



# L'évolution moléculaire et la révolution génomique

► L'évolution des génomes est un processus complexe qui implique souvent des transferts horizontaux de matériel génétique. Certains cas sont bien connus comme le transfert massif d'ADN du génome des mitochondries et des chloroplastes, deux organites d'origine eubactérienne, vers celui du noyau. Récemment, avec la disponibilité de séquences complètes de plusieurs génomes bactériens et de génomes eucaryotes, le caractère dynamique des génomes a été mis en évidence. Il semble en effet que les génomes des eubactéries et ceux des archéobactéries soient des chimères, composés de fragments d'origines diverses. De plus, il a été proposé que le génome eucaryote ancestral ait été formé par la fusion de génomes bactériens. La génomique, qui est une science en pleine expansion, bouleverse déjà notre façon d'étudier et de comprendre l'origine et l'évolution des êtres vivants. ◀

**C**e n'est qu'au XIX<sup>e</sup> siècle que la notion de partage de traits ancestraux fût intégrée dans la classification taxonomique. La taxonomie fut d'abord établie sur la comparaison de caractères phénotypiques (traits morphologiques). Au cours des années, des caractères ultrastructuraux, biochimiques et moléculaires ont été intégrés à ce type d'analyse; ceci a permis non seulement de mieux distinguer les espèces mais aussi de classer des organismes possédant peu de traits morphologiques, comme les bactéries ou les micro-organismes en général. La disponibilité d'un nombre accru de caractères a permis de dépasser la simple notion de classification taxonomique, et de développer la science de la phylogénie, qui vise à élucider la généalogie des espèces en utilisant des concepts d'évolution moléculaire et des modèles mathématiques complexes. Maintenant, avec l'accès grandissant aux séquences moléculaires des gènes et des génomes, l'utilisation de cette information pour établir une taxonomie moléculaire, et pour comprendre l'origine et l'évolution des

---

**B. Franz Lang  
Bruno Paquin  
Gertraud Burger**

---

B.F. Lang, B. Paquin, G. Burger : Programme en biologie de l'Évolution, Institut canadien pour la recherche avancée, Département de biochimie, F-314, Université de Montréal, 2900, boulevard Édouard-Montpetit, Montréal, Québec, H3T 1J4, Canada.

espèces, est devenue la norme. Les gènes les plus couramment utilisés dans les études en systématique moléculaire sont ceux qui codent pour les ARN ribosomiques (ARNr) qui sont présents dans les génomes cellulaires et ceux d'organites (mitochondries et chloroplastes). Au niveau structural, les ARNr sont d'une grande similarité, ce qui suggère qu'ils dérivent d'une même molécule ancestrale présente dans les premières formes de vie cellulaire. Les organismes peuvent être classés en trois domaines, Archéobactéries (Archaea), Eubactéries (Eubacteria) et Eucaryotes (Eucarya). L'identification de ces trois domaines et de leurs relations évolutives a été rendu possible grâce à la phylogénie moléculaire fondée sur les séquences d'ARNr (l'arbre de la vie, *figure 1*) [1]. De nombreux arbres phylogénétiques reproduisant une topologie similaire ont été obtenus avec l'utilisation de séquences de gènes différents. Toutefois, et particulièrement à la suite d'analyses de génomes complets, des patrons de branchement différents ont aussi été rapportés [2, 3]. Compte tenu de ces résultats contradictoires, les chercheurs se sont demandés si la

