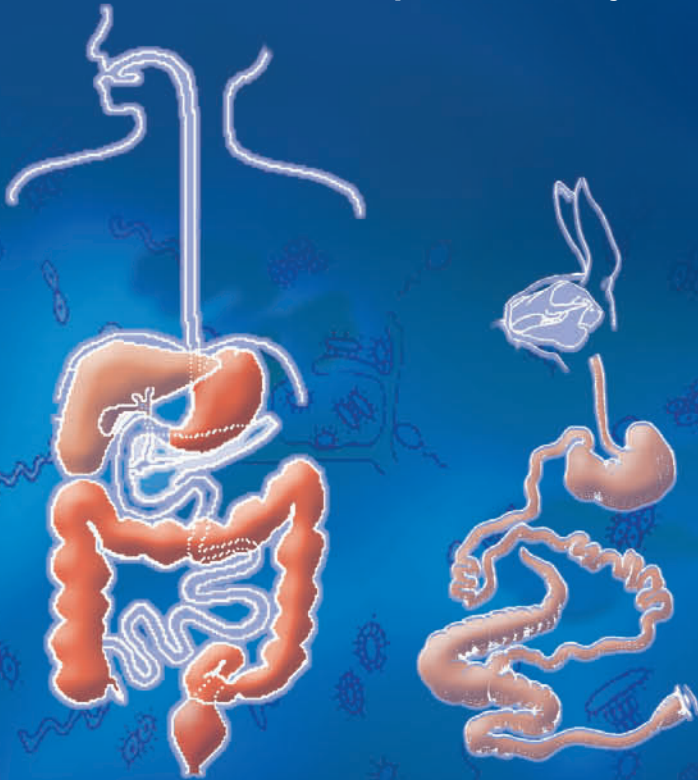


Monographies de microbiologie
collection dirigée par Jean-Paul Larpent

Les écosystèmes digestifs

Gérard Fonty
Frédérique Chaucheyras-Durand



Editions
TEC
& **DOC**

E
M
inter

Lavoisier

Les écosystèmes digestifs

Gérard Fonty

Directeur de recherches au CNRS
Laboratoire de biologie des protistes
UMR CNRS 6023
Université Blaise-Pascal Clermont-Ferrand II

et

Frédérique Chaucheyras-Durand

Chargée de recherches
Société Lallemand, département nutrition animale
et unité de microbiologie, INRA, centre de Clermont-Ferrand/Theix



11, rue Lavoisier
75008 Paris



Allée de la Croix Bossée
94234 Cachan cedex

Dans la même collection

Campylobacter

É. Dromigny, 2007

Les tiques – Identification, biologie, importance médicale et vétérinaire

C. Pérez-Eid, 2007

Legionella

S. Jarraud, J. Freney, 2006

Candida pathogènes

D. Chabasse, R. Robert, A. Marot, M. Pihet, 2006

Escherichia coli O157 : H7

C. Vernozy-Rozand, M.-P. Montet, 2^e édition, 2005

Listeria

J.-P. Larpent, 3^e édition, 2004

Chlamydia

D. Corsaro, A. Le Fraou, 2002

Entérobactéries – Systématiques et méthodes de diagnostic

B. Joly, A. Reynaud, 2002



© LAVOISIER, 2007

ISBN : 978-2-7430-0989-2

ISSN : 1625-9319

Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (20 rue des Grands Augustins – 75006 Paris), est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, d'autre part les analyses et courtes citations justifiées dans le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (Loi du 1^{er} juillet 1992 – art. L. 122-4 et L. 122-5 et Code pénal art. 425).

Avant-propos

Par rapport à la diversité et la richesse du monde animal, bien peu d'écosystèmes digestifs ont été explorés. La vision de l'écologue qui s'intéresse aux micro-organismes vivant dans ces biotopes est, par conséquent, forcément très réduite et très partielle.

Les animaux pris en considération sont essentiellement ceux qui présentent un intérêt économique ou expérimental. Les données relatives à la microflore des animaux sauvages, y compris les Mammifères, sont extrêmement limitées. Les informations concernant la microflore des animaux aquatiques sont quasiment inexistantes. Mis à part chez le Terme, l'écologie microbienne digestive des Insectes qui sont pourtant, en dehors des micro-organismes, les êtres vivants les plus nombreux et les plus diversifiés sur terre, n'a que peu suscité de recherches malgré les intérêts cognitifs et appliqués qu'on peut en tirer.

Cet état de fait est certes dû aux difficultés d'accès à ce monde mystérieux que l'on ne découvre qu'à travers un microscope mais aussi à une vision quelque peu déformée à la fois de la microbiologie et de l'écologie. Ces deux disciplines ont beaucoup évolué au cours des deux dernières décennies. On sait maintenant que le monde des microbes est infiniment plus diversifié qu'on ne l'imaginait, aussi bien en termes d'espèces que de fonctions. On découvre les micro-organismes dans des habitats et dans des rôles qui montrent leur potentiel et leur adaptabilité physiologique et métabolique considérable, laissant ainsi apparaître leur influence au cours de l'évolution.

