

géométriques de sa surface par une carte de répartition des microfacettes. La texture reste admissible, mais les calculs sont bien moins longs. En revanche, lorsque la position de la caméra change et que la statue passe au premier plan, l'utilisation d'une carte des irrégularités s'impose (voir l'encadré ci-contre).

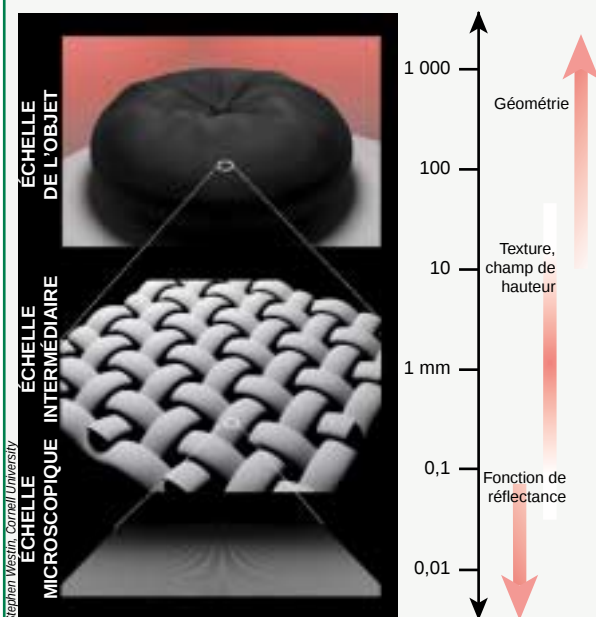
Nouveaux modèles, nouveaux rendus

La mise au point de modèles de matériaux pour l'infographie commence seulement, mais certaines questions fondamentales sur leurs limites se posent déjà. La physique décrit encore assez mal l'apparence des matériaux. La corrosion des métaux, par exemple, est très étudiée en raison de son intérêt scientifique et de son évidente importance pratique, mais les chercheurs n'en comprennent qu'imparfaitement les mécanismes. De surcroît, toutes les applications ne requièrent pas le même degré de précision du modèle. Par exemple, au cinéma, les objets doivent seulement donner l'illusion de la réalité ; peu importe que les algorithmes utilisés pour obtenir cet aspect correspondent ou non aux phénomènes physiques réels. En revanche, dans certaines applications scientifiques et techniques, l'exactitude physique est capitale. Ainsi, le modèle de peau que nous avons présenté illustre les compromis à réaliser et leurs contraintes : il convient pour de nombreuses applications, mais il ne tient pas compte des follicules pileux, des pores et des glandes sébacées, de sorte qu'il intéresse peu les dermatologues ou les biologistes.

La création de modèles de matériaux fondés sur les lois physiques et l'élucidation de leur vieillissement sont des chantiers importants en infographie. Les spécialistes cherchent une gamme plus variée de modèles de matériaux et de mécanismes qui modifient leur apparence. Le projet à long terme est la création des palettes de matériaux qu'un large public pourrait utiliser, de la même manière qu'il a aujourd'hui accès aux bibliothèques d'images. À mesure que les physiciens percent les mystères de la structure des matériaux, de nouveaux modèles informatiques apparaîtront, et les applications techniques et artistiques fleuriront. Dans la conception automobile, on pourra ainsi étudier de nombreux revêtements en les appliquant à

Différents niveaux de détail

Pour créer une seule image, les systèmes infographiques doivent parfois traiter des millions de formes géométriques et calculer des millions de fonctions de réflectance. L'utilisation de modèles de matériaux doit se faire astucieusement, sans quoi le nombre de calculs est rédhibitoire. Par exemple, on peut calculer la réflectance, ou en chercher des valeurs approchées, lors d'une phase préparatoire, et garder les résultats en mémoire pour le calcul du rendu proprement dit.



Le meilleur modèle d'une surface, ici celle d'un coussin, dépend du niveau de détail nécessaire.

sera représentée par de fines variations de l'ombrage et par l'ajout éventuel d'ombres portées. Pour des prises de vues lointaines, une description par des microfacettes est suffisante.

La détermination automatique des représentations adéquates des surfaces et des matériaux selon la distance de la caméra est un domaine de recherche actif en infographie. Comment obtenir un programme informatique qui trouve automatiquement le bon niveau de détail ? Aujourd'hui, ces scènes où l'on peut se déplacer à différentes échelles sont très complexes : elles contiennent des dizaines de millions de surfaces, de sorte que, pour l'efficacité du calcul, les approximations sont cruciales.

Une autre technique consiste à introduire une hiérarchie d'échelles et à utiliser la bonne échelle selon les circonstances. Lorsqu'une caméra s'approche d'un objet, les détails à sa surface doivent être modélisés correctement. Lorsque la caméra recule, les détails les plus fins deviennent inutiles. Par exemple, une surface rugueuse est habituellement représentée par un champ de hauteur. Pour les vues proches, ces irrégularités sont effectivement représentées par des déplacements de la surface. Pour des vues à des distances intermédiaires, seule une moyenne de la surface sera utile, et la rugosité

des voitures virtuelles, afin de connaître la structure, l'apparence et les performances des revêtements sur la durée de vie du véhicule. Les architectes et les conservateurs simuleront la durabilité à long terme des matériaux, et ils étudieront l'efficacité des différentes

méthodes de préservation. Enfin, les modèles informatiques de matériaux aideront même les stylistes à créer des apparences entièrement nouvelles, qui ne se contenteront plus d'imiter la nature, mais embelliront le monde où nous vivons.

Julie DORSEY travaille au Laboratoire d'informatique de l'Institut de technologie du Massachusetts (MIT). Pat HANRAHAN enseigne au département d'informatique et de génie électrique de l'Université de Stanford.

Pat HANRAHAN et Wolfgang KRUEGER, *Reflection from Layered Surfaces Due to Subsurface Scattering*, in *Proceedings of SIGGRAPH 93*, ACM, 1993.