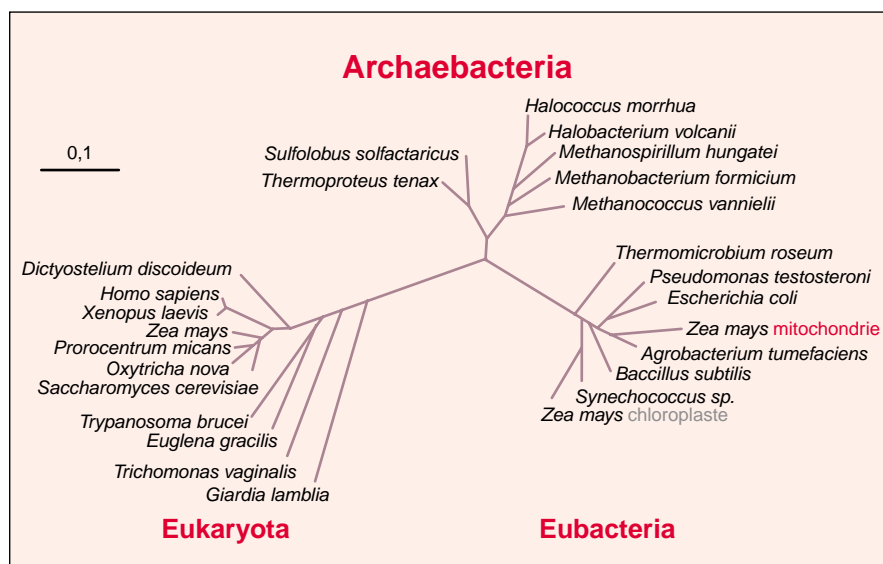


Figure 1. **L'arbre de la vie.** Représentation schématisée de l'arbre phylogénétique démontrant les relations évolutives entre les organismes des trois domaines (Eubacteria, Archaeobacteria et Eukaryota) tel que construit à la suite de l'analyse des séquences codantes pour le gène de la petite sous-unité de l'ARNr. (D'après [25, 26].) La longueur des branches est proportionnelle au nombre de mutations accumulées; l'échelle indique la longueur qui correspond à 0,1 substitution par nucléotide. Les données utilisées pour la construction de cet arbre ne permettent pas de déduire la position de l'ancêtre commun. En d'autres termes, cet arbre ne possède pas de racine.

phylogénie moléculaire fondée sur un seul gène reflète l'évolution de l'organisme, si les différences observées peuvent être causées par des erreurs de méthodologie et si les séquences moléculaires contiennent l'information nécessaire pour permettre de reconstruire correctement l'arbre de la vie. Avant de discuter des réponses à ces questions, nous allons réviser certains concepts de base de l'évolution moléculaire.

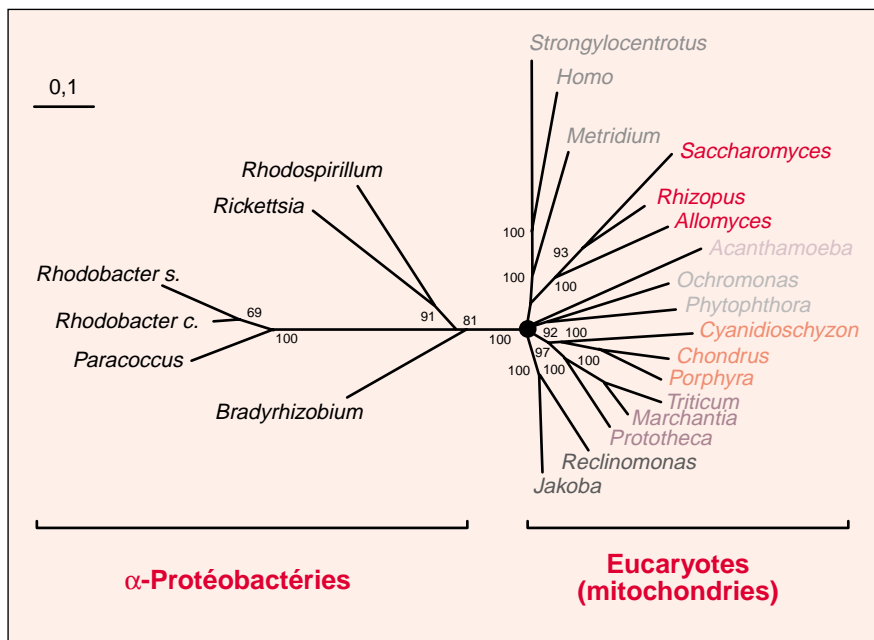
Tout d'abord, les termes similarité et homologie sont souvent utilisés sans discernement, et de façon erronée. La similarité est une mesure qui indique le degré d'identité entre deux séquences sans tenir compte de la raison de la ressemblance. En effet, la similarité peut être due à la chance, à la convergence, mais pas nécessairement au partage d'un ancêtre commun, qui est le propre de l'homologie. Les relations évolutives entre différentes espèces sont souvent déduites simplement en comparant les séquences de gènes homologues et en mesurant leur similarité. Par exemple, à la suite d'une comparaison systématique de génomes entiers, il a été constaté que plusieurs gènes d'archéobactéries sont plus similaires

aux gènes eubactériens alors que d'autres sont plus similaires aux gènes eucaryotes [3]. De fait, ce genre d'approche ne procure que très peu d'information sur l'histoire évolutive de ces organismes. La similarité de séquences étant liée à la vitesse d'évolution des organismes, il est possible d'expliquer la grande similarité existant entre certains gènes d'archéobactéries et d'eubactéries par le fait que ces organismes évoluent à un taux beaucoup plus lent que les eucaryotes. Les arbres phylogénétiques (comme ceux des figures 1 et 2) sont construits à l'aide d'algorithmes qui tiennent compte des vitesses variables d'évolution des organismes et qui peuvent estimer leur fiabilité. Ces arbres illustrent les relations évolutives entre différents organismes et, à l'image des arbres généalogiques, le patron de branchement reflète l'histoire de ces organismes. De plus, la longueur des branches dénote de façon quantitative la divergence des descendants, selon le degré de similarité entre les séquences comparées. Reconstruire fidèlement l'histoire évolutive d'une certaine lignée d'organismes requiert non seulement un grand nombre d'espèces mais encore