Les auteurs espèrent que cet ouvrage fera découvrir au lecteur quelques-uns des rôles que ces micro-organismes assument dans notre tube digestif et dans celui des animaux qui nous entourent. Loin de nous la pensée de prétendre à l'exhaustivité. En effet, si peu d'espèces animales ont été étudiées, les travaux relatifs aux relations flore-nutrition chez l'Homme et chez les Ruminants sont néanmoins très abondants.

Les aspects relatifs à la pathologie digestive infectieuse (écologie, virulence des micro-organismes pathogènes, etc.) ne sont pas traités dans cet ouvrage, car ce volet particulier de l'écologie microbienne relève essentiellement de la médecine humaine et vétérinaire.

L'objectif du présent document, avant tout destiné aux étudiants des masters universitaires en biologie, aux classes préparatoires aux grandes écoles, aux étudiants en agronomie, médecine humaine et vétérinaire, pharmacie, aux chercheurs et aux enseignants, est de décrire les principaux phénomènes observés dans les systèmes microbiens digestifs pour comprendre leur fonctionnement.

L'ouvrage intègre les deux grandes composantes de l'écosystème, le biotope et la biocénose qui sont étroitement liés par un jeu d'interactions complexes. Le lecteur pourra donc relier la structure des communautés microbiennes (forcément) présentée sous forme descriptive et les conditions abiotiques de leur environnement lui-même dépendant de l'écologie et des habitudes alimentaires de l'hôte. Il pourra ensuite replacer, dans cette approche globale, les fonctions des micro-organismes intestinaux et leurs rôles dans la nutrition et la santé de l'Homme et de l'animal.

Au-delà des notions, données de base et informations qu'il apporte, nous formulons le vœu que cet ouvrage soit une source d'inspiration pour la poursuite des recherches en écologie microbienne et qu'il constitue un véritable outil pour ceux qui s'intéressent à la microbiologie, à l'écologie et à la nutrition. Cet outil sera également d'un intérêt évident pour tous ceux qui s'intéressent aux animaux, à l'environnement, à l'agriculture et au développement durable.

La littérature disponible relative à l'écologie des micro-organismes des systèmes digestifs est rassemblée dans quelques ouvrages de synthèse. La quasi-totalité est rédigée en langue anglaise. La nécessité pour les étudiants, les enseignants et les chercheurs français et des pays francophones de posséder un ouvrage écrit dans leur langue maternelle a été une des motivations majeures des auteurs.

Les auteurs remercient les éditions Tec & Doc (Lavoisier) pour l'intérêt qu'ils ont manifesté à ce projet d'ouvrage et la confiance qu'ils leur ont témoignée, ainsi que Monsieur Jean-Paul Larpent, professeur de microbiologie à l'université Blaise-Pascal, Clermont-Ferrand II.

Les auteurs remercient également la société Lallemand et notamment son directeur recherche et développement, monsieur Henri Durand, pour son soutien, ses encouragements et pour l'intérêt qu'il manifeste vis-à-vis de l'écologie microbienne.

Les auteurs expriment leur profonde reconnaissance à toutes celles et ceux, collègues français ou étrangers, qui leur ont fait découvrir et aimer l'écologie microbienne. Parmi ces personnes, monsieur Philippe Gouet, directeur de recherches honoraire INRA, qui a dirigé de 1970 à 1997 le laboratoire de microbiologie du centre INRA de Clermont-Ferrand/Theix, a certainement joué un rôle majeur. En effet, en nous accueillant l'un et l'autre dans son laboratoire, d'abord comme thésards puis plus tard comme chercheurs, il est en fait à l'origine de très nombreux concepts et travaux dont il est fait référence dans ce livre. D'une rigueur intellectuelle extrême et doué d'un large esprit d'ouverture prospectif, il a beaucoup contribué au développement de la gnotobiologie, discipline indispensable à l'étude des relations entre l'animal hôte et les micro-organismes de son tube digestif. Il a été également l'un des premiers à soutenir la mise en place de programmes de recherches visant à établir des bases scientifiques à l'utilisation des micro-organismes probiotiques en nutrition animale. Les recherches que les auteurs ont conduit dans son laboratoire ont toujours été des moments de bonheur intellectuel intense.

Les auteurs ne sauraient oublier les membres de leurs familles respectives qui ont patiemment accepté le sacrifice de plusieurs week-ends et de nombreuses soirées en s'effaçant devant les exigences de la rédaction et l'ingratitude des logiciens de bureaucratie. Cet ouvrage leur est entièrement dédié.