Julie DORSEY et Pat HANRAHAN, *Modeling and Rendering of Metallic Patinas*, in *Proceedings of SIGGRAPH 96*, ACM, 1996. *Texturing and Modeling*, deuxième édition, sous la direction de D.S. Ebert et al., Morgan Kaufmann Publishers, 1998.

Julie DORSEY, Alan EDELMAN, Henrik JENSEN, Justin LEGAKIS et Hans PEDERSEN, *Modeling and Rendering of Weathered Stone*, in *Proceedings of SIGGRAPH 99*, ACM, 1999.

L'arbre du vivant : un buisson foisonnant

FORD DOOLITTLE

Depuis une dizaine d'années, les biologistes étudient l'apparition des formes de vie et cherchent un arbre généalogique des espèces vivantes.

Ayant exploré les racines de cet arbre, ils découvrent que les divers gènes racontent des histoires évolutives différentes.

Il y a plus d'un siècle, Charles Darwin supposa que les nombreuses espèces vivantes descendaient d'espèces moins nombreuses, qui descendaient elles-mêmes d'espèces encore moins nombreuses, et ainsi de suite jusqu'au moment où la vie est apparue sur la Terre. Les relations de parenté semblaient se représenter par un arbre généalogique des espèces : l'arbre du vivant.

Cette idée, longtemps controversée, est largement admise depuis dix ans, et la plupart des biologistes considèrent que l'on connaît bien les grandes lignes de l'arbre du vivant, construit à partir d'un ancêtre commun, la première cellule, qui apparut il y a 3,5 à 3,8 milliards d'années.

Aujourd'hui, à la surprise générale, de nouvelles découvertes montrent que les racines de l'arbre ne sont pas telles qu'on croyait. Il y a plus de richesse biologique à la base de l'arbre que ne le laissait supposer la simplicité des micro-organismes.

La construction de l'arbre

Il y a 35 ans, les biologistes manquaient de données pour construire l'arbre du vivant. Depuis Aristote, ils ne déterminaient le degré de parenté entre espèces qu'en comparant leur anatomie et leur physiologie. Cette méthode était relativement efficace pour les organismes complexes. Par exemple, elle a montré que les hominidés avaient un ancêtre commun avec les grands singes, qui avait lui-même un ancêtre com-

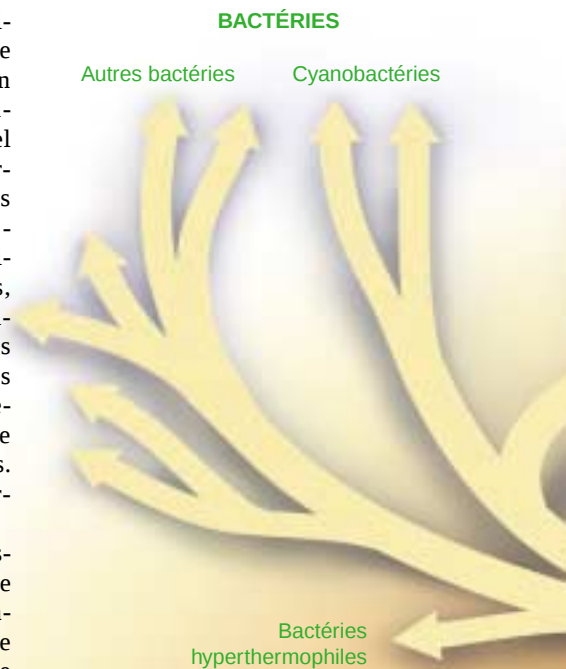
mun avec les autres singes, qui avait lui-même un ancêtre commun avec les prosimiens, etc.

Cependant, cette méthode n'était pas applicable aux micro-organismes unicellulaires. Les biologistes étaient d'autant plus contrariés que les micro-organismes avaient été les seuls habitants de la Terre pendant la première moitié, sinon les deux tiers, de son histoire. Comment les micro-organismes avaient-ils évolué? Dans quel ordre les structures internes et les particularités métaboliques des cellules étaient-elles apparues? Entre l'apparition du premier organisme unicellulaire et celle des champignons, des plantes ou des animaux pluricellulaires, les cellules sont devenues plus grosses et plus complexes : elles ont acquis un noyau et un cytosquelette (une structure interne), ainsi que la faculté d'absorber d'autres cellules. Quand ces innovations sont-elles survenues?

Au milieu des années 1960, à l'Institut de technologie de Californie, Emile Zuckerkandl et Linus Pauling inventèrent une méthode révolutionnaire pour établir les liens de parenté entre les espèces de micro-organismes : au lieu d'examiner l'anatomie ou la physiologie, ils proposèrent de comparer l'ordre des sous-unités qui constituent les gènes ou les protéines.

Cette méthode de «phylogénie moléculaire» s'est rapidement imposée. Un gène, c'est-à-dire un segment d'ADN composé d'une succession de nucléotides, code une protéine, c'est-

à-dire une molécule composée d'une succession d'acides aminés. Toutefois, les gènes mutent régulièrement : ils subissent des modifications de leur séquence qui changent parfois la protéine codée. Les mutations anodines



1. L'ARBRE DU VIVANT qui était admis naguère partait d'un ancêtre commun, une petite cellule sans noyau qui aurait engendré deux groupes procaryotes (sans noyau) : les bactéries et les archéobactéries. Ces dernières auraient elles-mêmes engendré les eucaryotes (dotés d'un noyau et d'une structure complexe). Puis les eucaryotes auraient absorbé des bactéries productrices d'énergie, qui seraient devenues des mitochondries ou des chloroplastes (chez les plantes).

ou porteuses d'améliorations s'accumulent progressivement. Ainsi, chez deux espèces qui descendent d'un même ancêtre, les séquences des gènes qu'elles partagent diffèrent de plus en plus. En dénombrant toutes les différences, on reconstitue l'arbre des espèces vivantes.

Il y a 35 ans, les biologistes identifiaient difficilement l'ordre des acides aminés dans les protéines, et ils ne savaient pas séquencer les gènes. Toutefois, à la fin des années 1960 et au début des années 1970, les séquençages de protéines démontrèrent l'intérêt de la phylogénie moléculaire, en confirmant, puis en complétant l'arbre de plusieurs groupes, tels les vertébrés. Ils établirent également les liens de parenté entre certaines bactéries, montrant notamment que celles qui produisent de l'oxygène par photosynthèse (les cyanobactéries) forment un groupe particulier.

