

# Archaeobactéries et évolution

Les archaeobactéries constituent-elles les fossiles vivants des premiers âges de la vie terrestre ?

**Carlo Cocito**

Professeur de microbiologie générale et de génétique moléculaire, Faculté de médecine, Université de Louvain, Bruxelles.

Les études de la taxonomie (qui classent les êtres vivants selon leur degré de parenté) et celles de l'évolution (qui analysent l'origine des différents organismes) ont été bouleversées, au cours de notre siècle, par les approches expérimentales apportées par la biologie moléculaire. De sciences morphologiques qu'elles étaient à l'origine, elles sont devenues des disciplines biochimiques et ont largement contribué à donner une base moléculaire à l'évolution des espèces.

## Taxonomie des protistes

Le classement des êtres vivants selon les critères de la mobilité et de la capacité photosynthétique avait abouti à l'établissement des royaumes des plantes et des animaux, en laissant les microbes apatrides. Le royaume des protistes fut introduit ensuite par Haeckel dans le but de caser les organismes microscopiques dépourvus de fonctions d'ensemble et de morphogénèse, deux attributs des êtres supérieurs. Des études ultérieures révélèrent la présence, au sein des protistes, de deux types d'organisa-

tion cellulaire : l'une, pluricompartimentale (ou eucaryote), l'autre, monocompartimentale (ou procaryote). Les protistes supérieurs ou eucaryotes possèdent un noyau et des organelles cytoplasmiques (mitochondries, chloroplastes, lysosomes, appareil de Golgi) pourvus de membranes, alors que ces compartiments sont absents chez les procaryotes. Les protistes supérieurs furent ensuite divisés en protophytes (organismes proches des plantes), protozoaires (organismes proches des animaux) et histérophytes (organismes de type intermédiaire), et les protistes inférieurs en eubactéries (Schizomyces) (pour la plupart non photosynthétiques) et en cyanobactéries (Schizophytes) (capables de photosynthèse avec libération d'oxygène). Sur ces bases, un premier arbre de l'évolution fut construit : il était basé sur des ressemblances morphologiques des êtres vivants, ainsi que sur le développement de formes de vie plus élaborées (eucaryotes) à partir de formes moins évoluées (procaryotes) (figure 1 A).

Ce premier arbre généalogique fut modifié plus récemment, à la suite de la mise en évidence des appareils génétiques des organelles cyto-

### Remerciements

Les données récentes décrites dans cet article sont issues du « FEMS Symposium on Evolution of Prokaryotes » (Federation European Microbiological Societies, Munich, FRG, 16-18 september 1984). L'auteur est reconnaissant au Comité organisateur pour l'invitation au Symposium.

### ADRESSE

C. Cocito : Unité de microbiologie générale et de génétique moléculaire, faculté de médecine, ICP, UCL 7449, avenue Hippocrate 75, B-1200 Bruxelles.

plasmiques, une découverte qui avait insufflé une nouvelle vie à l'ancienne théorie endosymbiotique. En fait, chloroplastes et mitochondries possèdent un appareil génétique propre de type bactérien, c'est-à-dire un génome constitué d'ADN seul (dans les chromosomes nucléaires, on retrouve de l'ADN lié à des ARN et à des protéines), des ribosomes 70S (les ribosomes du reticulum endoplasmique sont de type 80S), des polymérase, des ARNt et également des aminoacyl-ARNt synthétases différentes des polymères cytoplasmiques correspondants [1, 2].

Sur la base de ces études, un nouveau schéma fut proposé. Un ancêtre commun à tous les organismes vivants aurait surgi en premier lieu sur notre planète : il s'agit d'un procaryote anaérobie. Les capacités photosynthétiques et respiratoires se seraient développées ultérieurement en donnant lieu aux bactéries actuelles (eubactéries et cyanobactéries). L'origine des eucaryotes (urcaryote) aurait eu lieu dans une étape ultérieure, grâce à l'établissement de symbioses stables entre bactéries anaérobies (protoeucaryotes), bactéries aérobies (mitochondries) et cyanobactéries (chloroplastes) [3-6]. Ces théories aboutirent à la construction d'un nouvel arbre évolutif qui fut valable jusqu'en 1977 (figure 1 B).