Table des matières

Avant-propos	III
Introduction	XVII

Chapitre 1

Écologie microbienne digestive et écologie générale, taxonomie et systèmes de classification des procaryotes, notion d'espèce	1
1. Écologie microbienne digestive et écologie générale	2
1.1. Écologie	2
1.2. Écosystème	3
1.3. Microflore autochtone et microflore allochtone	3
1.4. Habitat et niche écologique	4
1.5. Caractéristiques générales des écosystèmes et particularités des écosystèmes digestifs	4
1.5.1. Facteurs abiotiques	4
1.5.2. Les écosystèmes : des systèmes organisés et structurés. Hétérogénéité spatiale et variation temporelle	5
1.5.3. Succession des populations. Climax. Équilibre dynamique et perturbations. Stabilité et résilience	6
1.5.4. Structure fonctionnelle des écosystèmes : organisation trophique. Flux d'énergie. Production et productivité des écosystèmes	9
1.5.5. Interactions entre les espèces constituant la biocénose	11
1.6. La diversité et ses indices de mesure	12
1.6.1. Diversité et échantillonnage. Modèles d'abondance	13
1.6.2. Mesure de la diversité à l'aide d'indices	14
2. Taxonomie et systèmes de classification des Procaryotes.	
Notion d'espèce	18
2.1. Les systèmes de classification	18
2.1.1. La classification phénétique (ou phénotypique)	18
2.1.2. La taxonomie numérique ou adansionnienne	19

2.1.3. La classification phylogénétique ou phylétique	19
2.1.3.1. Contenu en G + C de l'ADN	20
2.1.3.2. Hybridations d'acides nucléiques	21
2.1.3.3. Séquençage de l'ARN 16S	21
2.1.4. La taxonomie polyphasique et le concept d'espèce chez les Procaryotes	23
2.2. Notions d'espèce moléculaire (<i>operational taxonomic unit</i>) et de phylotype	24
2.3. L'analyse phylogénétique	25
2.3.1. Principe	25
2.3.2. Les arbres phylogénétiques	25
2.4. Les divisions du monde vivant	27
Points clés	29
Références bibliographiques	29

Chapitre 2

Techniques d'étude de la microflore digestive	33
1. Collecte des échantillons digestifs	34
2. Dénombrements en microscopie et cytométrie en flux	35
2.1. Microscopie	35
2.2. Cytométrie en flux	35
3. Méthodes culturales	36
3.1. Cultures continues ou semi-continues simulant les écosystèmes naturels	36
3.2. Cultures de type batch : cultures mixtes et cultures pures	38
3.3. Isolement, culture et identification des micro-organismes de la flore digestive	39
3.3.1. Bactéries aérobies et anaérobies facultatives	39
3.3.2. Bactéries anaérobies strictes et Archaea	39
3.3.2.1. Techniques d'anaérobiose	39
3.3.2.2. Milieux de culture	41
4. Approches moléculaires complémentaires de la culture	42
5. Méthodes d'écologie moléculaire	42
5.1. Techniques d'hybridation	44
5.1.1. L'hybridation quantitative sur membrane ou hybridation en dot-blot	45
5.1.2. L'hybridation <i>in situ</i> ou FISH (<i>fluorescent in situ hybridization</i>)	47
5.1.3. L'hybridation suppressive soustractive (SSH)	48
5.1.4. Les puces ADN (biopuces ou <i>microarrays</i>)	49

5.2. Méthodes des empreintes génétiques et inventaires moléculaires	50
5.2.1. AFLP (<i>amplified fragment length polymorphism</i>)	50
5.2.2. ARDRA (<i>amplified rDNA restriction analysis</i>)	51
5.2.3. T-RFLP (<i>terminal restriction fragment length polymorphism</i>)	51
5.2.4. RISA (<i>ribosomal intergenic spacer analysis</i>)	52
5.2.5. DGGE (<i>denaturing gradient gel electrophoresis</i>), TTGE (<i>temporal temperature gel electrophoresis</i>), TGGE (<i>temperature gradient gel electrophoresis</i>)	52
5.2.6. SSCP (<i>single strand conformation polymorphism</i>)	54
5.2.7. SARST (<i>serial analysis of ribosomal sequence tags</i>)	55
5.2.8. Clonage-séquençage	55
5.3. Techniques de PCR quantitative	56
5.3.1. PCR compétitive	56
5.3.2. PCR en temps réel	56
5.4. Génomique et métagénomique. Protéomique	57
5.4.1. La métagénomique	57
5.4.2. La protéomique	57
5.5. Transcription réverse de l'ARN messager (RT-PCR)	58
6. Utilisation de biomarqueurs	58
7. Utilisation des isotopes stables ou techniques SIP (<i>stable isotope probing</i>)	60
7.1. DNA-SIP	60
7.2. RNA-SIP	61
8. Techniques d'isolement de cellules individuelles	61
8.1. Méthode d'encapsulation	61
8.2. Autres techniques : pinces optiques et micromanipulateurs	61
Points clés	62
Références bibliographiques	62