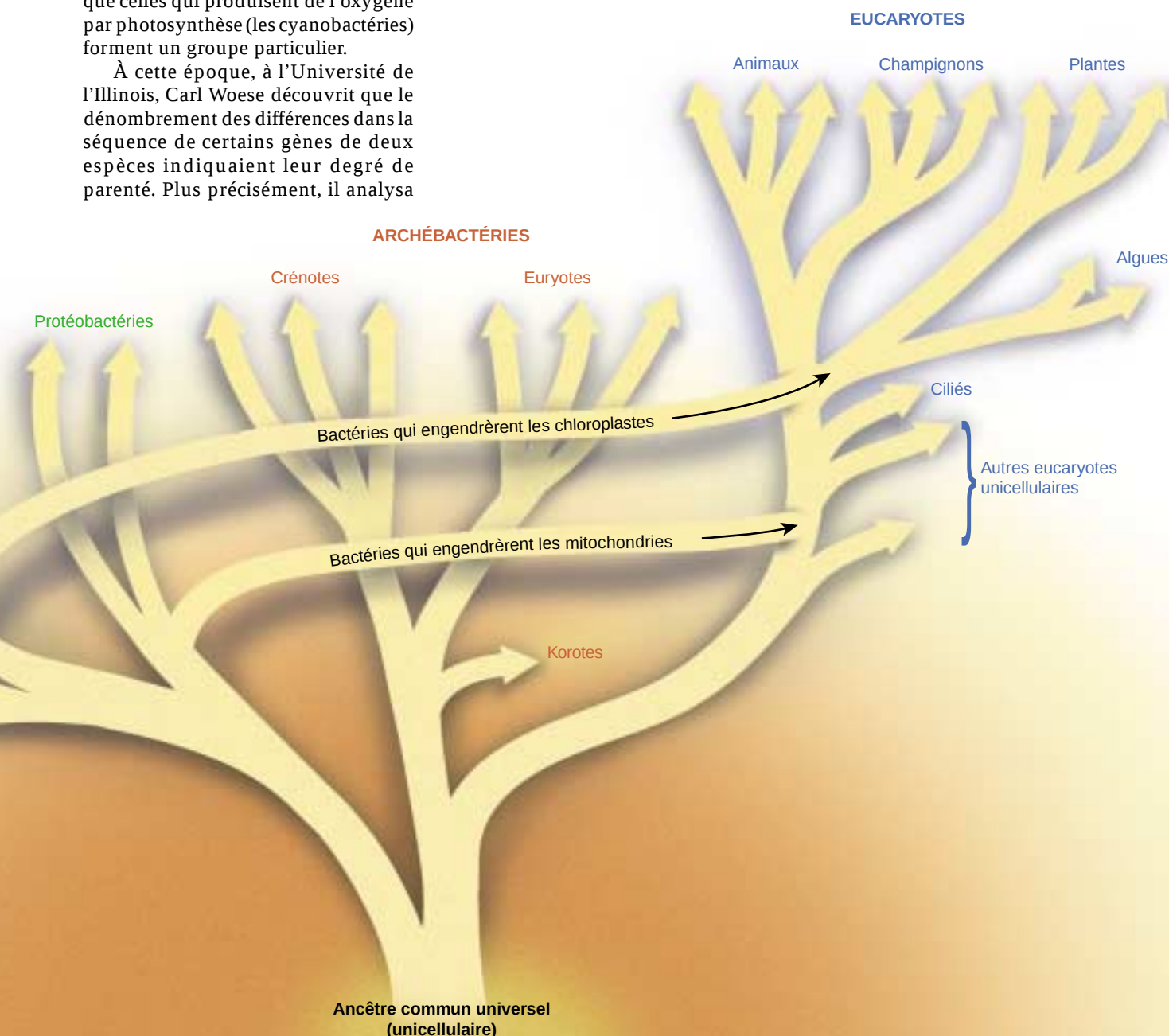
À cette époque, à l'Université de l'Illinois, Carl Woese découvrit que le dénombrement des différences dans la séquence de certains gènes de deux espèces indiquaient leur degré de parenté. Plus précisément, il analysa

l'ARN de la petite sous-unité ribosomale. Les ribosomes sont des organites intracellulaires qui fabriquent les protéines des cellules. Ces «usines» à protéines sont composées de deux parties, ou sous-unités, qui sont constituées chacune de protéines et d'ARN (des enchaînements de nucléotides, comme l'ADN). Au fil de l'évolution, les ribosomes sont devenus indispensables au fonctionnement des cellules. Selon C. Woese, l'ARN ribosomal (ou les gènes qui codent cet ARN) était un bon «chronomètre moléculaire universel».