### Découverte des archaebactéries

L'étude actuelle de l'évolution est basée sur l'emploi de marqueurs phylogénétiques qui se doivent d'être complexes, indispensables et universels en même temps. Les seuls types de molécules ayant les qualités requises sont les facteurs génétiques (les gènes et leurs expressions phénotypiques), lesquels se sont révélés, en fait, les meilleurs « outils » pour ce genre d'étude [7]. L'information que ces hauts polymères peuvent nous fournir étant proportionnelle aux détails structuraux qui en ressortent, c'est le développement de techniques de pointe pour l'analyse des fragments macro-moléculaires d'abord, et de leurs séquences ensuite, qui a permis de dévoiler la structure fine

des protéines en un premier temps, puis celle des ARN, et finalement celle des ADN. Ces travaux ont abouti à la découverte d'un nouveau royaume, celui des archaebactéries, et ont permis la construction de nouveaux arbres évolutifs.

Les ribosomes 70S des procaryotes sont formés de 2 sous-unités, l'une petite (30S), l'autre grande (50S) : la première étant engagée dans l'initiation des chaînes peptidiques, et la seconde dans l'élongation. Chaque unité est constituée d'ARNr et de protéines-r. Plus exactement, la petite sous-unité des ribosomes d'*E. coli* renferme un ARNr 16S et 21 protéines, et la grande sous-unité deux ARNr 5S et 23S, ainsi que 32 protéines [8-10]. Chaque molé-

cule d'ARNr ou de protéine-r est unique : chaque structure a donc été sélectionnée au cours de l'évolution (environ  $3 \times 10^9$  années, sur les  $4,5 \times 10^9$  années d'existence de notre planète) comme étant la plus efficiente des nombreuses possibles. L'étude de la structure fine de ces molécules pourrait donc nous fournir des renseignements précieux quant à la parenté des différents organismes, à leur évolution, et aux propriétés d'ancêtres communs.

Ce concept a guidé les travaux de Woese et ses collaborateurs, auxquels on doit la découverte des archaebactéries. L'approche choisie a été celle de l'analyse comparative des ARNr 16S de micro-organismes issus d'habitats singu-

