parasites se transmettent d'un hôte humain à un autre par l'intermédiaire d'un insecte hématophage (vecteur) : une mouche, la glossine pour les trypanosomes, un moustique du genre anophèle pour les plasmodiums.

### 3.3 Influence des variations du milieu extérieur

Le fonctionnement des organismes cellulaires est particulièrement dépendant des paramètres du milieu extérieur. Ceux-ci orientent leurs déplacements (tactisme) et contrôlent la vitesse des réactions enzymatiques et l'expression des gènes. De nombreux exemples témoignent d'un changement important du phénotype des unicellulaires en fonction des conditions du milieu :

- présence ou absence de mitochondries chez les levures en milieu respectivement aérobie ou anaérobie ;
- développement chez le trypanosome, de vésicules particulières (glycosomes) séquestrant la majeure partie des enzymes de la glycolyse, lorsque le trypanosome vit dans le plasma sanguin et tire son énergie de la glycolyse ;
- expression de la nitrogénase (enzyme permettant la réduction du N<sub>2</sub> atmosphérique) uniquement chez les rhizobiums en symbiose avec les racines d'une fabacée ;
- présence de flagelles chez les bactéries à vie libre ou de pili présentant des adhésines lorsqu'elles forment des biofilms.

**ZOOM 1**

Les biofilms

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 13, § 2.2

**ZOOM 2**

Contrôle de l'expression de l'opéron lactose par la disponibilité des ressources du milieu

De nombreux gènes bactériens (près de 60 % chez *Escherichia coli*) sont regroupés en opérons, ensembles de gènes codant des protéines mises en jeu dans une même voie métabolique (synthèse d'un acide aminé ou catabolisme d'un nutriment). Ces opérons constituent des unités coordonnées d'expression génétique : les gènes en sont transcrits simultanément en un seul ARN qui est qualifié de polycistronique.

L'expression d'un opéron dépend des conditions du milieu. Par exemple, la transcription de l'opéron lactose, qui code 3 protéines impliquées dans l'utilisation du lactose, est réprimée en l'absence de lactose ou en présence de glucose (meilleure source d'énergie que le lactose) ; elle est activée en présence de lactose et en l'absence de glucose.

Ce contrôle direct de l'expression génétique par les facteurs du milieu permet d'adapter le protéome aux besoins de l'organisme. Il met en évidence une **plasticité phénotypique**.

**4**

## Importance des unicellulaires dans le fonctionnement des écosystèmes

### 4.1 Diversité des types trophiques des unicellulaires

La diversité métabolique des organismes unicellulaires conduit à la définition de différents **types trophiques**. L'identification d'un type trophique tient compte de la source d'énergie principale, du donneur d'électrons, et de la source de carbone ([tableau 1.2](#)).

Tableau 1.2 Les différents types trophiques des unicellulaires.

Type trophique	Origine de l'énergie	Origine des électrons	Source de carbone	Exemples
<b>photolithotrophie</b>	lumière → photo	donneur minéral (H <sub>2</sub> O) → litho	minéral (CO <sub>2</sub> ) → autotrophie	cyanobactéries chlamydomonas diatomées
<b>chimolithotrophie</b>	molécule réduite → chimio	donneur minéral (NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> ) → litho	minéral (CO <sub>2</sub> ) → autotrophie	nitrobacter
<b>chimioorganotrophie</b>	molécule réduite → chimio	donneur organique → organo	organique → hétérotrophie	colibacille rhizobium levure paramécie trypanosome plasmodium

Voir ouvrage de 1<sup>re</sup> année, chapitre 10, § 4



## 4.2 Rôles des unicellulaires dans les cycles de la matière

Les unicellulaires **photolithotrophes** (notamment les cyanobactéries et les diatomées) sont des constituants majeurs du phytoplancton à l'origine de la moitié de la **production primaire** mondiale. Ils contribuent ainsi au rôle de puits de carbone de l'océan et sont à la base des chaînes trophiques des écosystèmes aquatiques.

Les bactéries **chimioorganotrophes** du sol (en association avec les champignons qui ne sont pas tous unicellulaires) contribuent à la digestion de la matière organique morte du sol, en libérant des exoenzymes dans le milieu. Ces organismes absorbent les produits de cette exodigestion et les utilisent dans leur métabolisme. La microfaune du sol comprend de nombreux ciliés qui consomment les bactéries et initient ainsi les réseaux trophiques complexes du sol.

Les bactéries du sol jouent aussi un rôle important dans le cycle de l'azote. Les bactéries diazotrophes comme les rhizobiums réduisent le  $N_2$  atmosphérique en ammonium utilisé dans la synthèse d'acides aminés par les plantes. Les bactéries **chimioolithotrophes**, comme *Nitrobacter* contribuent à l'oxydation des ions ammonium en ions nitrates ; elles contribuent ainsi au cycle de l'azote.

Voir chapitre 22, § 3.1

Voir chapitre 25, § 1.2  
et zoom 1

Voir chapitre 23, § 3

### ZOOM 1

#### Les biofilms

##### Formation d'un biofilm bactérien

Un biofilm peut se former en quelques heures, selon les étapes suivantes.

- Adhérence réversible sur une surface de bactéries pionnières  
Les cellules à l'origine d'un biofilm, en suspension dans un liquide ou dans l'air, entrent en contact avec le substrat par des liaisons faibles. Les surfaces hydrophiles, ou rugueuses sont plus favorables à l'installation d'un biofilm.
- Adhérence irréversible et édification de structures tridimensionnelles  
À ce stade, l'expression génétique des cellules bactériennes change : par exemple, chez les colibacilles cela conduit au remplacement des structures de nage comme les flagelles par des filaments protéiques, ou pili, porteurs de molécules appelées adhésines. Les cellules bactériennes s'agglutinent alors, se multiplient, ce qui forme des micro-colonies.
- Maturation du biofilm  
Elle est marquée par la multiplication des microorganismes qui contribuent collectivement à la sécrétion de polymères constituant une matrice autour des cellules.
- Dissolution du biofilm  
Sous l'effet de facteurs de l'environnement ou du vieillissement du biofilm, les microorganismes se séparent et retournent à une vie libre, ce qui leur permet de coloniser de nouveaux substrats.

À toutes les étapes, les cellules bactériennes réagissent à des signaux de l'environnement comme le contact avec une surface, la concentration d'éléments nutritifs, qui contrôlent leur expression génétique. Elles sont également sensibles à des molécules diffusibles produites par les autres cellules, ce qui leur permet de détecter et de quantifier la présence des autres microorganismes dans le milieu. Ce phénomène connu sous le nom de **détection du quorum** (ou *quorum sensing*) contrôle la croissance du biofilm.

##### Relations intercellulaires au sein d'un biofilm

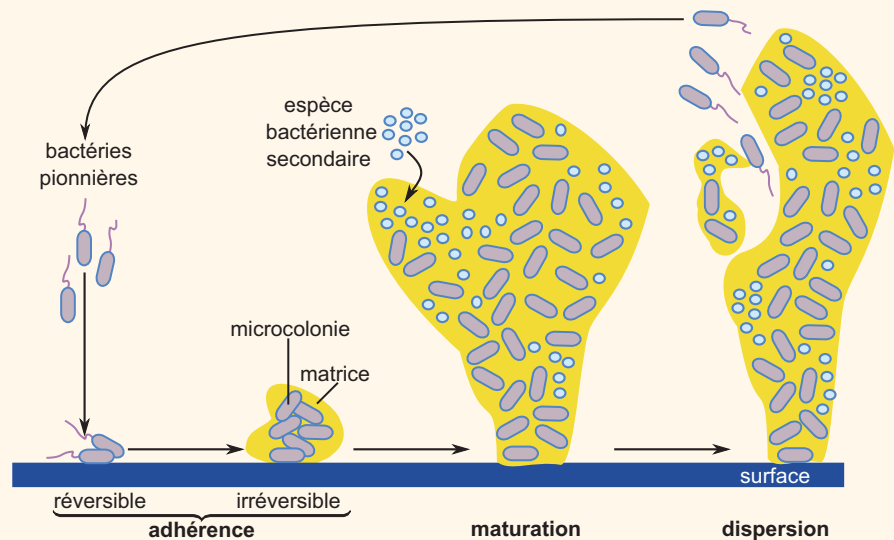
La **matrice** d'un biofilm est essentiellement constituée d'eau (jusqu'à 97 %). Elle contient aussi des ions minéraux et des composés organiques (polyosides, protéines, lipides, acides nucléiques) produits par les microorganismes qu'elle héberge, ou par leur hôte lorsque le biofilm se forme sur une surface vivante (peau, muqueuse digestive, etc.).