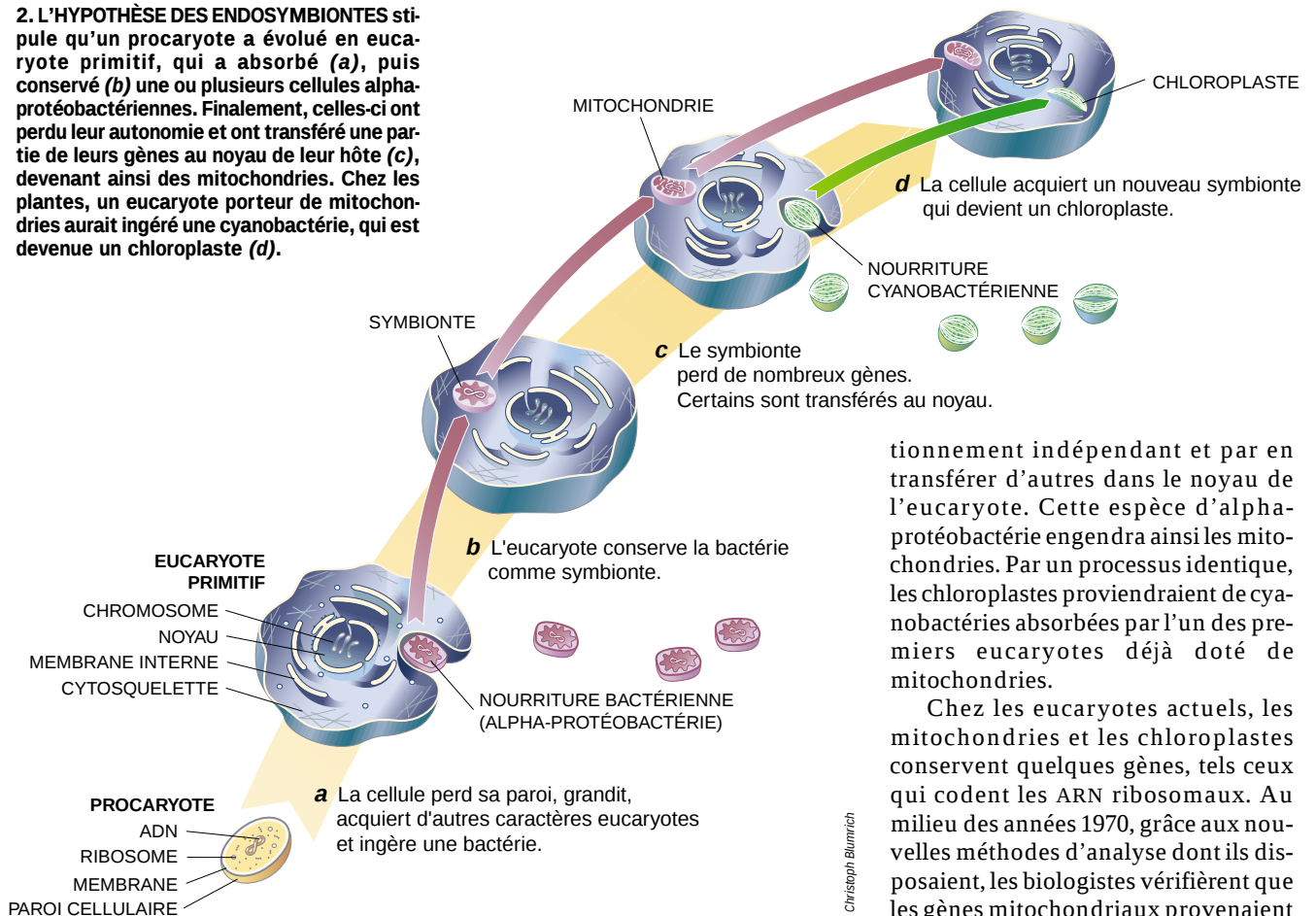
Toutefois, l'analyse des séquences d'ARN ribosomal était initialement si fastidieuse que C. Woese dut attendre la fin des années 1970 pour avoir assez de résultats et pouvoir en tirer des conclusions. Depuis, la phy-

logénie des organismes, des micro-organismes unicellulaires aux espèces pluricellulaires complexes, a beaucoup progressé grâce au séquençage des gènes d'ARN ribosomal. À la fin des années 1980, l'accumulation des résultats a rallié la plupart des biologistes au modèle de l'arbre du vivant. Aujourd'hui, on connaît les séquences d'ARN ribosomal de plusieurs milliers d'espèces.

Les analyses de l'ARN ribosomal confirmèrent d'abord certaines idées qui faisaient déjà l'objet d'un large consensus. Cependant, elles réservaient aussi des surprises. Dans les années 1960, la microscopie avait confirmé que la structure des cellules partageait les êtres vivants en deux groupes : les eucaryotes et les procaryotes. D'une part,



2. L'HYPOTHÈSE DES ENDOSYMBIOTES stipule qu'un procaryote a évolué en eucaryote primitif, qui a absorbé (a), puis conservé (b) une ou plusieurs cellules alpha-protéobactériennes. Finalement, celles-ci ont perdu leur autonomie et ont transféré une partie de leurs gènes au noyau de leur hôte (c), devenant ainsi des mitochondries. Chez les plantes, un eucaryote porteur de mitochondries aurait ingéré une cyanobactérie, qui est devenue un chloroplaste (d).



les cellules eucaryotes (animaux, plantes, champignons et certaines formes de vie unicellulaire) ont un noyau qui contient les chromosomes et qui est limité par une membrane ; elles ont aussi un cytosquelette, un réseau complexe de membranes internes (le réticulum endoplasmique) et, souvent, des mitochondries, qui assurent l'équivalent de la respiration, c'est-à-dire qui utilisent l'oxygène pour récupérer l'énergie stockée dans les substances nutritives sous forme chimique. Les cellules d'algues et de plantes supérieures contiennent aussi des chloroplastes, qui effectuent la photosynthèse. D'autre part, les procaryotes semblaient naguère être confondus avec les bactéries. Ces cellules, plus petites et plus simples, sont dépourvues de noyau, mais entourées d'une membrane et, souvent, d'une paroi rigide.

Les premiers résultats de C. Woese corroborèrent la distinction entre procaryotes et eucaryotes : les ARN ribosomaux des divers procaryotes se ressemblaient plus qu'ils ne ressemblaient à ceux des eucaryotes. Ces études conduisirent même à l'un des plus beaux résultats de la biologie de

l'évolution : l'hypothèse des «endosymbiotes», qui explique comment les mitochondries et les chloroplastes sont apparus dans les eucaryotes (voir *La naissance des cellules complexes*, par Christian de Duve, *Pour la Science*, juin 1996). Selon cette théorie, une cellule procaryote anaérobie (incapable d'utiliser l'oxygène comme source d'énergie) perdit sa paroi rigide ; la membrane, plus flexible, se développa et se replia sur elle-même, ce qui forma le noyau et d'autres organites. À ce stade de sa transformation en eucaryote, cette cellule acquit la faculté d'absorber des procaryotes, au lieu de se limiter aux petites molécules environnantes.