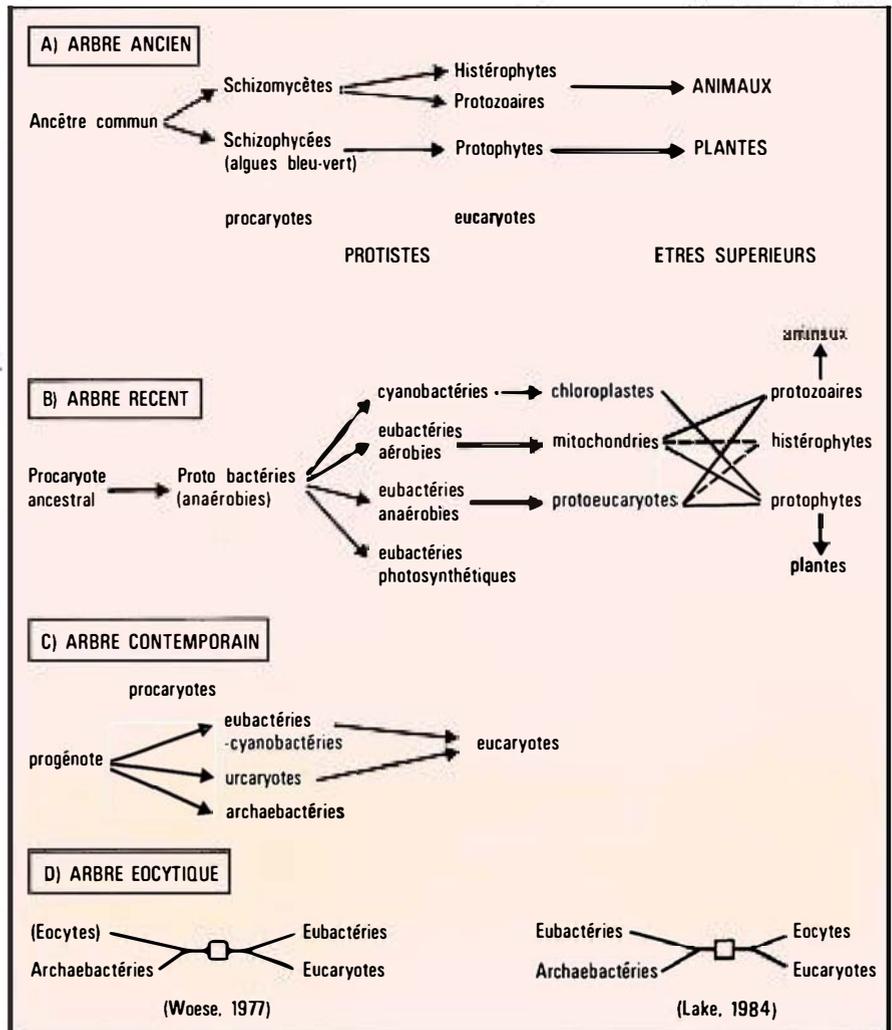


Figure 1. Arbres de l'évolution.

## RÉFÉRENCES

- Gibor A, Granick S. Plasmids and mitochondria: inheritable systems. *Science* 1964; 145: 890-7.
- Preer JR Jr. Extrachromosomal inheritance: hereditary symbionts, mitochondria, chloroplasts. *Annu Rev Genet* 1971; 5: 361-406.
- Cohen SS. Are/Were mitochondria and chloroplasts micro-organisms? *American Scientist* 1970; 58: 281-9.
- Margulis L. Symbiosis and evolution. *Sci Am* 1971; 225: 49-57.
- Cohen SS. Mitochondria and chloroplasts revisited. *American Scientist* 1973; 61: 437-45.
- Schwartz RM, Dayhoff MO. Origins of prokaryotes, eukaryotes, mitochondria, and chloroplasts. *Science* 1978; 199: 395-403.
- Wilson AC, Carlson SS, White TJ. Biochemical evolution. *Ann Rev Biochem* 1977; 46: 573-639.
- Wittmann HG. Components of bacterial ribosomes. *Annu Rev Biochem* 1982; 51: 155-83.
- Lake JA. Evolving ribosome structure: domains in archaeobacteria, eubacteria, and eucaryotes. *Cell* 1983; 33: 318-9.
- Wittmann HG. Architecture of prokaryotic ribosomes. *Annu Rev Biochem* 1983; 52: 35-65.
- Woese CR, Sogin M, Stahl D, Lewis BJ, Bonen L. A comparison of the 16S ribosomal RNAs from mesophilic and thermophilic Bacilli: Some modifications in the Sanger method for RNA sequencing. *J Mol Evol* 1976; 7: 197-213.
- Fox GE, Magrum LJ, Balch WE, Wolfe RS, Woese CR. Classification of methanogenic bacteria by 16S ribosomal RNA characterization. *Proc Natl Acad Sci USA* 1977; 74: 4537-41.
- Fox GE, Pechman KJ, Woese CR. Comparative cataloging of 16S ribosomal ribonucleic acid: molecular approach to prokaryotic systematics. *Int J Syst Bacteriol* 1977; 27: 44-57.
- Magrum LJ, Luehrs KR, Woese CR. Are extreme halophiles actually "bacteria"? *J Mol Evol* 1978; 11: 1-8.
- Zeikus JG. The biology of methanogenic bacteria. *Bacteriol Rev* 1977; 41: 514-41.

liers, sur la base du raisonnement suivant. Puisque les conditions actuelles de vie sur la terre (oxygène, photosynthèse, cycles du carbone, de l'azote et du soufre) sont absolument différentes de celles d'il y a trois milliards d'années, c'est dans des « niches » à caractère primitif que l'on pourrait espérer retrouver les survivants des organismes ancestraux.