Chapitre 3

Les communautés microbiennes du tube digestif des Mammifères : diversité et structure	71
1. Les communautés microbiennes des écosystèmes digestifs : généralités	71
1.1. Les Procaryotes	71
1.1.1. Les Bactéries	71
1.1.2. Les Archaea	72
1.2. Les Eucaryotes	73
1.2.1. Les Champignons anaérobies	73
1.2.1.1. Classification et caractéristiques générales	73
1.2.1.2. Cycle de développement	73
1.2.1.3. Survie et transfert	74

1.2.2. Les moisissures	75
1.2.3. Les levures	75
1.2.4. Les Protozoaires	75
1.3. Les Virus	75
2. Caractéristiques générales du tractus gastro-intestinal et régime alimentaire de l'hôte ; localisation de la biocénose	75
2.1. Anatomie et régime alimentaire	75
2.2. Localisation générale de la biocénose dans le tube digestif	77
3. Les animaux et leur microflore digestive	79
3.1. Les Mammifères herbivores	79
3.1.1. Les Ruminants <i>stricto sensu</i>	81
3.1.1.1. Anatomie du tractus gastro-intestinal	81
3.1.1.2. Répartition longitudinale de la microflore	82
3.1.1.3. Particularités de la digestion	83
3.1.1.4. Diversité et structure des communautés procaryotiques	84
3.1.1.5. Diversité et structure de la communauté eucaryotique	89
3.1.1.6. Diversité et structure de la communauté virale ...	90
3.1.1.7. Répartition transversale de la microflore ruminale .	91
3.1.1.8. Structuration temporelle de l'écosystème ruminal .	93
3.1.2. Les Tylopodes (Camélidés)	95
3.1.3. Les Périssodactyles	95
3.1.3.1. Anatomie du système gastro-intestinal des Équidés	95
3.1.3.2. Répartition longitudinale de la microflore	96
3.1.3.3. Diversité et structure des communautés procaryotiques	97
3.1.3.4. Diversité et structure de la communauté eucaryotique	98
3.1.3.5. Diversité et structure de la communauté virale ...	98
3.1.3.6. Implantation de la microflore digestive chez le Poulain	98
3.1.4. Les Lagomorphes (Lapin, Lièvre)	99
3.1.4.1. Anatomie du système gastro-intestinal	99
3.1.4.2. Répartition longitudinale et transversale de la microflore	100
3.1.4.3. Diversité et structure des communautés procaryotiques	101
3.1.4.4. Diversité de la communauté eucaryotique	102
3.1.4.5. Développement de l'écosystème caecal du Lapereau	102

3.2. Les Mammifères carnivores	102
3.2.1. Carnivores terrestres	103
3.2.1.1. Anatomie du système gastro-intestinal	103
3.2.1.2. Diversité des microflores procaryotique et eucaryotique du Chien	103
3.2.2. Carnivores marins	103
3.2.2.1. Anatomie du tractus gastro-intestinal	103
3.2.2.2. Diversité des microflores procaryotique et eucaryotique de la Baleine	104
3.3. Les Mammifères omnivores	104
3.3.1. Anatomie du tractus gastro-intestinal et répartition de la microflore	104
3.3.2. Diversité et structure des communautés procaryotiques	106
3.3.2.1. Les Bactéries	106
3.3.2.2. Les Archaea	107
3.3.3. Diversité des communautés eucaryotique et virale	107
3.3.4. Développement de la flore digestive chez le Porcelet	108
3.4. Les Rongeurs	109
3.4.1. Diversité et structure des communautés procaryotiques	109
3.4.1.1. Les Bactéries	109
3.4.1.2. Les Archaea	110
3.4.2. Diversité de la communauté eucaryotique	110
3.5. Les Primates	110
3.5.1. Diversité et structure des communautés procaryotique et eucaryotique chez le Gorille.	110
3.5.2. L'Homme	110
3.5.2.1. Anatomie du tube digestif	110
3.5.2.2. Distribution longitudinale de la microflore	111
3.5.2.3. Distribution transversale	113
3.5.2.4. Diversité et structure des communautés procaryotiques	113
3.5.2.5. Diversité de la communauté eucaryotique	115
3.5.2.6. Diversité et structure de la communauté virale ...	115
3.5.2.7. Développement de la flore digestive chez l'enfant .	115
Points clés	117
Références bibliographiques	118

Chapitre 4

La microflore digestive des Insectes, Mollusques, Amphibiens, Reptiles, Poissons et Oiseaux : diversité et structure des communautés microbiennes	127
1. Les Insectes (hexapodes)	127
1.1. Régime alimentaire	127