L'un des descendants de cet eucaryote primitif absorba une bactérie qui tirait son énergie de la respiration, c'est-à-dire une protéobactérie. Celle-ci appartenait au groupe des alpha-protéobactéries (une sous-division des protéobactéries). Au lieu de digérer cette alpha-protéobactérie, il la conserva, en tant qu'endosymbionte : il l'abrita, puisqu'elle lui fournissait de l'énergie en respirant. Ce type d'endosymbionte finit par perdre certains de ses gènes qui assuraient auparavant son fonc-

tionnement indépendant et par en transférer d'autres dans le noyau de l'eucaryote. Cette espèce d'alpha-protéobactérie engendra ainsi les mitochondries. Par un processus identique, les chloroplastes proviendraient de cyanobactéries absorbées par l'un des premiers eucaryotes déjà doté de mitochondries.

Chez les eucaryotes actuels, les mitochondries et les chloroplastes conservent quelques gènes, tels ceux qui codent les ARN ribosomaux. Au milieu des années 1970, grâce aux nouvelles méthodes d'analyse dont ils disposaient, les biologistes vérifièrent que les gènes mitochondriaux provenaient effectivement des alpha-protéobactéries et les gènes chloroplastiques des cyanobactéries, conformément à l'hypothèse des endosymbiotes.

La fin d'une controverse

La surprise vint d'une découverte que C. Woese annonça à la fin des années 1970 : le monde vivant ne se divisait pas en deux groupes (les bactéries et les eucaryotes), mais en trois. Certains procaryotes, considérés comme des bactéries à cause de leur ressemblance physique avec elles, avaient une constitution bien différente. Ils semblaient même appartenir à un groupe qui se serait séparé depuis très longtemps des autres procaryotes. Les biologistes avaient déjà remarqué le comportement inhabituel de certains procaryotes (par exemple, les environnements extrêmes les attirent), mais personne n'avait encore contesté leur statut de bactérie. D'après C. Woese, ces procaryotes formaient un troisième groupe primitif, les archéobactéries, aussi différentes des bactéries que les bactéries l'étaient des eucaryotes.

Tout d'abord, cette découverte fut largement contestée. Puis la plupart des scientifiques se rallièrent à la nouvelle

théorie, car la structure de certaines molécules d'archéobactéries diffèrait de celle des molécules de bactéries et d'eucaryotes correspondantes. Par exemple, les lipides des membranes cellulaires d'archéobactéries et de bactéries n'ont pas les mêmes liaisons chimiques.

De même, les protéines des archéobactéries diffèrent des protéines correspondantes des bactéries, pour plusieurs processus fondamentaux, telles la transcription et la traduction. Pour fabriquer une protéine, la cellule copie (elle «transcrit») le gène qui code cette protéine sous la forme d'un brin d'ARN messager. Puis les ribosomes lisent l'ARN messager et assemblent la protéine, acide aminé par acide aminé (c'est la «traduction»). L'enzyme nommée ARN polymérase, qui transcrit les gènes dans les archéobactéries, ressemble davantage à la molécule correspondante des eucaryotes qu'à celle des bactéries, sur le plan de la complexité et de la nature de ses interactions avec l'ADN. De surcroît, les protéines qui traduisent les ARN messagers dans les ribosomes des archéobactéries sont également plus proches de celles des eucaryotes que de celles des bactéries.

Une fois l'existence des trois groupes reconnue, les biologistes se demandèrent si l'ancêtre de la première cellule eucaryote était une bactérie ou une archéobactérie. Ils conclurent, d'après la ressemblance de leurs systèmes de transcription et de traduction, que l'ancêtre des eucaryotes était une archéobactérie.

En 1989, cette affirmation fut validée par Peter Gogarten et ses collègues de l'Université du Connecticut, et par Takashi Miyata et ses collègues de l'Université de Kyushu. Pour mieux «enraciner» l'arbre du vivant, ces deux

groupes analysèrent des gènes qui codaient d'autres composants cellulaires que les ribosomes. Pour des raisons techniques, l'ARN ribosomal indique le degré de parenté entre deux organismes, mais il ne révèle pas lequel est le plus ancien. D'après les séquences d'ADN codant deux protéines cellulaires importantes, l'ancêtre commun universel a engendré les bactéries et les archéobactéries, qui ont elles-mêmes engendré les eucaryotes.

Depuis 1989, de nombreuses études ont confirmé ce résultat. Au cours des cinq dernières années, les biologistes ont séquencé le génome (l'ensemble des gènes) d'une demi-douzaine d'archéobactéries et de plus de 15 bactéries. Leur comparaison confirme que beaucoup de gènes d'archéobactéries utiles à la transcription et à la traduction ressemblent à ceux des eucaryotes : ces processus se déroulent de façon similaire chez les deux groupes. De plus, bien que les archéobactéries n'aient pas de noyau, leurs chromosomes ressemblent à ceux des eucaryotes : l'ADN s'enroule autour de protéines, nommées histones, et les chromosomes adoptent parfois une structure en «chapelet». La plupart des protéines qui assurent la réplication des chromosomes des archéobactéries se retrouvent sous une forme ou sous une autre chez les eucaryotes, mais pas chez les bactéries.

L'arbre du vivant qui s'imposa ces dernières années fut construit à partir de tous ces résultats. Les organismes vivants se sont d'abord scindés en deux groupes, les bactéries et les archéobactéries qui ont engendré les eucaryotes. Ultérieurement,