L'ARNr 16S est une molécule monocaténaire d'environ 1500 ribonucléotides, qui est enroulée sur elle-même de façon à former une structure secondaire complexe, grâce à l'appariement de bases complémentaires (figure 2). Cela comporte l'établissement de domaines de la molécule, grâce à une alternance de boucles et de tiges : la parenté entre organismes est établie sur la base de la conservation de ces structures. Par exemple, le clivage de cette molécule par la ribonu-

cléase T1 produit une série de fragments pouvant être séparés par chromatographie et par électrophorèse : d'où la possibilité de comparaison de fragments issus d'organismes différents. Ce type d'analyse a été appliqué à l'étude de différents procaryotes, mais aussi d'eucaryotes, qui possèdent un ARNr 18S dans la petite sous-unité des ribosomes cytoplasmiques, et des ARNr 16S dans les ribosomes chloroplastiques et mitochondriaux. L'analyse des résultats ainsi obtenus a révélé l'existence d'un groupe d'organismes, situé à part tout à la fois des eucaryotes et des procaryotes conventionnels. Woese et ses collaborateurs ont appelé ces organismes aberrants « archaebactéries », pour indiquer qu'il s'agissait d'une sorte d'ancêtre des bactéries actuellement existant sur la terre [11-14]. Aujourd'hui, à la suite de nombreux travaux, le concept d'archaebactérie

## \* GLOSSAIRE \*

### Paroi bactérienne :

L'enveloppe est constituée de plusieurs haut-polymères interconnectés, qui possèdent des structures différentes dans les différents organismes et sont, dès lors, d'une grande valeur taxonomique. La couche de base, le peptidoglycane, est constituée d'un polysaccharide linéaire fait d'unités alternées d'N-acétyl-glucosamine et de son ester lactyl, l'acide muramique. A ce dernier est relié un tétrapeptide dont un des acides aminés possède deux groupements  $NH_2$  (lysine ou son dérivé bicarboxylique, acide diaminopimélique), ce qui permet l'édification d'un réseau tridimensionnel responsable de la résistance du peptidoglycane. La couche suivante est représentée par l'acide teichoïque ou l'arabino-galactanemycolate dans les Gram-positif, et par un lipopolysaccharide-polypeptide (endotoxine) dans les Gram-négatif.

### Bases pyrimidiniques :

A l'hexahétérocycle pyrimidinique porteur d'un OH en  $C_2$  sont attachées les fonctions suivantes :  $NH_2$  en  $C_6$  (cytosine), OH en  $C_6$

(uracil), OH en  $C_6$  et  $CH_3$  en  $C_5$  (thymine). Dans les nucléotides correspondants (cytidine, uridine et thymidine), le  $C_1$  d'une molécule de ribose forme un lien glycosidique avec le  $N_1$  pyrimidinique; dans la pseudouridine le lien se fait avec le  $C_5$  de l'uracil.

### Lipides membranaires :

Dans une partie des lipides de tous les organismes, les groupements alcool du glycérol sont engagés dans un lien ester avec les groupements carboxyles des acides gras. Dans les archaebactéries, un lien type éther est établi entre groupements alcool du glycérol d'une part et des alcools méthylés (phytanols) d'autre part.

### Séquences de fixation :

Au niveau de l'ADN : le promoteur pour l'attachement de l'ARN polymérase (synthèse d'ARN messenger); au niveau de l'ARNm : les séquences polypuriniques Shine-Dalgarno ( $5' \dots AGGAGG \dots 3'$ ) qui précèdent de 4 à 7 bases le codon d'initiation AUG, et qui fixent le ribosome (traduction du message en protéines).