que ces espèces représentent un continuum. Les prédictions phylogénétiques sont particulièrement difficiles lorsqu'il s'agit de retracer l'histoire des lignées très anciennes. Les préoccupations principales sont les suivantes: (1) la possibilité de transferts horizontaux massifs de matériel génétique entre les organismes des trois domaines, compliquant les scénarios évolutifs que seul le séquençage d'un très grand nombre de génomes complets pourrait résoudre; (2) le regroupement artificiel d'espèces qui évoluent à un taux accéléré (« long branch attraction », [4]), un artefact qui peut donner lieu à des topologies statistiquement robustes mais incorrectes; (3) l'utilisation de données primaires ne respectant pas les présomptions de base des algorithmes (biais dans la composition des nucléotides ou acides aminés et covariation de séquences [5]); (4) l'existence de superfamilles de gènes homologues, qui peut engendrer une confusion si des gènes paralogues de différents organismes sont considérés orthologues par erreur; et finalement, (5) un faible signal phylogénétique reflétant l'effet combiné d'erreurs systématiques plutôt que d'illustrer de vraies relations phylogénétiques [5, 6]. Malgré les complications citées ci-haut, les reconstructions phylogénétiques sont très utiles. En fait, la plupart des études phylogénétiques convergent vers une même hypothèse, et il est fort probable que l'accès aux séquences génomiques des êtres vivants actuels procurera un signal phylogénétique suffisant pour déduire le patron de divergence des lignées très anciennes. Ces données permettront aussi d'établir la distribution phylogénétique des gènes ayant été transférés latéralement. Ceci implique toutefois qu'il sera nécessaire de déterminer la séquence complète de génomes d'un grand nombre d'espèces diverses, plutôt que de se concentrer sur quelques gènes.

### Y a-t-il eu échange entre les eubactéries et les archéobactéries ?

L'analyse d'échantillonnage récent de séquences complètes de génomes bactériens porte à croire que le transfert horizontal de matériel génétique est un facteur déterminant dans l'évolution des eubactéries et des archéobactéries. Par exemple, une analyse



**Figure 2. Relations phylogénétiques entre les mitochondries et les  $\alpha$ -protéobactéries.** Cet arbre a été construit avec l'alignement des séquences en acides aminés de quelques protéines de la chaîne respiratoire, l'apocytochrome b (Cob) et les sous-unités 1 à 3 du complexe de la cytochrome oxydase (Cox1-3), mises l'une à la suite de l'autre. L'utilisation de séquences protéiques procure des arbres phylogénétiques plus fiables que les séquences d'ADN, car le taux d'évolution des ARN ribosomiques mitochondriaux, la composition nucléotidique, et le code de traduction des gènes mitochondriaux varie beaucoup entre les lignées d'eucaryotes. Les organismes inclus dans cette analyse comprennent des représentants des principaux groupes d'eucaryotes ainsi que toutes les  $\alpha$ -protéobactéries pour lesquelles ces séquences étaient disponibles. L'analyse phylo-

génétiq ue a été faite avec PROTDIST/FITCH (27), tout en utilisant le facteur de correction Jin/Nei (coefficient de 0,5) pour les taux variables d'évolution entre les séquences. Le cercle noir au centre de l'arbre indique la présence de plusieurs courtes branches non résolues (valeur bootstrap de moins de 60%) qui ont été éliminées. Le diamètre du cercle démontre la longueur de la plus grande de ces branches. L'échelle indique le nombre moyen de substitutions par acides aminés. Les séquences utilisées proviennent des espèces suivantes (avec le numéro d'accèsion GenBank entre parenthèses): Strongylocentrotus, *S. purpuratus* (X12631); Homo, *H. sapiens* (J01415); Metridium, *M. senile* (AF000023). Saccharomyces, *S. cerevisiae* (champignon ascomycète; X84842, V00694, V00695, J01478); Rhizopus, *R. stolonifer* (champignon zygomycète); Allomyces, *A. macrogynus* (champignon chytridiomycète; U41288); Acanthamoeba, *A. castellanii* (rhizopode, U12386); Ochromonas, *O. danica* (chrysophyte); Phytophthora, *P. infestans* (oomycète); Cyanidioschyzon, *C. merolae* (rhodophyte; D89861); Chondrus, *C. crispus* (rhodophyte; Z47547); Porphyra, *P. purpurea* (rhodophyte; AF114779); Triticum, *T. aestivum* (P07747, Y00417, X01108, P15953); Marchantia, *M. polymorpha* (hépatique; M68929); Prototheca, *P. wickerhamii* (algue verte; U02970); Reclinomonas, *R. americana* (jakobide; AF007261); Jakoba, *J. libera* (jakobide); Rhodospirillum, *R. rubrum* ( $\alpha$ -protéobactérie; X55387); Rickettsia, *R. prowazekii* ( $\alpha$ -protéobactérie; AJ235270 to 73); Rhodobacter s., *R. sphaeroides* ( $\alpha$ -protéobactérie; X56157, X62645, M57680, C45164); Rhodobacter c., *R. capsulatus* ( $\alpha$ -protéobactérie; X05630); Paracoccus, *P. denitrificans* ( $\alpha$ -protéobactérie; X05829, M17522, X05934, X05828); Bradyrhizobium, *B. japonicum* ( $\alpha$ -protéobactérie; J03176, X68547). D'autres séquences non publiées sont disponibles sur le site Internet <http://megasun.bch.umontreal.ca/People/lang/FMGP/proteins.html>. Animaux: gris foncé; champignon: rouge; rhizopode: violet; straménopiles: gris clair; algues rouges: rose; algues vertes et plantes: bistre; jakobides: noir.