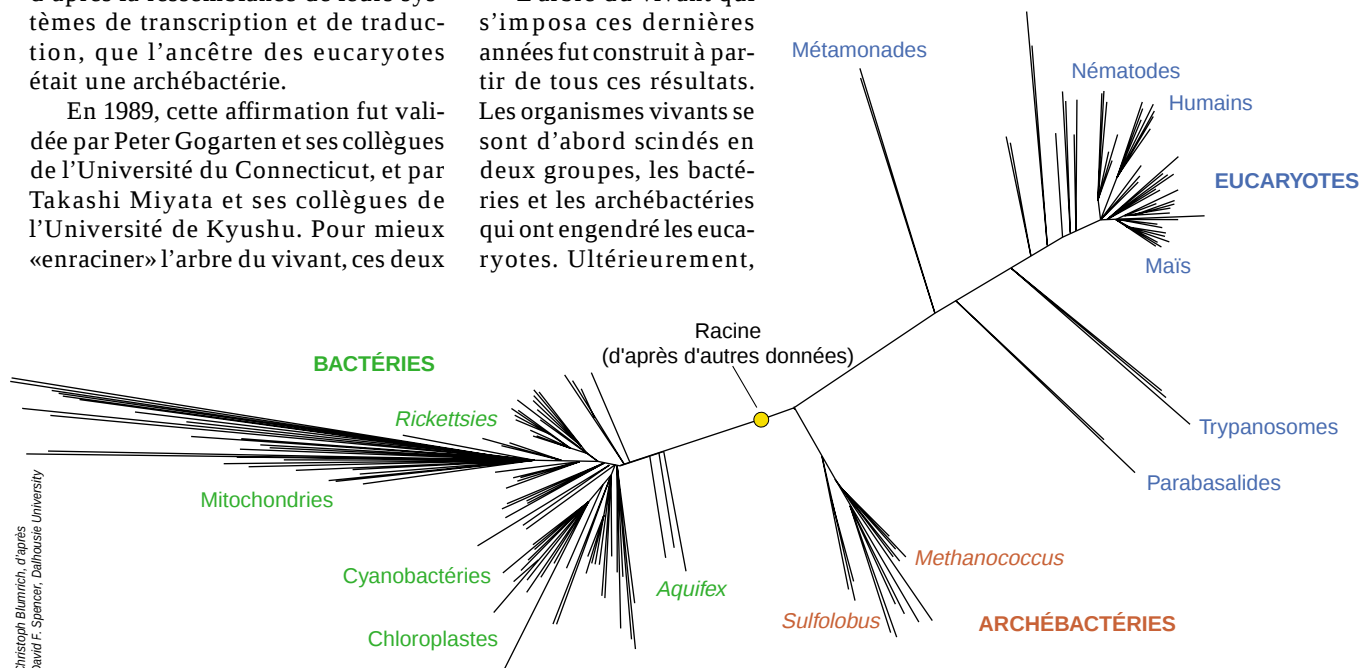
les eucaryotes ont absorbé deux types de bactéries : une alpha-protéobactérie qui engendra les mitochondries, et une cyanobactérie qui engendra les chloroplastes.

Les doutes resurgissent

Toutefois, le séquençage de génomes de plus en plus nombreux a donné des résultats qui contredisent cette théorie. Notamment, les seuls gènes bactériens des eucaryotes auraient dû venir des mitochondries, des chloroplastes ou de leurs précurseurs alpha-protéobactériens et cyanobactériens. En outre, les gènes de ces précurseurs auraient dû intervenir dans la respiration ou dans la photosynthèse, mais pas dans des processus cellulaires déjà commandés par des gènes hérités des archéobactéries.

Ce n'est pas ce que les biologistes ont observé : les gènes nucléaires d'eucaryotes sont souvent d'origine bactérienne, et pas seulement archéobactérienne. Ces gènes n'interviennent pas toujours dans la respiration ou dans la photosynthèse. Beaucoup codent des protéines qui assurent des fonctions aussi essentielles à la survie des cellules que la transcription et la traduction.

D'après l'arbre du vivant, les gènes bactériens auraient migré vers les eucaryotes, mais pas vers les archéobactéries. Or, celles-ci semblent avoir des



3. LES SÉQUENCES D'ARN RIBOSOMAL de près de 600 espèces définissent les relations de parentés entre elles. Chaque trait de ce schéma représente l'ARN ribosomal d'une espèce ou d'un groupe. Certains ARN ribosomaux sont codés par des gènes nucléaires, mais d'autres le sont par des gènes mitochondriaux ou chloroplastes.

tiques. Les branches mitochondriales sont longues, car les gènes correspondant évoluent rapidement. Les arbres construits par comparaison des ARN ribosomaux n'ont pas de racine. À partir d'autres types de gènes, on situe la racine au point jaune, qui correspond à la partie inférieure de l'arbre de la figure 1.

gènes d'origine bactérienne. Par exemple, *Archaeoglobus fulgidus* possède des caractères typiques d'une archéobactérie, notamment les lipides de sa membrane cellulaire et sa machinerie de transcription et de traduction. Toutefois, c'est une forme bactérienne de l'enzyme HMGCoA réductase qui synthétise ses lipides membranaires. De surcroît, *Archaeoglobus fulgidus* capte son énergie et ses nutriments dans les nappes de pétrole sous-marines où elle vit, grâce à des gènes bactériens.

Comment résoudre le dilemme? En supposant que l'évolution ne se décrit pas par un arbre aussi simple que Darwin le supposait. Bien qu'elle s'effectue le plus souvent par un transfert «vertical» des gènes, de génération en génération, l'évolution des cellules résulterait aussi de transferts «horizontaux», de gènes isolés ou de séries de gènes se transmettant d'espèce à espèce.

Ces transferts horizontaux expliqueraient comment les eucaryotes, qui descendent des archéobactéries, ont reçu tant de gènes bactériens qui interviennent dans leur métabolisme : les eucaryotes auraient absorbé des gènes de bactéries et conservé ceux qui leur étaient utiles. De la même manière, diverses archéobactéries auraient acquis des gènes de bactéries et inversement.

Quelques théoriciens de la phylogénie moléculaire, dont Mitchell Sogin, du Laboratoire de biologie marine de Woods Hole, et Russell Doolittle, de l'Université de San Diego, ont également évoqué le transfert horizontal de

certains gènes pour expliquer un mystère ancien : pourquoi de nombreux gènes eucaryotes ne ressemblent-ils à aucun gène archéobactérien ou bactérien? Notamment, les gènes de deux caractères typiquement eucaryotes, le cytosquelette et le réticulum endoplasmique (un système de membranes internes) semblent venus de nulle part... M. Sogin et R. Doolittle supposent que ces gènes proviennent d'un quatrième groupe d'organismes, aujourd'hui disparus, dont les gènes auraient intégré le noyau des eucaryotes lors de transferts horizontaux.

En fait, le transfert horizontal n'est pas un mécanisme insolite : les microbiologistes connaissent l'existence de transferts horizontaux chez les bactéries depuis longtemps. C'est ainsi que les bactéries pathogènes se transmettent leur résistance à un antibiotique. Toutefois, peu de biologistes soupçonnaient que des gènes essentiels à la survie des cellules changeaient souvent de mains ou que le transfert horizontal avait forgé l'histoire primitive des micro-organismes.

L'arbre survivra-t-il?

Comment les nouvelles découvertes modifient-elles la structure de l'arbre du vivant? Tout d'abord, la transformation d'archéobactéries en eucaryotes est trop schématique, voire fautive. Les eucaryotes ne descendraient pas d'archéobactéries, mais de précurseurs qui auraient reçu des parties archéobactériennes, des parties bactériennes et, peut-être, d'autres parties encore.

On admet encore que les transferts horizontaux ont engendré les mitochondries et les chloroplastes à partir d'alpha-protéobactéries et de

cyanobactéries ingérées par les eucaryotes, mais on reconnaît aujourd'hui que d'autres transferts se sont produits après l'apparition des premiers eucaryotes. Plus tardivement, chez les eucaryotes pluricellulaires, les transferts horizontaux furent restreints par l'apparition de cellules germinales, séparées et protégées.

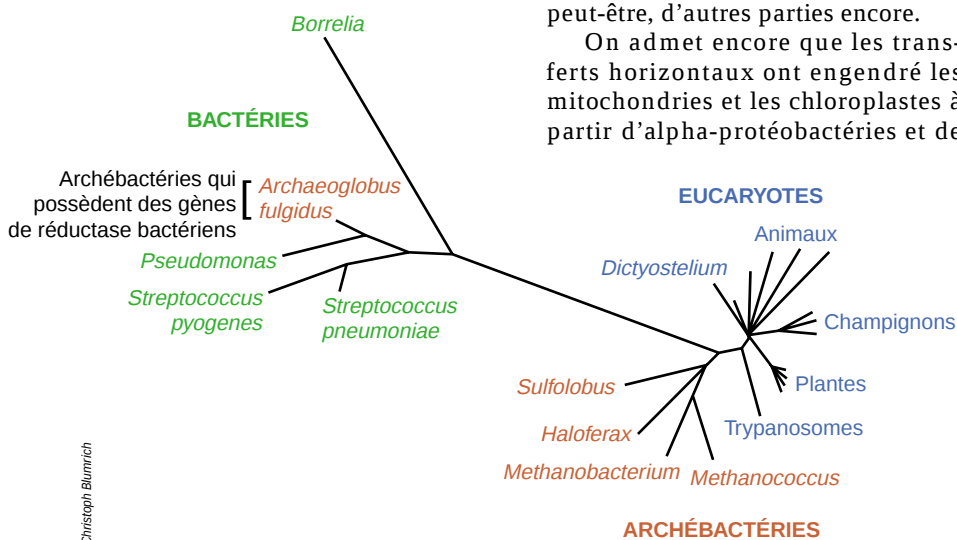
La description des relations de parenté entre procaryotes est également trop schématique. Les procaryotes que l'on nomme archéobactéries ont de nombreux gènes et de nombreux caractères biochimiques en commun, distincts de ceux des bactéries, mais de nombreux transferts horizontaux se sont produits entre ces deux groupes (ainsi qu'entre espèces de chacun de ces groupes).

Les gènes les moins susceptibles d'être transférés pourraient-ils définir les liens de parenté entre les procaryotes? De nombreux microbiologistes pensent encore que les gènes de la petite sous-unité ribosomale, ainsi que ceux qui codent des protéines de la transcription et de la traduction, ne subissent aucun transfert. Toutefois, cette hypothèse n'est pas étayée. Les arbres ne montrent l'évolution que d'une partie seulement du génome des espèces. L'arbre universel est une simplification.

À quoi un modèle plus proche de la réalité ressemblerait-il? Au sommet, des ramifications subsisteraient (voir la figure 5) pour les organismes pluricellulaires, les animaux, les plantes et les champignons. Les transferts de gènes qui ont accompagné l'établissement des mitochondries et des chloroplastes seraient décrits par des fusions de branches majeures, et de nombreuses fusions supplémentaires devraient apparaître avant eux et se prolonger chez les groupes actuels (bactéries et archéobactéries). Il n'y a sans doute pas de tronc principal, dans le groupe des procaryotes, à la base du groupe des eucaryotes.

