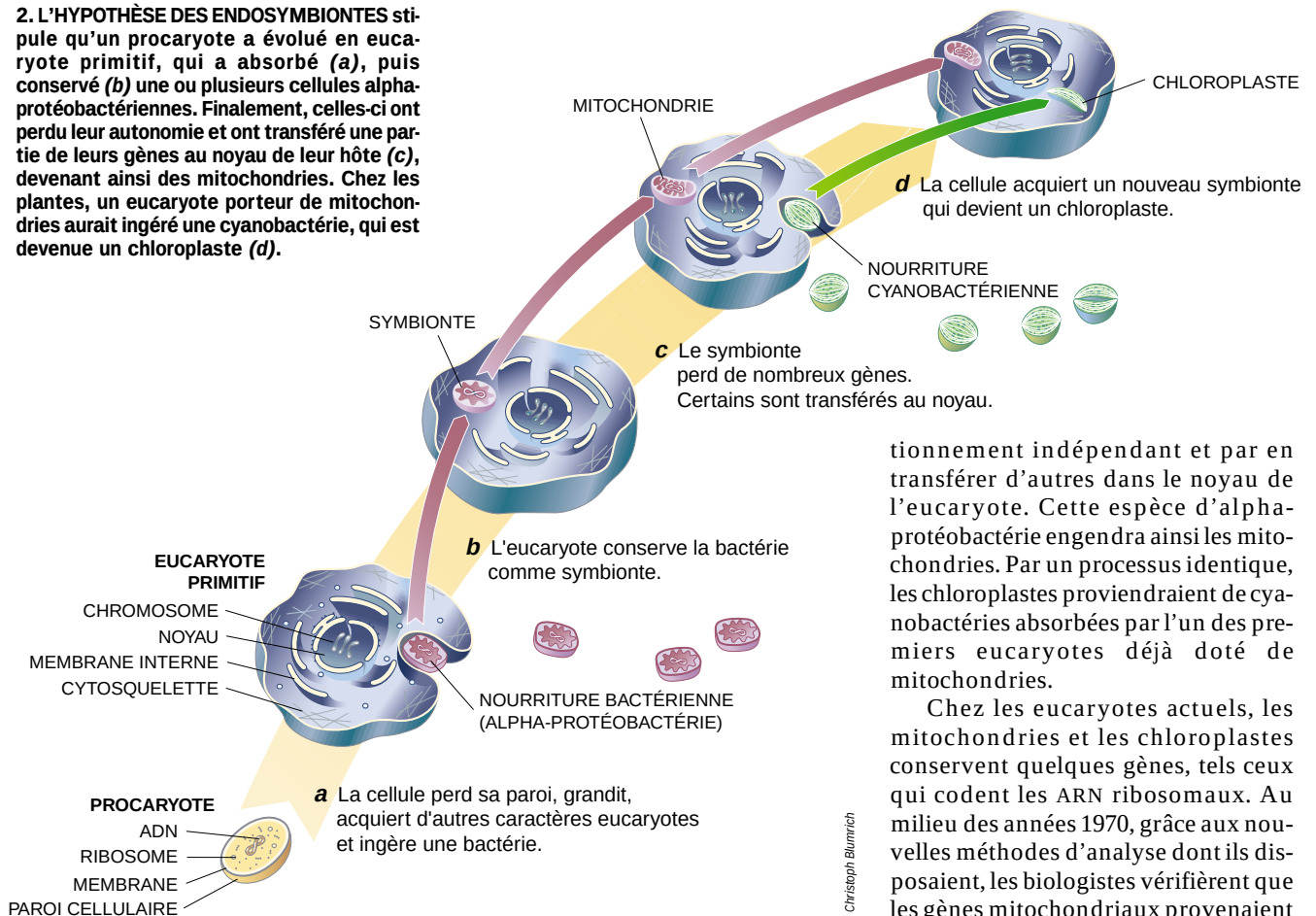


2. L'HYPOTHÈSE DES ENDOSYMBIOTES stipule qu'un procaryote a évolué en eucaryote primitif, qui a absorbé (a), puis conservé (b) une ou plusieurs cellules alpha-protéobactériennes. Finalement, celles-ci ont perdu leur autonomie et ont transféré une partie de leurs gènes au noyau de leur hôte (c), devenant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



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 ribosomiaux. 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

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 ribosomiaux 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-

Christoph Blumrich

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,

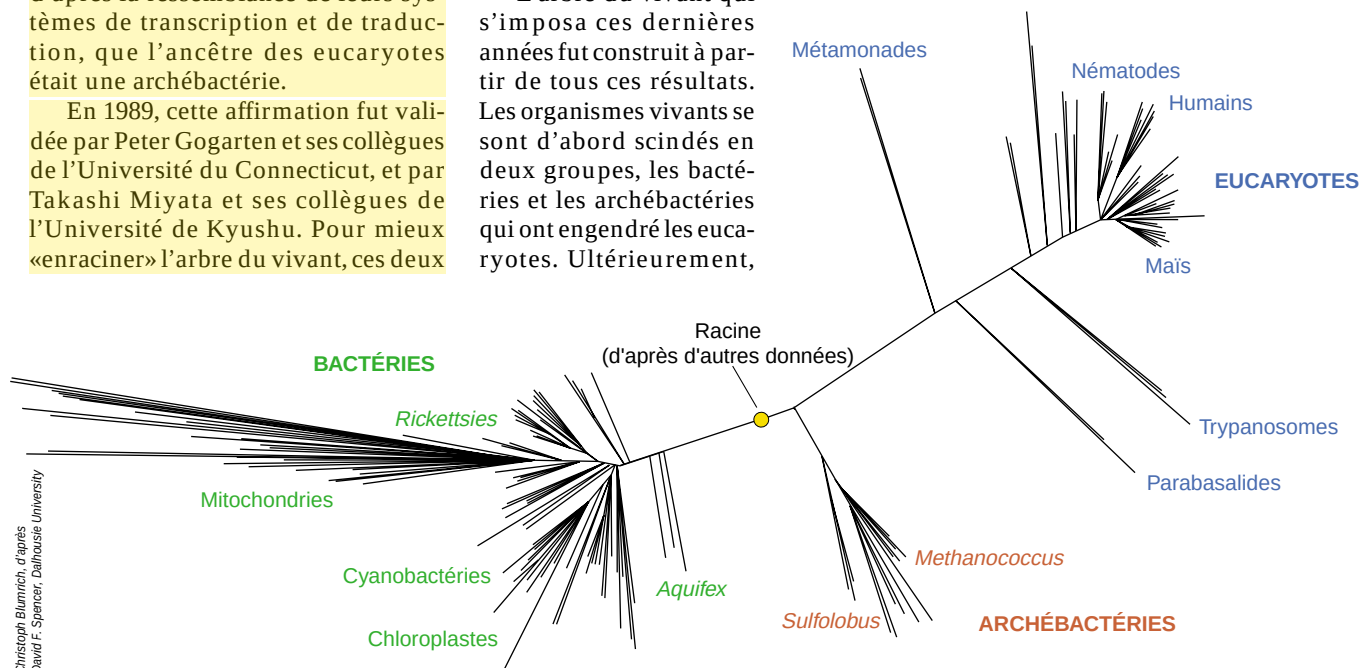
les eucaryotes ont absorbé deux types de bactéries : une alpha-protéobactérie qui engendra les mitochondries, et une cyanobactérie qui engendra les chloroplastes.

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 chloroplastiques.

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.