de la composition en nucléotides du génome de *E. coli* suggère que ce dernier a acquis près de 20% de son matériel génétique par voie de transferts horizontaux sur une période d'environ 100 millions d'années. Par ailleurs, une analyse du génome de l'archéobactérie *Archaeoglobus fulgidis* révèle la présence de plusieurs gènes typiques des eubactéries (pour une revue, voir [2]). Des études phylogénétiques, fondées aussi sur des séquences complètes de génomes bactériens, confirment ces conclusions. Elles démontrent que les gènes codant pour des protéines impliquées dans les voies métaboliques et biosynthétiques de base (*housekeeping*)

semblent plus susceptibles aux transferts horizontaux que les gènes impliqués dans le maintien et l'expression de l'information génétique [7].

**L'évolution des génomes d'eucaryotes, une histoire de fusions**

Les mitochondries et les chloroplastes dérivent de l'endosymbiose des  $\alpha$ -protéobactéries et des cyanobactéries, respectivement, à l'intérieur des cellules eucaryotes. La présence d'ADN dans ces organites et les analyses phylogénétiques (figure 2) témoignent d'ailleurs de leur origine bactérienne, même si une grande partie des génomes ancestraux a été transférée à

celui de l'hôte eucaryote au cours de l'évolution. Le style de vie prédateur des eucaryotes favorise en quelque sorte les phénomènes endosymbiotiques, ce qui les expose continuellement à de l'ADN étranger (la théorie « vous êtes ce que vous mangez » [8]). Il est de plus en plus clair que le génome nucléaire, plutôt que de descendre directement d'un ancêtre commun avec les archéobactéries, est une chimère évolutive composée en grande partie de matériel eubactérien et archéobactérien [9]. Comme la composante eubactérienne des génomes nucléaires ne se limite pas aux gènes provenant des ancêtres des mitochondries et des chloroplastes,

plusieurs modèles proposent que la création du génome nucléaire soit survenue à la suite d'une fusion entre des partenaires eubactérien et archéobactérien (figure 3B; [13]).

### L'origine des eucaryotes et l'évolution des génomes mitochondriaux

Jusqu'à tout récemment, il était généralement admis que les Archezoa représentaient la lignée la plus ancienne des eucaryotes. Les Archezoa ne possèdent pas de mitochondries et ils étaient les hôtes présumés de la bactérie endosymbiotique qui a donné naissance à la mitochondrie (figure 3A). Cependant, plusieurs

gènes typiques d'origine mitochondriale ont été retrouvés dans des génomes nucléaires d'Archezoa, suggérant ainsi la présence éphémère d'une bactérie apparentée à l'ancêtre mitochondrial dans ces eucaryotes [10, 11]. De plus, des analyses phylogénétiques récentes tendent à démontrer que la divergence des Archezoa est simultanée, plutôt qu'antérieure, à celle des eucaryotes possédant des mitochondries [12]. Ces observations impliquent non seulement que les Archezoa ne représentent pas nécessairement la lignée d'eucaryotes la plus ancienne mais aussi que l'origine de la mitochondrie pourrait

coïncider avec celle de la cellule eucaryote (figure 3B).

### Le premier eucaryote serait-il une fusion eubactérie-archéobactérie ?

Dernièrement, Martin et Müller [13] ont émis une hypothèse selon laquelle la cellule eucaryote serait née d'une fusion entre une  $\alpha$ -protéobactérie produisant de l'hydrogène et une archéobactérie méthanogène nécessitant de l'hydrogène pour proliférer. Selon cette hypothèse, connue sous le nom de « hypothèse de l'hydrogène », le matériel génétique nécessaire pour le métabolisme énergétique tant aérobie qu'anaérobie, apparaît dans une même cellule au cours d'un seul événement (figure 3B). La force de cette association tient à la synergie due à l'utilisation complémentaire de l'hydrogène; ce qui est un « déchet » pour l'endosymbiote eubactérien devient un élément nutritif pour l'archéobactérie hôte. Il est possible, selon cette hypothèse, que cet événement endosymbiotique soit aussi à l'origine de la mitochondrie (quoiqu'un scénario impliquant un événement indépendant n'est pas exclu).

Afin de déterminer lequel de ces scénarios explique le mieux l'émergence des premières cellules eucaryotes, une analyse détaillée de divers génomes sera nécessaire. Les génomes d'organismes modernes qui descendent directement des archéobactéries et des eubactéries impliquées dans la symbiose postulée, ainsi que ceux des eucaryotes primitifs, sont particulièrement intéressants.

### L'origine des chloroplastes par acquisition d'une cyanobactérie

Les chloroplastes (aussi appelés plastides) dérivent de l'endosymbiose d'une cyanobactérie dans un eucaryote contenant déjà une mitochondrie [14], procurant ainsi à la cellule hôte la capacité de photosynthèse (figure 3). Comme dans le cas des mitochondries [15], les études phylogénétiques fondées sur l'analyse de génomes plastidiques complets signalent que l'origine des chloroplastes remonte à un seul événement endosymbiotique primaire [14, 16]. Cependant, la présence de chloroplastes possédant des génomes similaires à l'intérieur de cellules euca-

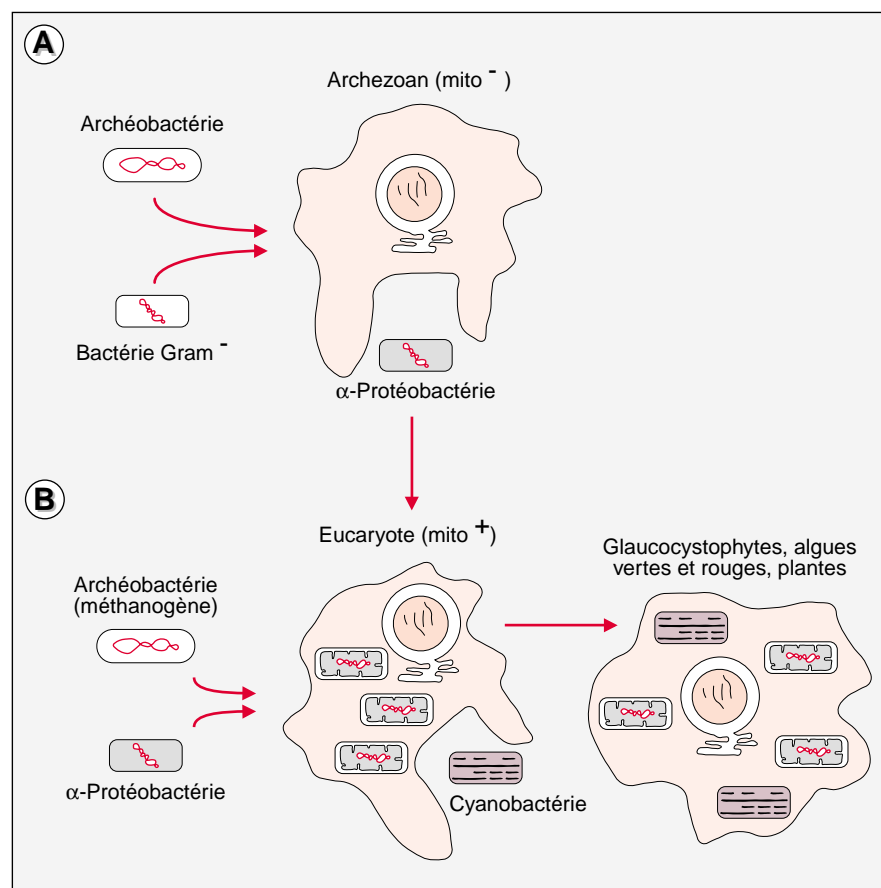


Figure 3. **Origine de la cellule eucaryote.** Deux hypothèses alternatives sont présentées. **A.** Un scénario en deux étapes. Un eucaryote sans mitochondries (Archezoan, mito<sup>-</sup>) est formé par la fusion d'une archéobactérie et d'une eubactérie à Gram négatif (selon le modèle de Golding et Gupta [9]). L'acquisition d'une mitochondrie se fait plus tard via l'endosymbiose d'une  $\alpha$ -protéobactérie (gris). **B.** Hypothèse de l'hydrogène. Ce scénario implique la création simultanée du noyau eucaryote (rose) et de la mitochondrie (grise) par la fusion d'une archéobactérie méthanogène, qui requiert de l'hydrogène (l'hôte), et d'une  $\alpha$ -protéobactérie qui produit de l'hydrogène (l'endosymbiote, grise). Dans les deux scénarios, l'acquisition d'un chloroplaste se fait via l'endosymbiose d'une cyanobactérie (bistre) dans une cellule eucaryote contenant des mitochondries.



ryotes très divergentes suggère un transfert horizontal de cette organite. En effet, un grand nombre d'eucaryotes ont apparemment acquis leurs chloroplastes par un événement endosymbiotique secondaire, c'est-à-dire *via* l'endosymbiose d'un eucaryote photosynthétique [17, 18].

**L'endosymbiose secondaire chez les eucaryotes**

Les événements d'endosymbiose secondaire sont mis en évidence par certains traits morphologiques des cellules hôtes. La présence de plus de deux membranes entourant les chloroplastes (une provenant de l'ancêtre eubactérien, une autre de l'hôte primaire et une troisième de l'hôte secondaire), et l'existence, dans certains cas, du noyau vestigial (le

nucléomorphe) de l'hôte primaire, confortent cette thèse. De plus, des analyses phylogénétiques démontrent que l'origine des chloroplastes coïncide avec celle du nucléomorphe et non pas avec celle du noyau [19-21]. Il semble que seuls les chloroplastes des glaucocystophytes (exemple : *Cyanophora paradoxa*), des algues rouges et des chlorophytes sont issus de l'endosymbiose primaire [22]. La question se pose de la possibilité, pour les mitochondries, elles aussi, d'être transférées horizontalement par le biais d'événements endosymbiotiques secondaires, en particulier pour les organismes dont les chloroplastes ont été acquis lors d'une endosymbiose secondaire. Si tel était le cas, nous pourrions nous attendre à ce que, premièrement, les mito-

chondries soient entourées de plus de deux membranes ; deuxièmement, que les phylogénies reconstruites à partir de séquences mitochondriales soient différentes de celles déduites de séquences nucléaires ; et troisièmement, que l'ADN mitochondrial de ces organismes soit apparenté à celui du donneur présumé. Jusqu'à présent, aucune évidence ne vient conforter l'hypothèse du transfert latéral des mitochondries [15, 23, 24], tant au niveau morphologique qu'au niveau des analyses phylogénétiques (voir par exemple la figure 2 où la portion de l'arbre « nucléaire » est similaire à celle de l'arbre « mitochondrial »). Par conséquent, les séquences mitochondriales peuvent reproduire fidèlement l'histoire évolutive des eucaryotes.

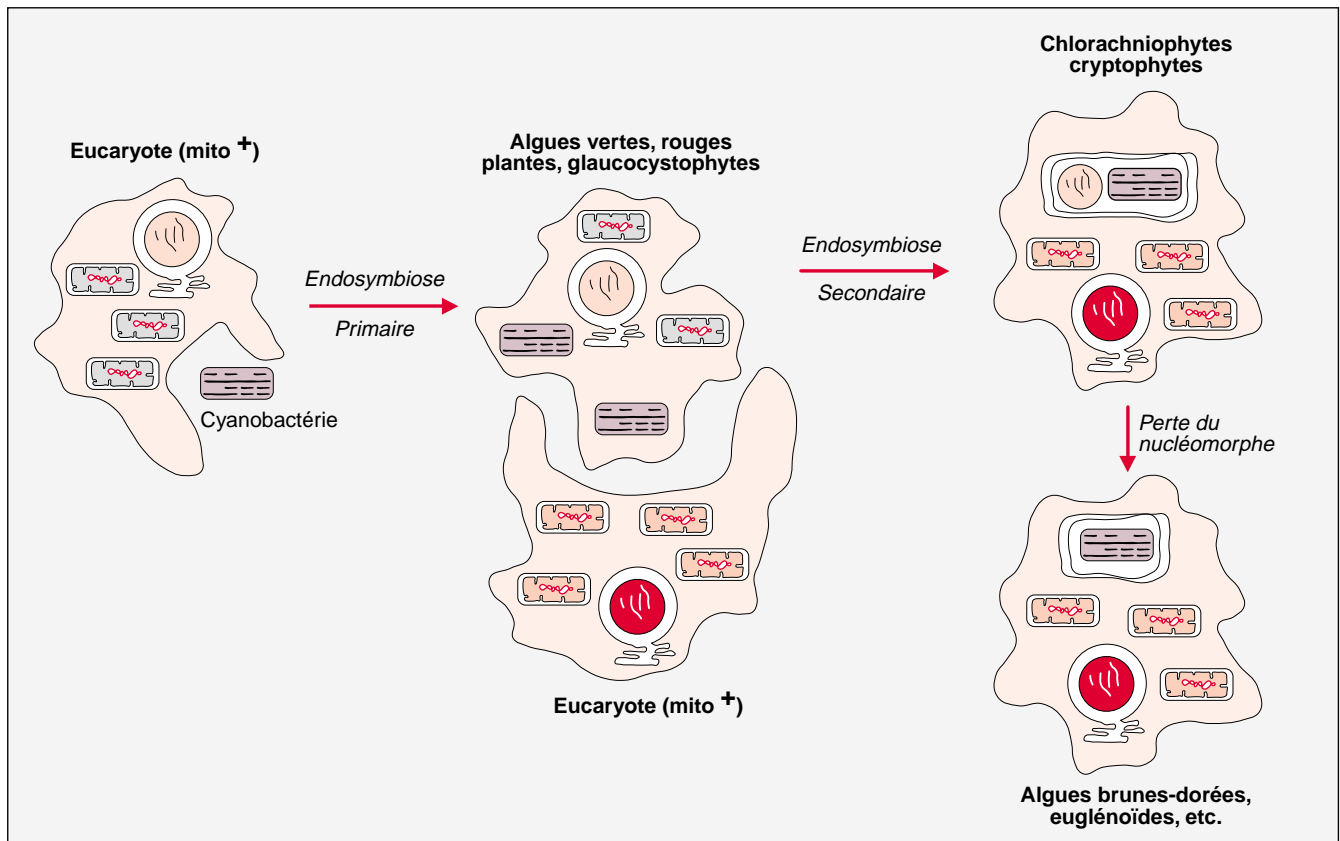


Figure 4. **Origine des chloroplastes par endosymbioses primaire et secondaire.** L'endosymbiose primaire entre une cyanobactérie et un eucaryote (mito<sup>+</sup>) donne lieu à l'ancêtre des algues rouges, des algues vertes, des plantes et des glaucocystophytes. L'endosymbiose secondaire implique deux eucaryotes, l'un sans chloroplaste qui en engloutit un autre porteur de chloroplastes. Un noyau vestigial (nucléomorphe) provenant de l'eucaryote englouti est encore présent dans les algues chlorarachniophytes et les cryptophytes tandis qu'il a été éliminé chez les algues brunes-dorées, les euglénoides et les haptophytes. Noter que les mitochondries (roses) des eucaryotes ayant acquis leurs chloroplastes par endosymbiose secondaire proviennent de l'hôte. Mitochondries, grises (symbiote) et roses (hôte); cyanobactérie et chloroplastes, bistres; noyau de l'hôte primaire et nucléomorphe, roses; noyau de l'hôte secondaire, rouges.

## Conclusions

La révolution génomique a déjà eu un impact majeur sur notre compréhension de l'évolution et de l'origine des espèces. L'accès aux séquences moléculaires a entre autre permis la reconnaissance et la classification de groupes entiers d'organismes non-cultivables, ainsi que de mieux comprendre les relations évolutives entre les eucaryotes et les procaryotes, et l'importance de l'endosymbiose dans l'évolution. L'ère génomique n'en est toutefois qu'à ses premiers balbutiements: même avec l'aboutissement du séquençage du génome humain prévue pour l'an 2002, seule une infime partie de la diversité biologique a été explorée jusqu'à maintenant ■

### Remerciements

Les auteurs remercient R. Morais pour ses commentaires sur le manuscrit. Les recherches dans nos laboratoires sont subventionnées par le Conseil de la Recherche Médicale du Canada (CRM) et par des dons généreux d'ordinateurs de SUN Microsystems. GB (Boursier Canadian National) et BFL (Boursier Imasco) sont membres du Programme sur la Biologie de l'Évolution de l'Institut Canadien de Recherche Avancée (ICRA).

### RÉFÉRENCES

1. Woese CR, Kandler O, Wheelis ML. Towards a natural system of organisms: proposal for domains Archaea, Bacteria and Eukarya. *Proc Natl Acad Sci USA* 1990; 87: 4576-9.
2. Doolittle WF. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 1999; 284: 2124-8.
3. Koonin EV, Mushegian AR, Galperin MY, Walker DR. Comparison of archaeal and bacterial genomes: computer analysis of protein sequences predicts novel functions and suggests a chimeric origin for the archaea. *Mol Microbiol* 1997; 25: 619-37.
4. Felsenstein J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst Zool* 1978; 27: 401-10.
5. Lockhart PJ, Howe CJ, Barbrook AC, Larkum AWD, Penny D. Spectral analysis, systematic bias, and the evolution of the chloroplasts. *Mol Biol Evol* 1999; 16: 573-6.
6. Philippe J, Laurent J. How good are deep phylogenetic trees? *Curr Opin Genet Dev* 1998; 8: 616-23.
7. Lake JA, Jain R, Rivera MC. Mix and match in the tree of life. *Science* 1999; 283: 2027-8.
8. Doolittle WF. You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes. *Trends Genet* 1998; 14: 307-11.
9. Golding GB, Gupta RS. Protein-based phylogenies support a chimeric origin for the eukaryotic genome. *Mol Biol Evol* 1995; 12: 1-6.
10. Roger AJ, Clark CG, Doolittle WF. A possible mitochondrial gene in the early-diverging amitochondriate protist *Trichomonas vaginalis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 1996; 93: 14618-22.
11. Roger AJ, Morrison HG, Sogin ML. Primary Structure and Phylogenetic Relationships of a Malate Dehydrogenase Gene from *Giardia lamblia*. *J Mol Evol* 1999; 48: 750-5.
12. Germot A, Philippe H. Critical analysis of eukaryotic phylogeny: a case study based on the HSP70 family. *J Eukaryot Microbiol* 1999; 46: 116-24.
13. Martin W, Müller M. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 1998; 392: 37-41.
14. Reith ME. Molecular biology of rhodophyte and chromophyte plastids. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 1995; 46: 549-75.
15. Gray MW, Burger G, Lang BF. Mitochondrial evolution. *Science* 1999; 283: 1476-81.
16. Gray MW. The endosymbiont hypothesis revisited. *Int Rev Cytol* 1992; 141: 233-357.
17. Gibbs SP. The chloroplasts of some algal groups may have evolved from endosymbiotic eukaryotic algae. *Ann NY Acad Sci* 1981; 361: 193-208.
18. McFadden GI, Gilson PR. Something borrowed something green: lateral transfer of chloroplasts by secondary endosymbiosis. *Trends Ecol Evol* 1995; 10: 12-7.
19. Maier UG. The four genomes of the alga *Pyrenomonas salina* (Cryptophyta). *Biosystems* 1992; 28: 69-73.
20. Douglas SE, Murphy CA, Spencer D, Gray MW. Cryptomonad algae are evolutionary chimeras of two phylogenetically distinct unicellular eukaryotes. *Nature* 1991; 350: 148-51.
21. Van de Peer Y, Rensing SA, Maier UG, De Wachter R. Substitution rate calibration of small subunit ribosomal RNA identifies chlorarachniophyte endosymbionts as remnants of green algae. *Proc Natl Acad Sci USA* 1996; 93: 7732-6.
22. Bhattacharya D, Helmchen T, Bibeau C, Melkonian M. Comparisons of nuclear-encoded small-subunit ribosomal RNAs reveal the evolutionary position of the Glaucocystophyta. *Mol Biol Evol* 1995; 12: 415-20.
23. Lang BF, Burger G, O'Kelly CJ, et al. An ancestral mitochondrial DNA resembling a eubacterial genome in miniature. *Nature* 1997; 387: 493-7.