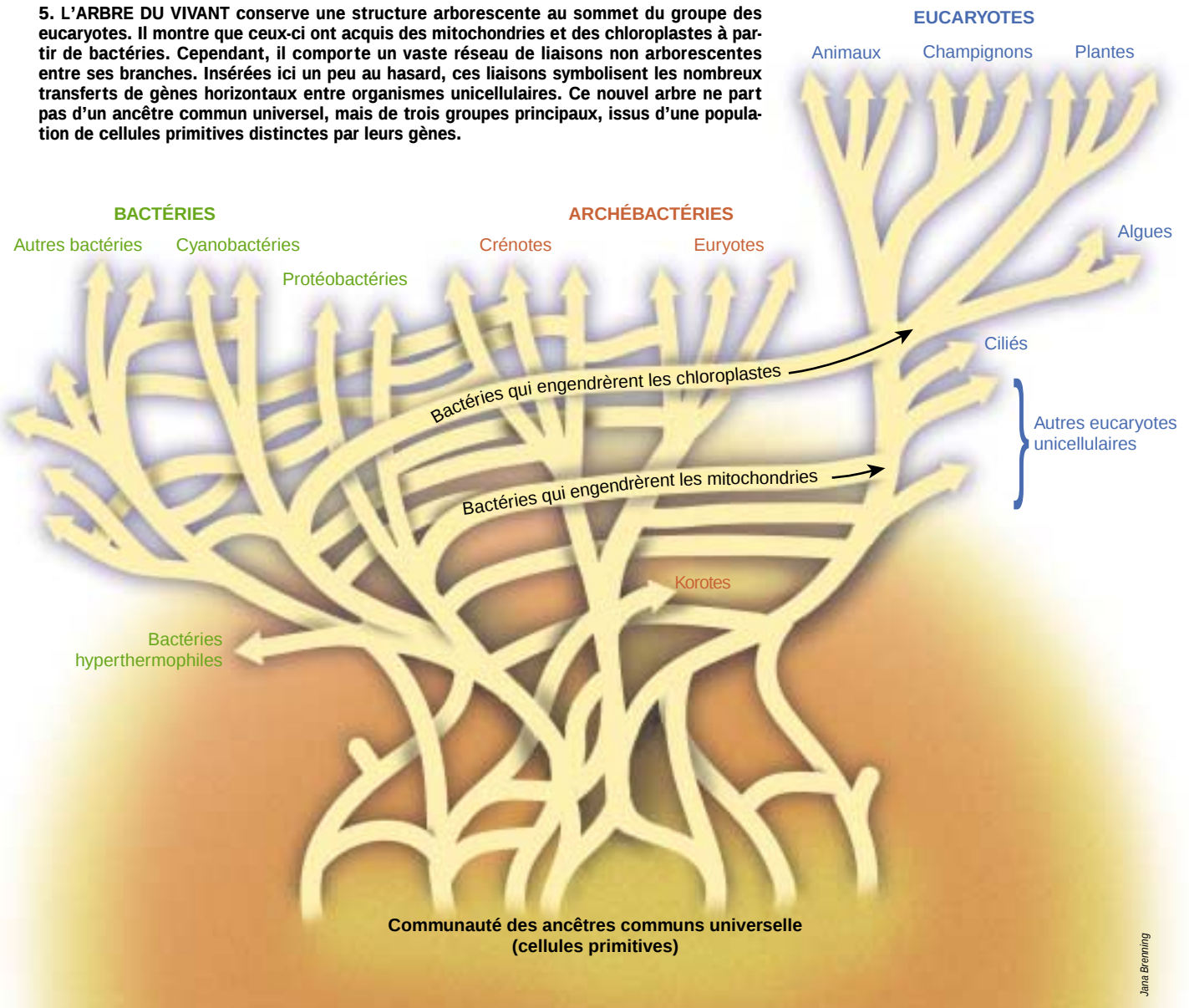
Cet arbre «révisé» serait encore faux, car la fusion des branches représente la réunion de génomes entiers, alors que seuls quelques gènes ont parfois été transférés. Pour décrire l'évolution des espèces avec précision, il faudrait superposer les arbres représentant des milliers de familles de gènes (les gènes des ARN ribosomiaux forment seulement l'une de ces familles).

En l'absence de transferts horizontaux, les arbres de toutes les familles de gènes auraient la même topologie (le même ordre de ramifications). Les



4. CET ARBRE classe les espèces vivantes d'après l'ordre des sous-unités dans le gène qui code l'enzyme HMGCoA réductase. Chez l'archéobactérie *Archaeoglobus fulgidus*, ce gène est de nature bactérienne. Cette découverte, et bien d'autres, prouve l'importance des transferts de gènes horizontaux (entre cellules d'espèces distinctes) dans l'évolution des organismes unicellulaires. L'arbre universel admis naguère ne tient pas compte de ces transferts.

5. L'ARBRE DU VIVANT conserve une structure arborescente au sommet du groupe des eucaryotes. Il montre que ceux-ci ont acquis des mitochondries et des chloroplastes à partir de bactéries. Cependant, il comporte un vaste réseau de liaisons non arborescentes entre ses branches. Insérées ici un peu au hasard, ces liaisons symbolisent les nombreux transferts de gènes horizontaux entre organismes unicellulaires. Ce nouvel arbre ne part pas d'un ancêtre commun universel, mais de trois groupes principaux, issus d'une population de cellules primitives distinctes par leurs gènes.



gènes ancestraux, à la racine de chaque arbre, figureraient tous dans le génome de l'ancêtre commun universel. Cependant, de nombreux transferts se sont produits : les arbres des familles de gènes diffèrent, même si certains ont une topologie en partie analogue. L'ancêtre commun universel est un mythe.

Selon C. Woese, «l'ancêtre commun universel n'était pas un organisme particulier qui aurait engendré une lignée unique. C'était plutôt un conglomerat de cellules primitives qui ont évolué ensemble jusqu'à l'apparition de plusieurs lignées distinctes et ont finalement engendré trois groupes primitifs (les bactéries, les archéobactéries et les eucaryotes)». Autrement dit, les cellules primitives avaient peu de gènes, et elles étaient très différentes les unes des autres. En échangeant leurs gènes, ces

cellules primitives se sont communiqué leurs facultés. Finalement, cet éventail de cellules éclectiques et variables a fusionné en trois groupes fondamentaux qui restent reconnaissables, car la plupart (mais pas l'ensemble) des transferts de gènes de l'époque se perpétuent dans chaque groupe.

Cette idée décourage certains microbiologistes, car elle ébranle l'arbre du

vivant. Toutefois, la biologie a évolué conformément aux canons de la science. Le séquençage des gènes et leur analyse, par des méthodes de phylogénie moléculaire, ont montré que l'hypothèse attrayante de l'arbre universel unique était trop schématique. Son abandon laisse le champ libre à de nouvelles hypothèses, dont nous ignorons encore les tenants et les aboutissants.

Ford DOOLITTLE est professeur de biochimie et de biologie moléculaire à l'Université Dalhousie (Halifax, Canada).

Carl WOESE, *The Universal Ancestor*, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 95, n° 12, pp. 6854-6859, 9 juin 1998.

W. Ford DOOLITTLE, *You Are What You Eat : A Gene Transfer Ratchet Could Account for Bacterial Genes in Eukaryotic Nuclear Genomes*, in *Trends in Genetics*, vol. 14, n° 8, pp. 307-311, août 1998.

W. Ford DOOLITTLE, *Phylogenetic Classification and the Universal Tree*, in *Science*, vol. 284, pp. 2124-2128, 25 juin 1999.