La composition de la matrice dépend des espèces du biofilm et des conditions du milieu. On y retrouve souvent un polymère de 1,6-N-acétyl-D-glucosamine.

Au sein du biofilm, les communautés microbiennes présentent une **biodiversité** importante. La proximité des cellules leur permet d'entretenir des relations étroites :

- **compétition** pour une ressource trophique, pour l'espace, ou par émission de substances toxiques ;
- **coopération entre deux espèces** : par exemple entre les bactéries méthanogènes (qui transforment  $\text{CO}_2$  et  $\text{H}_2$  en méthane) et les bactéries acétogènes, qui produisent  $\text{H}_2$  à partir d'éthanol et dont le métabolisme est inhibé par une concentration trop élevée en  $\text{H}_2$  ;
- **coopérations plus larges** : la majorité des cellules produisent des composés utiles à l'ensemble de la communauté du biofilm (enzymes de dégradation des substrats nutritifs, tensioactifs, constituants de la matrice).

La proximité des cellules dans le biofilm favorise aussi les **transferts horizontaux de gènes** d'une cellule à une autre par transformation (incorporation d'ADN présent dans l'environnement), transduction (transfert d'ADN par des virus), conjugaison (transfert de plasmides, petits ADN circulaires, par l'intermédiaire d'un pilus sexuel). Des **nanotubes** mettant en relation les cytoplasmes de deux cellules (d'une même espèce ou d'espèces différentes) permettent d'échanger des composés variés, dont des plasmides.



Les étapes de la formation et de la dispersion d'un biofilm bactérien.

(D'après Tremblay YD, & al. *Can J Vet Res.* 2014 Apr ;78(2):110-6. PMID : 24688172).

### Augmentation de la capacité de résistance des microorganismes d'un biofilm

L'association en biofilm protège les microorganismes contre la dessiccation, les agents antimicrobiens ou le système immunitaire de leur hôte. La formation des biofilms peut alors interférer avec les traitements antibiotiques ou de désinfection des surfaces. Plusieurs facteurs expliquent cette résistance accrue.

- La matrice agit comme une **barrière** réduisant ou empêchant la diffusion des antimicrobiens.
- Les cellules d'un biofilm sont **moins sensibles aux agents antimicrobiens** et aux stress environnementaux, que les mêmes cellules en suspension dans leur milieu parce que leur métabolisme est réduit par les molécules de détection du quorum.



- Des processus de résistance **active**, comme des transports actifs expulsant les composés antimicrobiens, ont pu être identifiés au sein de biofilms. L'échange de signaux chimiques entre les cellules d'un biofilm est aussi un facteur susceptible d'augmenter leur résistance.
- Les transferts horizontaux de gènes au sein du biofilm sont favorables à l'**acquisition de nouveaux caractères** comme la résistance aux antibiotiques.

#### Importance écologique des biofilms

Les biofilms se forment sur toutes les surfaces en milieu aqueux ou exposées à l'humidité. Leurs rôles dans les écosystèmes sont très nombreux, et certains ont été développés dans d'autres chapitres du programme.

- Ce sont les premiers colonisateurs d'un substrat rocheux nu (après le retrait d'un glacier ou une éruption volcanique).
- Ils colonisent la peau et les cavités internes des animaux. Ces microbiotes jouent alors un rôle fonctionnel important pour l'organisme, pour la digestion notamment.
- Les biofilms microbiens qui se développent sur des plantes ou sur des roches sont une ressource trophique pour des animaux racleurs comme des escargots ou certains poissons.
- Les biofilms formés par des cyanobactéries contribuent significativement à précipiter le carbone du CO<sub>2</sub> dissous dans l'eau sous forme de calcite, dans les écosystèmes aquatiques riches en calcium (puits de carbone).

Les biofilms posent aussi de nombreux problèmes dans les domaines de la santé humaine ou animale, de l'hygiène agroalimentaire, et de la qualité microbiologique des eaux.