1.2. Anatomie du tube digestif et distribution de la microflore	128
1.3. Les Termites	129
1.3.1. Diversité des Termites	129
1.3.2. Anatomie du tube digestif	130
1.3.3. Diversité et structure des communautés procaryotiques	132
1.3.3.1. Les Bactéries	132
1.3.3.2. Les Archaea	134
1.3.4. Diversité et structure de la communauté eucaryotique	134
1.4. Autres Insectes	135
1.4.1. Diversité et structure des communautés procaryotiques	135
1.4.1.1. Les Bactéries	135
1.4.1.2. Les Archaea	138
1.4.2. Diversité et structure de la communauté eucaryotique	138
1.4.2.1. Les levures	138
1.4.2.2. Les moisissures	138
2. Les Mollusques	138
3. Les Amphibiens et Reptiles	140
3.1. Les Amphibiens (Lessamphibières)	140
3.2. Les Reptiles	141
4. Les Poissons	142
4.1. Anatomie du tube digestif et localisation de la microflore	142
4.2. Diversité et structure de la communauté procaryotique	143
4.3. Diversité de la communauté eucaryotique	145
5. Les Oiseaux	145
5.1. Anatomie du tube digestif	145
5.2. Diversité et structure des communautés procaryotiques	147
5.2.1. Les Bactéries	147
5.2.2. Les Archaea	148
5.3. Diversité et structure de la communauté eucaryotique	148
5.4. Diversité et structure de la communauté virale	149
Points clés	149
Références bibliographiques	149

Chapitre 5

Niches écologiques potentielles des principales espèces microbiennes, capacités métaboliques	157
1. Les substrats disponibles pour la microflore	157
1.1. Les constituants des parois végétales	157
1.1.1. Les polysides	157
1.1.1.1. La cellulose	158

1.1.1.2. Les hémicelluloses	158
1.1.1.3. Les pectines	158
1.1.2. Les glycoprotéines riches en hydroxyproline	159
1.1.3. Les lignines et les composés phénoliques	159
1.2. Les constituants intracellulaires des végétaux	160
1.2.1. Les oses et osides	160
1.2.2. Les constituants azotés (protéines, acides aminés)	161
1.2.3. Les lipides et pigments	162
1.2.4. Les hétéropolyosides	162
1.2.4.1. Les phyto-œstrogènes	162
1.2.4.2. Les glucosinolates	162
1.2.4.3. Les tannins	163
1.2.4.4. Les saponines	163
1.2.4.5. Les acides organiques	163
1.3. L'amidon	164
1.4. Les cires	164
1.5. La chitine	165
1.6. Les constituants des produits carnés	165
1.7. Les constituants des produits laitiers	165
1.8. Les substrats d'origine endogène	166
2. Capacités métaboliques des principales espèces microbiennes cultivées	166
2.1. Les Procaryotes	166
2.1.1. Les Bactéries	166
2.1.1.1. Capacités métaboliques et fonctions potentielles des espèces bactériennes cultivées majeures du rumen	167
2.1.1.2. Capacités métaboliques et fonctions potentielles de quelques espèces bactériennes cultivées majeures dans le cæcum-côlon des Equidés	178
2.1.1.3. Capacités métaboliques et fonctions potentielles de quelques espèces bactériennes cultivées majeures du côlon humain	179
2.1.2. Les Archaea	183
2.2. Les Eucaryotes	184
2.2.1. Les Champignons anaérobies	184
2.2.1.1. Capacités métaboliques et niches écologiques potentielles	184
2.2.1.2. Activité mécanique	185
2.2.2. Les Protozoaires	185
2.3. Les Virus	187
Points clés	188
Références bibliographiques	188

Chapitre 6

Interactions entre l'hôte et sa microflore digestive	195
1. L'apport de la gnotobiologie dans la connaissance du rôle de la flore .	195
1.1. Sujets conventionnels ou holoxéniques	195
1.2. Animaux axéniques	196
1.3. Animaux gnotoxéniques	196
1.4. Animaux méroxéniques	197
1.5. Animaux néo-holoxéniques	197
1.6. Animaux « holoxéniques isolés » après la naissance, ou SPF (<i>specific pathogen free</i>)	197
1.7. Animaux défaunés	198
2. Rôles de la flore	198
2.1. Effets sur l'anatomie et le métabolisme de la muqueuse digestive ..	198
2.2. Stimulation de l'immunité intestinale	200
2.3. Rôle antimicrobien	202
2.4. Dégradation et fermentation des composés alimentaires	204
2.4.1. Digestion des polymères végétaux	204
2.4.1.1. Digestion des polyholosides pariétaux	204
2.4.1.2. Digestion de l'amidon	209
2.4.1.3. Principales voies biochimiques de fermentation des oses	210
2.4.2. Digestion des protéines	211
2.4.2.1. Chez les Ruminants	211
2.4.2.2. Chez l'Homme et l'animal monogastrique	212
2.4.2.3. Chez les Oiseaux	213
2.4.3. Digestion des lipides	213
2.4.3.1. Chez les Ruminants	213
2.4.3.2. Chez le monogastrique	214
2.4.4. Dégradation des constituants peu digestibles ou résistants aux attaques par les micro-organismes	214
2.4.5. Dégradation des substrats endogènes	215
2.4.6. Les métabolismes hydrogénéotrophes	215
2.4.6.1. La méthanogénèse	216
2.4.6.2. L'acétogénèse réductrice	216
2.4.6.3. La sulfatoréduction	216
2.4.6.4. Autres métabolismes	216
2.4.7. Bilan des fermentations selon les espèces animales. Contribution des fermentations intestinales à l'économie nutritionnelle et énergétique de l'hôte	217
2.4.7.1. Ruminant	217
2.4.7.2. Mammifères herbivores monogastriques	218
2.4.7.3. Porc	219
2.4.7.4. Homme	219

2.4.7.5. Poissons	220
2.4.7.6. Oiseaux	221
2.4.7.7. Insectes	222
2.4.7.8. Reptiles	222
2.4.7.9. Problèmes posés par les émissions de méthane d'origine animale	223
2.5. Autres effets nutritionnels de la flore digestive	224
2.5.1. Effet sur les xénobiotiques	224
2.5.2. Production de vitamines	224
2.5.3. Effet sur d'autres métabolites	224
2.5.4. Bioconversion ou neutralisation de molécules toxiques	225
2.5.5. Production de molécules toxiques	226
Points clés	226
Références bibliographiques	226

Chapitre 7

Facteurs influençant la structure de l'écosystème microbien du tube digestif	235
1. Facteurs abiotiques	235
1.1. Facteurs liés à l'hôte : sécrétions digestives	235
1.2. Facteurs génétiques	236
1.3. Facteurs alimentaires	236
1.3.1. Effets de régimes riches en amidon ou en fibres chez le Ruminant	236
1.3.2. Influence d'un régime riche en fibres ou en amidon sur la microflore digestive du Cheval	239
1.3.3. Impact d'une déficience en fibres alimentaires sur l'écosystème caecal du Lapin	240
1.3.4. Effets du régime alimentaire sur la microflore digestive du Porc	240
1.3.5. Effet du type d'allaitement sur la microflore digestive du nourrisson	240
1.3.6. Réponse de la microflore colique humaine à une supplémentation en flavonoïdes alimentaires	241
1.3.7. Biodégradation des phyto-œstrogènes du soja par la microflore colique humaine	241
1.3.8. Effets des prébiotiques	242
1.4. Facteurs physico-chimiques (pH, potentiel redox)	244
1.4.1. pH	244
1.4.2. Potentiel redox	245
1.5. Antibiotiques	246
1.5.1. Utilisation des antibiotiques chez les animaux d'élevage ...	246
1.5.2. Utilisation des antibiotiques en thérapeutique humaine et impact sur la microflore digestive	249

2. Facteurs biotiques	250
2.1. Facteurs liés à la physiologie des espèces bactériennes	250
2.1.1. Taux de croissance	250
2.1.2. Utilisation préférentielle de substrats	250
2.1.3. Affinité pour le substrat	251
2.1.4. Besoins énergétiques	252
2.1.5. Rendement énergétique	253
2.1.6. Résistance à l'acidité	253
2.1.7. Adhésion aux substrats	253
2.1.8. Résistance aux antibiotiques	253
2.1.9. Autres facteurs	254
2.2. Stratégies collectives : interactions entre espèces autochtones	255
2.2.1. Nutrition croisée ou complémentarité nutritionnelle	256
2.2.2. Production d'acide propionique	257
2.2.3. Transfert interspèces d'hydrogène	258
2.2.4. Compétition entre espèces hydrogénéotrophes	260
2.2.5. Prédation de Bactéries par les Protozoaires ciliés	262
2.2.6. Compétition entre bactéries cellulolytiques	263
2.2.7. Compétition entre Bactéries et Champignons	263
2.2.8. Production de bactériocines et quorum sensing	264
2.2.9. Quorum sensing chez les bactéries à Gram négatif	264
2.2.10. Interactions entre Protozoaires ciliés dans le rumen	265
2.3. Interactions entre espèces autochtones et micro-organismes allochtones : l'exemple des probiotiques.	265
Points clés	266
Références bibliographiques	266

Chapitre 8

Interactions entre espèces autochtones et micro-organismes allochtones : l'exemple des probiotiques	273
1. Définition des probiotiques	274
2. Site d'action des probiotiques et durée de vie dans le tube digestif	275
3. Effets des probiotiques chez les Ruminants et les herbivores monogastriques	275
4. Effets chez les monogastriques	281
4.1. Animal monogastrique	281
4.2. Homme	284
4.2.1. Effets sur l'implantation de la flore digestive chez le nouveau-né	284
4.2.2. Effets sur la microflore digestive de la personne âgée	285