### \* GLOSSAIRE \*

**Arbre phylogénétique:** représentation schématique de la descendance des espèces, où les points de divergence (nœuds) représentent les ancêtres des descendants.

**Archéobactérie:** un des trois domaines de la vie (Archaea); groupe de procaryotes biochimiquement et génétiquement différent des eubactéries, habitant souvent des environnements extrêmes.

**Convergence:** similarité développée suite à une évolution indépendante, sans relations phylogénétiques. Contraste avec homologie.

**Endosymbiose:** se dit lorsqu'un organisme s'établit à l'intérieur d'un autre.

**Eubactérie:** un des trois domaines de la vie (Eubacteria); groupe de procaryotes composés de deux sous-groupes de bactéries, Gram<sup>+</sup> et Gram<sup>-</sup> (classification fondée sur une technique de coloration de la paroi cellulaire).

**Eucaryote:** un des trois domaines de la vie (Eucarya); lignée d'organismes dont l'ADN est organisé dans un noyau.

**Homologie:** deux structures sont dites homologues si elles ont été acquises par descendance d'un ancêtre commun possédant cette même structure. Les différences observées dans les descendants sont dues à la divergence génétique.

**Orthologues:** gènes homologues dont la présence dans des organismes différents s'explique par la descendance des espèces (et non pas par duplication). Avec les gènes paralogues, ils forment des superfamilles de gènes homologues.

**Paralogues:** les gènes paralogues sont engendrés par duplication dans un même génome d'un organisme particulier. Voir orthologues.

**Phylogénie:** discipline scientifique dédiée à l'étude des relations évolutives entre les organismes.

**Protéobactérie:** groupe d'eubactéries Gram<sup>-</sup> divisées en sous-groupes  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , etc.; l'ancêtre présumé des mitochondries est une  $\alpha$ -protéobactérie.

**RÉFÉRENCES**

24. Gray MW, Lang BF, Cedergren R, *et al.* Genome structure and gene content in prokaryotic mitochondrial DNAs. *Nucleic Acids Res* 1998; 26: 865-78.

25. Olsen GJ. Earliest phylogenetic branchings: comparing rRNA-based evolutionary trees inferred with various techniques. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 1987; 52: 825-37.

26. Sogin ML. Early evolution and the origin of eukaryotes. *Curr Opin Genet Dev* 1991; 1: 457-63.

27. Felsenstein J. Phylip (Phylogeny Inference Package, version 3.5c, 1993. Distribué par l'auteur, Department of Genetics, University of Washington, Seattle.

**TIRÉS À PART**

F. Lang.

**ms2000****Summary****Molecular evolution and the genomics revolution**

Molecular phylogenies based on rRNA sequences have served a pivotal role in defining three major organismal domains, Archaeobacteria, Bacteria and Eukaryotes and their branching pattern, the tree of life. However, particularly when systematically analyzing complete genome sequences, inconsistencies have emerged that are best explained by lateral transfer of genetic material. Best known is the integration of bacterial genetic information into the nuclear genome of the eukaryotic

cells, during the transformation of  $\alpha$ -proteobacterial and cyanobacterial symbionts into mitochondria and chloroplasts. In addition, more recent evidence suggests that also the genomes of Eubacteria and Archaeobacteria have a mixed heritage. The importance of genomics for further exploring the origin and evolution of living beings will be discussed: only a minute portion of the biological diversity on earth has so far been explored: the genomics era has barely begun.

**FONDATION AGF ATHENA**  
INSTITUT DE FRANCE



**Allianz Group**