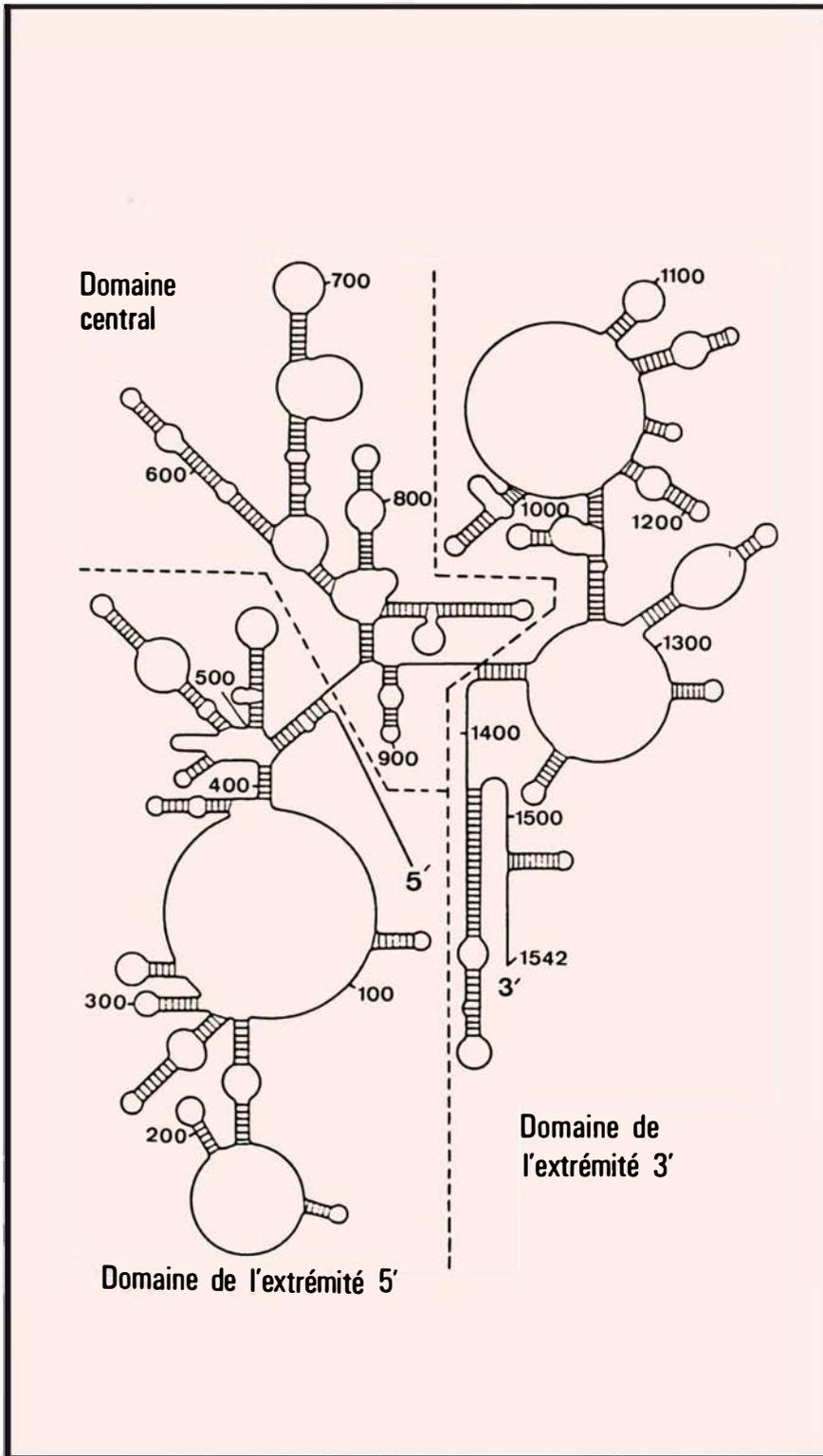


Figure 2. *Structure primaire de l'ARNr de la petite sous-unité ribosomique bactérienne.* L'établissement de la séquence en bases de l'ARNr 16S a permis l'élaboration d'une structure complexe formée par des « boucles » monocaténaïres et des « tiges » bicaténaïres (appariement A-U et G-C par des ponts hydrogène). