

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,

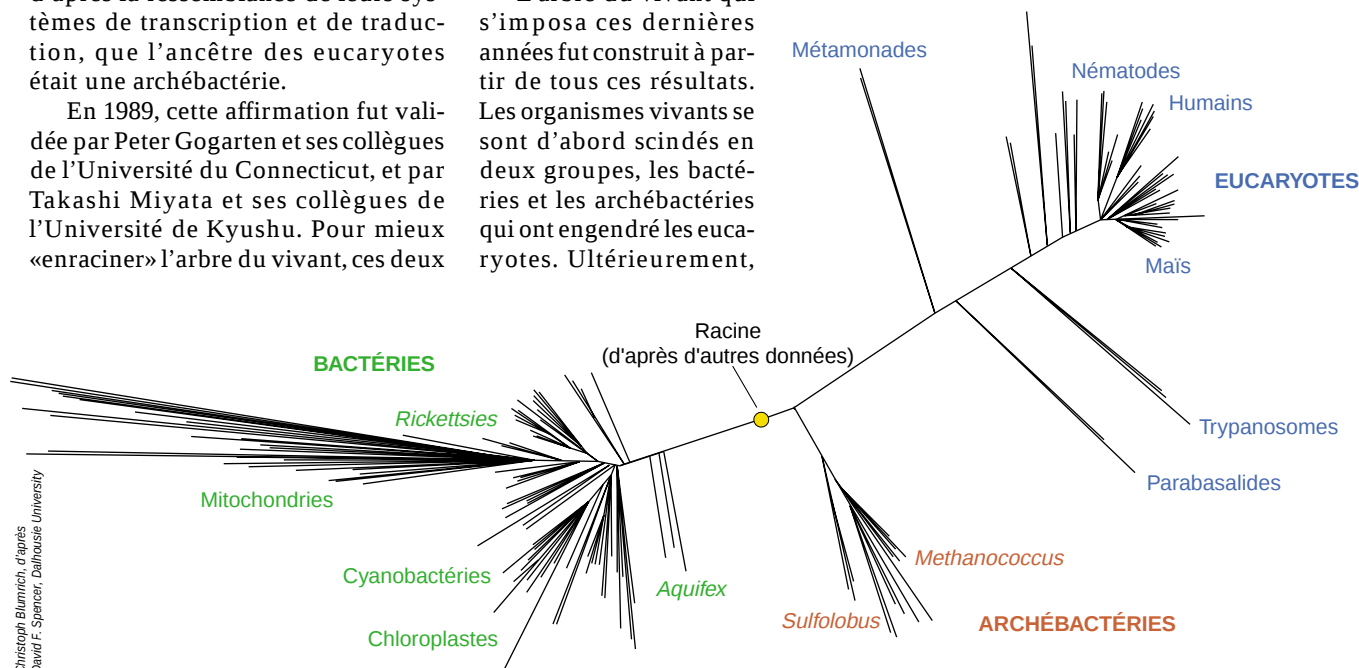
les eucaryotes ont absorbé deux types de bactéries : une alpha-protéobactérie qui engendra les mitochondries, et une cyanobactérie qui engendra les chloroplastes.

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.

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

certaines 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.

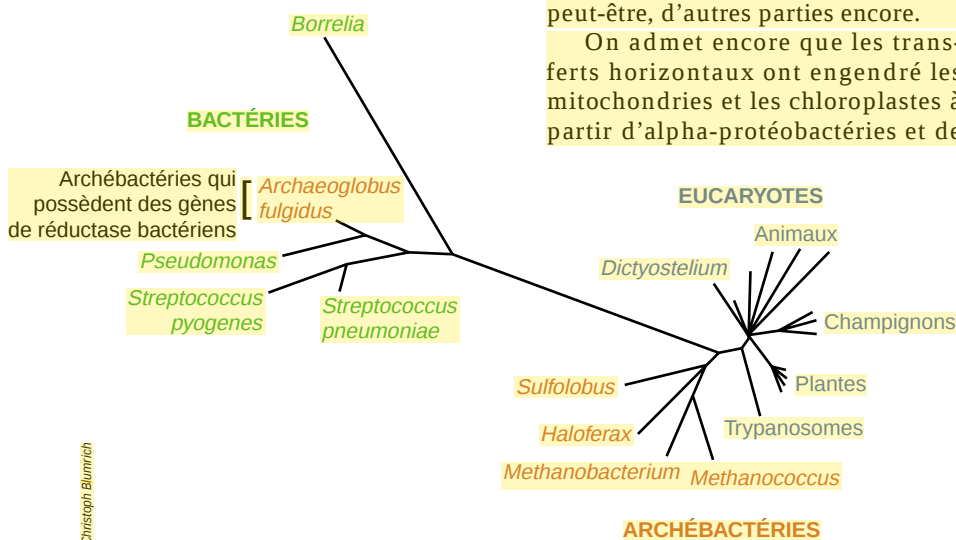
La description des relations de parenté entre procaryotes est également trop schématique. Les procaryotes que l'on nomme archéobactéries ont de nombreux gènes et de nombreux caractères biochimiques en commun, distincts de ceux des bactéries, mais de nombreux transferts horizontaux se sont produits entre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



Christoph Bumrich

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.