Voir chapitre 26, § 3.1

Voir ouvrage  
de 1<sup>re</sup> année,  
chapitre 1, zoom 2

## ZOOM 2

### Contrôle de l'expression de l'opéron lactose par la disponibilité des ressources du milieu

Plus de la moitié des gènes bactériens sont regroupés en opérons. Un opéron associe plusieurs gènes codant des protéines mises en jeu dans une même voie métabolique. Chacun des gènes code une protéine spécifique. L'ensemble des gènes de l'opéron est placé sous le contrôle d'une même séquence régulatrice comprenant un promoteur et un opérateur.

L'opéron lactose d'*Escherichia coli* associe ainsi **trois gènes codant trois protéines** impliquées dans l'utilisation du lactose ou de molécules voisines :

- *lacZ* : gène de la  $\beta$ -galactosidase qui hydrolyse le lactose en glucose et galactose ;
- *lacY* : gène de la lactose-perméase qui permet l'entrée du lactose dans la cellule ;
- *lacA* : gène de la thiogalactoside-transacétylase, qui participe au métabolisme de molécules voisines du lactose, les thiogalactosides.

En amont de ces trois gènes se trouvent deux séquences de contrôle de la transcription de l'opéron :

- le site P, ou promoteur, est le site de fixation de l'ARN polymérase ;
- le site O, ou **opérateur**, situé dans la partie aval du promoteur, est un site régulateur.

En amont de l'opéron se trouve le **gène *I* codant une protéine répresseur**. La transcription du gène *I* n'est pas régulée ; elle s'effectue en permanence à un niveau bas de sorte qu'il y a moins d'une dizaine de molécules de répresseur par cellule.

- Levée de la répression de la transcription de l'opéron : l'induction par le lactose  
En l'absence de lactose, le répresseur protéique codé par le gène *I* se fixe sur le site opérateur et il bloque la transcription des 3 gènes Z, Y et A : l'opéron est réprimé (figure a). En présence de lactose, le répresseur forme avec l'allolactose (un dérivé cellulaire du lactose), un complexe ne lui permettant plus de se fixer sur le site opérateur ; l'action de l'ARN