4.2.3. Action sur les troubles gastro-intestinaux	285
4.2.3.1. Diarrées	285
4.2.3.2. Gastroentérites virales	286
4.2.3.3. Infections à <i>Helicobacter pylori</i>	286
4.2.4. Effet sur l'intolérance au lactose	287
4.2.5. Action immunomodulatrice dans les cas d'allergie et de maladies inflammatoires du tube digestif	288
4.2.6. Implication dans la prévention du cancer colorectal	289
4.2.7. Effet hypocholestérolémiant	289
4.2.8. Applications non intestinales	290
4.3. Probiotiques en aquaculture	290
5. Modes d'action	291
Points clés	293
Références bibliographiques	293
Index	301

Introduction

L'importance des micro-organismes dans la vie de l'Homme et des animaux a été pressentie pour la première fois par Pasteur qui les considérait même comme indispensables à la vie. C'est Metchnikoff, au début du xx^e siècle, qui, le premier, a consacré une part importante de ses travaux à l'étude de la microflore de l'Homme et des animaux et qui attira l'attention des microbiologistes sur la richesse en micro-organismes du tractus digestif et sur la diversité des microflores intestinales à travers le règne animal. Mais pendant plus d'un demi-siècle, cet aspect de l'écologie bactérienne est passé au second plan. La grande majorité des études n'a, en effet, été réalisée dans ce domaine qu'à partir de 1950. En raison des difficultés inhérentes à l'observation et à la culture des micro-organismes, surtout des anaérobies, la plupart des études ont été faites dans des buts appliqués et concernent surtout les animaux d'élevage présentant un intérêt économique (Ruminants, Porcs, Poulets), un intérêt pour le laboratoire (Rat, Souris) ou encore un intérêt écologique (Termite). L'émergence, à partir des années 1980, des méthodes moléculaires d'investigation du monde microbien, notamment de sa diversité, a conduit à une renaissance de l'écologie microbienne. Cette nouvelle technologie permet maintenant aux microbiologistes à la fois d'accélérer le rythme de description des écosystèmes intestinaux de nouvelles espèces animales présentant un intérêt pour l'environnement et de « revisiter », avec une plus grande pertinence, les écosystèmes déjà étudiés et seulement partiellement décrits.

L'appareil digestif représente un habitat très favorable au développement d'une flore abondante et variée en micro-organismes. Dans certains compartiments des appareils digestifs cohabitent en effet de 10 à 50 milliards de cellules bactériennes par millilitre, ce qui fait du contenu intestinal un des milieux les plus riches en organismes vivants qui soit connu. Environ 10^{14} cellules bactériennes habitent le tube digestif humain, chiffre dix fois supérieur au nombre total de cellules eucaryotes constituant le corps humain. Les bactéries vivantes représentent 1 à 3 % du volume du gros intestin d'un animal, chiffre qu'il faut décupler si l'on tient compte des cadavres bactériens.

Chez l'Homme, comme chez les animaux et en particulier chez les Mammifères, les contacts entre l'hôte, les aliments ingérés et les micro-organismes sont extrêmement étroits et prolongés, si bien que la communauté microbienne intestinale est parfois considérée elle-même comme un organe placé à l'intérieur d'un

autre organe. Les cellules microbiennes communiquent entre elles et avec celles de l'hôte. En se développant, cette flore exerce une action complexe. Celle-ci peut être indispensable et bénéfique en dégradant des aliments, notamment les polymères végétaux comme la cellulose, et en sécrétant des composés tels que des vitamines. L'hôte, Homme ou animal, bénéficie ainsi des métabolites terminaux des fermentations, tels que les acides gras à chaîne courte AGCC (ou acides gras volatils AGV) qui représentent pour lui une source énergétique importante voire essentielle comme chez les herbivores, mais aussi de l'effet de la flore intestinale sur le développement du système immunitaire et la lutte contre les micro-organismes pathogènes. La flore digestive peut aussi être néfaste en privant l'hôte de composés dont il a besoin ou en sécrétant des composés toxiques. La flore intestinale contribue ainsi au maintien de l'équilibre physiologique normal de l'animal et de l'Homme. Des changements dans sa composition, dans l'équilibre des populations microbiennes et dans sa distribution dans le tube digestif sont fréquemment associés à des troubles digestifs pathologiques.

L'action de la microflore est fonction de sa nature et de son développement, eux-mêmes liés aux diverses conditions du milieu qui lui sont offertes (anatomie et physiologie du tube digestif, vitesse de transit des aliments dans les différentes parties du tractus gastro-intestinal, régime alimentaire et sécrétions digestives). Le « microbiome » intestinal, qui peut posséder un nombre de gènes cent fois plus élevé que le génome humain, apporte ainsi à l'hôte grâce à cette symbiose des fonctions que l'évolution n'a pas conservées chez les organismes supérieurs et qui sont propres aux micro-organismes.

Ainsi, entre l'Homme ou l'animal hôte et les différentes espèces microbiennes qu'il héberge, s'établissent de multiples interactions. L'ensemble de celles-ci fait du système hôte-microflore un système biologique en équilibre constituant un écosystème.

L'objectif de l'écologue microbien est de décrire les différentes espèces microbiennes qui peuplent le tube digestif. C'est aussi de les quantifier, d'appréhender leurs rôles respectifs et de préciser leurs relations ainsi que leurs interactions avec l'hôte. L'étude de ces divers aspects, indispensable si on veut disposer à terme des moyens nécessaires pour optimiser le fonctionnement de ces écosystèmes dans le sens le plus favorable possible pour l'Homme, les animaux et l'environnement, exige une méthodologie appropriée.

L'amélioration des connaissances du fonctionnement des écosystèmes digestifs est ainsi étroitement dépendante de l'évolution des techniques et des méthodes permettant d'explorer l'extrême diversité et la grande complexité du monde microbien. À cet égard, le développement de la gnotobiologie au cours des années 1960-80, celui plus récent des techniques d'écologie moléculaire fondées sur la comparaison des séquences d'acides nucléiques (ARN ribosomique) des différentes espèces microbiennes ont permis de faire progresser de manière considérable notre vision de la diversité microbienne intestinale, spécifique et fonctionnelle, jusqu'ici insoupçonnée.

Les travaux réalisés à ce jour en écologie digestive montrent combien les interactions hôte-micro-organismes sont nombreuses, variées et complexes. Chacune d'elles contribue à l'établissement et au maintien de l'équilibre hôte-

microflore indispensable à la bonne santé de l'Homme et de l'animal et par conséquent à sa vie.

L'objectif de cet ouvrage est de décrire :

- la méthodologie utilisée en écologie microbienne ;
- la structure spatiale et temporelle des écosystèmes digestifs en relation avec l'anatomie du tube digestif, le régime alimentaire et l'écologie de l'hôte ;
- la structure (abondance, diversité spécifique et fonctionnelle) des principales communautés microbiennes rencontrées dans les systèmes gastro-intestinaux humain et animaux. Les animaux pris en exemple sont plus particulièrement ceux présentant un intérêt économique ou expérimental. À l'exception des Termites, les données relatives à la microflore des animaux sauvages sont en effet encore extrêmement limitées, et surtout trop partielles pour en faire une synthèse exhaustive et tirer des conclusions pertinentes ;
- le rôle et les fonctions de la flore intestinale dans la vie de l'hôte ;
- les facteurs écologiques qui gouvernent l'équilibre, la dynamique, l'activité et le métabolisme des principales populations ou communautés microbiennes dans le tube digestif ;
- l'effet de micro-organismes allochtones, tels que les probiotiques, utilisés en nutrition pour optimiser les fonctions microbiennes intestinales.

Auparavant un premier chapitre rappellera quelques notions et définitions essentielles d'écologie générale mais qui s'appliquent tout naturellement à l'écologie microbienne digestive.

Les écosystèmes digestifs

Les connaissances sur l'écologie des systèmes digestifs ont considérablement évolué au cours des deux dernières décennies. L'émergence de nouvelles méthodes moléculaires d'investigation a permis aux microbiologistes non seulement de " revisiter " les écosystèmes intestinaux déjà étudiés mais aussi d'accélérer le rythme de description des écosystèmes de nombreuses espèces animales présentant un intérêt pour l'alimentation et la nutrition de l'Homme et pour l'environnement.

Cet ouvrage a donc pour objet d'expliquer le fonctionnement des principaux phénomènes observés dans les systèmes microbiens digestifs. Il est à ce jour le livre le plus complet relevant de cette discipline, passant en revue la structure des principales communautés microbiennes chez l'homme et les animaux : ruminants, porcs, volailles, rat, souris, insectes, etc. Il tire par ailleurs son originalité d'un contenu qui intègre les deux grandes composantes de l'écosystème, le biotope et la biocénose.

Les écosystèmes digestifs s'adresse aux étudiants en licences et masters de biologie comme en classe préparatoire aux grandes écoles. Il sera également d'un usage précieux pour les agronomes, médecins, vétérinaires, pharmaciens et chercheurs en microbiologie.

Gérard Fonty est directeur de recherches au CNRS et travaille au sein du laboratoire de biologie des protistes, UMR CNRS 6023, université Blaise-Pascal de Clermont-Ferrand.

Frédérique Chaucheyras-Durand est chargée de recherches au sein du département nutrition animale de la société Lallemand et travaille en étroite collaboration avec l'unité de microbiologie de l'INRA au centre de Clermont-Ferrand/Theix.

978-2-7430-0989-2



9 782743 009892