

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.

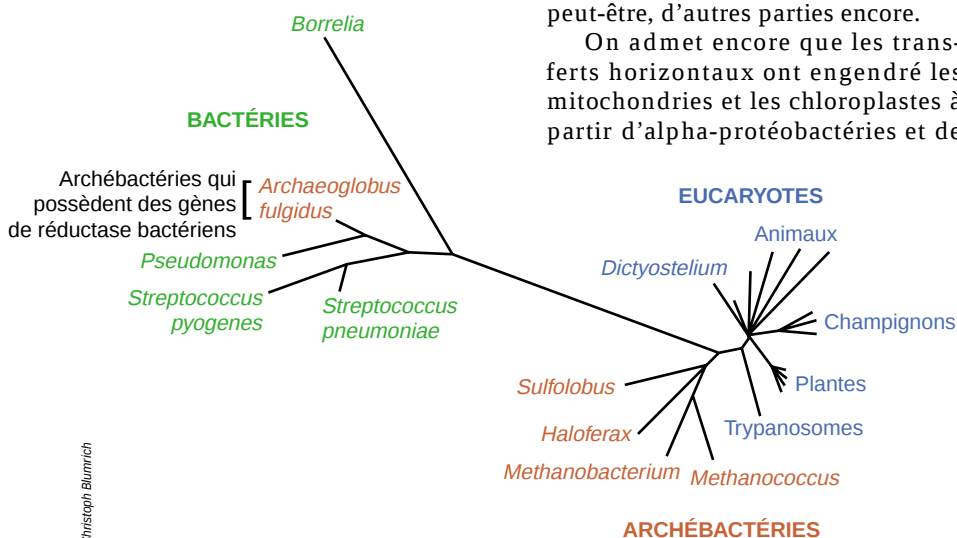
La description des relations de parenté entre procaryotes est également trop schématique. Les procaryotes que l'on nomme archéobactéries ont de nombreux gènes et de nombreux caractères biochimiques en commun, distincts de ceux des bactéries, mais de nombreux transferts horizontaux se sont produits entre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

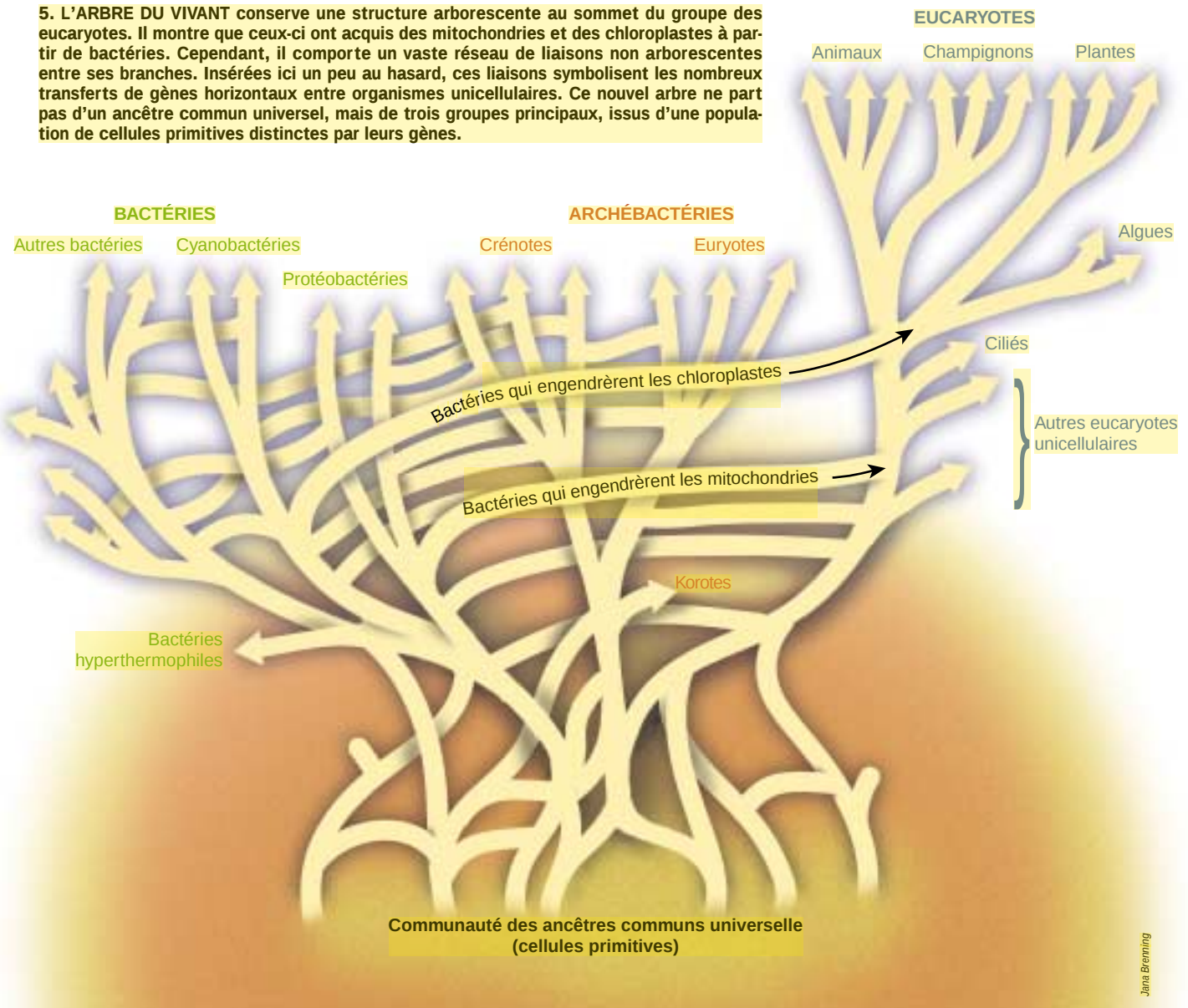
Cet arbre «révisé» serait encore faux, car la fusion des branches représente la réunion de génomes entiers, alors que seuls quelques gènes ont parfois été transférés. Pour décrire l'évolution des espèces avec précision, il faudrait superposer les arbres représentant des milliers de familles de gènes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