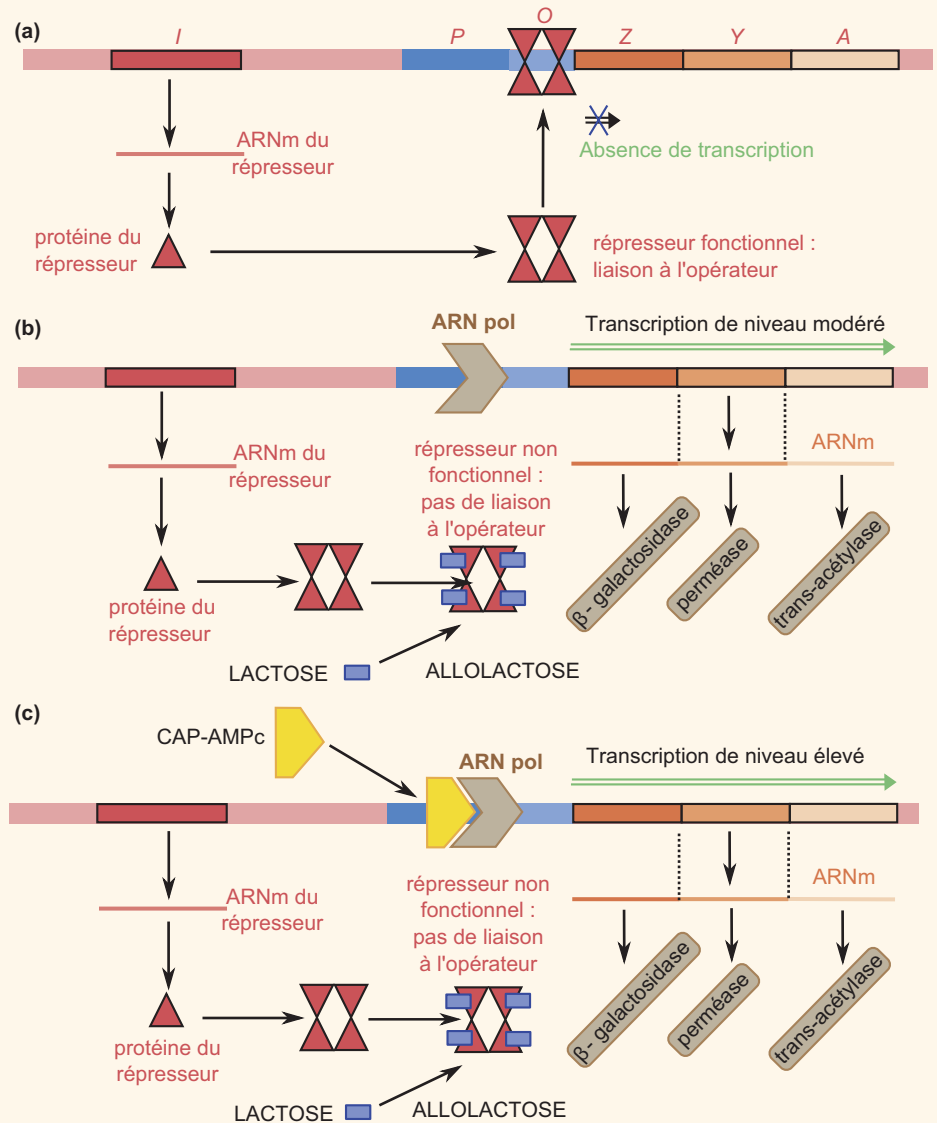


polymérase n'est plus entravée et la transcription des gènes de l'opéron s'effectue à un niveau modéré (figure b).

- Élévation du niveau de transcription en l'absence de glucose

Lorsque les concentrations intracellulaires de glucose sont faibles, la concentration intracellulaire en AMPc augmente ; l'AMPc apparaît comme un signal de carence métabolique. L'AMPc associé à la protéine CAP (*catabolite activator protein*) se fixe sur le promoteur, sur un site adjacent à celui de l'ARN polymérase, ce qui élève le niveau de la transcription d'un facteur 50 (figure c).

En présence de glucose, la concentration en AMPc est abaissée ; la protéine CAP seule ne suffit pas à élever le niveau de la transcription qui s'effectue alors à un niveau modéré. Ce mécanisme favorise l'utilisation du glucose par rapport au lactose.



Contrôle de l'expression de l'opéron lactose d'*Escherichia coli*.

# Réviser

## Résumé

Les organismes unicellulaires bactériens ou eucaryotes appartiennent à différents taxons de l'arbre du vivant. Ils assurent par leurs constituants cellulaires les mêmes fonctions que les organismes pluricellulaires (nutrition, relation, reproduction) ; ils échangent directement avec leur milieu de vie à travers leur membrane plasmique. Vivant toujours dans des milieux aqueux ou humides, ils présentent des modes de vie libre, symbiotique ou parasitaire. Ils peuvent se regrouper en biofilms (y compris dans les liquides biologiques pour les symbiotes ou les parasites), ce qui augmente leur résistance. Les types trophiques (photolithotrophie, chimiolithotrophie, chimioorganotrophie) rencontrés chez les unicellulaires (particulièrement chez les bactéries) sont très divers et essentiels au fonctionnement des écosystèmes, en particulier pour les cycles de la matière.

# S'entraîner

## QCM de connaissances

- 1 À propos des organismes unicellulaires.
  - a. Ce sont toujours des organismes procaryotes.
  - b. Ils sont phagotrophes lorsqu'ils sont phototrophes.
  - c. Ils ont toujours un mode de vie libre.
  - d. Ils représentent un ensemble monophylétique.
  - e. Ils peuvent acquérir de nouvelles propriétés en se groupant en biofilms.
- 2 On étudie l'expression de l'opéron lactose du colibacille dans différents milieux.
  - a. En présence de glucose seul, l'activité du répresseur et le niveau de transcription de l'opéron sont faibles.
  - b. En présence de glucose et de lactose, l'activité du répresseur et la quantité de complexe entre l'AMPc et la protéine CAP sont faibles.
  - c. En présence de glucose et de lactose, l'opéron n'est pas transcrit.
  - d. En présence de lactose seul, la concentration d'AMPc est faible.
  - e. En présence de lactose seul, le répresseur n'est pas fonctionnel et le niveau de transcription de l'opéron est élevé.

## Question de synthèse courte

Unité et diversité des unicellulaires.

## Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

*Bacillus subtilis* est une bactérie hétérotrophe du sol. On la trouve fréquemment dans la rhizosphère, autour des racines des plantes qui sécrètent des molécules organiques qui sont une source de carbone pour la bactérie. En laboratoire, *Bacillus subtilis* forme des biofilms dont la matrice comprend notamment une protéine fibreuse et des polysides synthétisés par les produits d'un opéron noté *epsA-O*.

Dans cette étude, les bactéries peuvent être cultivées sur 3 milieux différents : SYM est riche en saccharose ; CZ est un milieu minimum qui contient du glucose comme seule source de carbone organique ; CZ+ sac correspond au milieu CZ auquel du saccharose a été rajouté.

1 Analyser et interpréter les résultats de la figure 1.5.

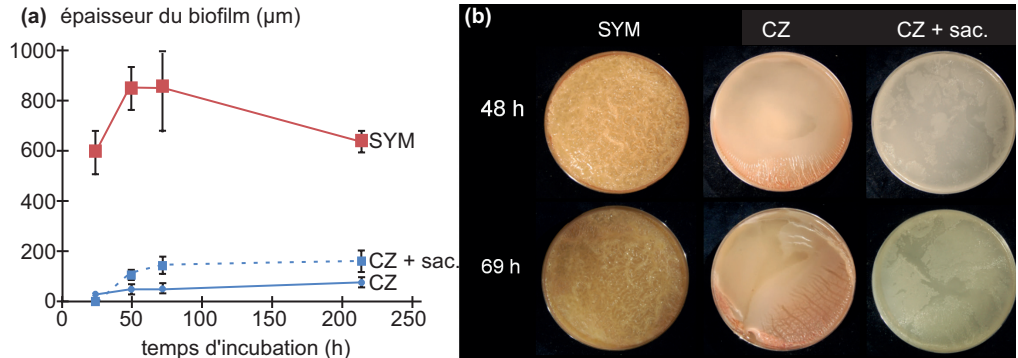
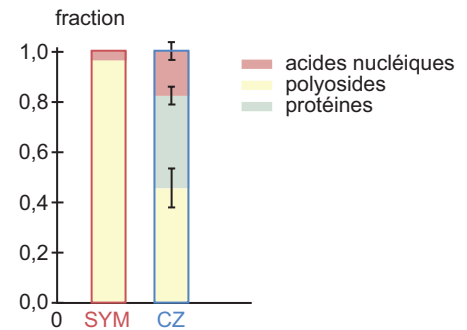


Figure 1.5 Épaisseur du biofilm (a) et aspect des boîtes de culture (b) sur 3 milieux nutritifs. (D'après Dogsa I. et al., 2013. PLoS ONE 8(4) e62044. doi:10.1371/journal.pone.0062044).

2 La figure 1.6 présente les résultats de l'analyse de la matrice du biofilm. Comparer les compositions de la matrice formée dans les milieux SYM et CZ.

Figure 1.6 Composition en molécules organiques de la matrice du biofilm mature. (D'après Dogsa I. et al., 2013. PLoS ONE 8(4): e62044. doi:10.1371/journal.pone.0062044).

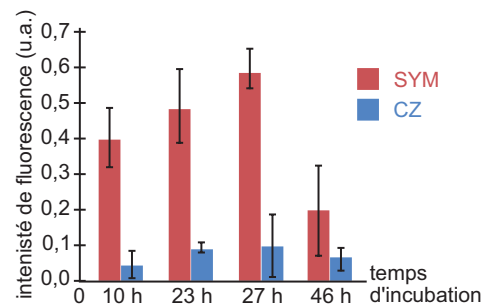


On réalise une souche de *Bacillus subtilis* (notée *epsA-O-gfp*) dans laquelle le gène codant une protéine fluorescente, la GFP, est placé sous le contrôle du promoteur de l'opéron *epsA-O*.

3 Analyser et interpréter les résultats de la figure 1.7.

Figure 1.7 Émission de fluorescence par des biofilms formés de la souche *epsA-O-gfp* cultivée sur deux milieux différents.

(D'après Dogsa I. et al., 2013. PLoS ONE 8(4): e62044. doi:10.1371/journal.pone.0062044).  
u.a.: unité arbitraire



4 Récapituler les effets du milieu nutritif mis en évidence dans cet ensemble de documents.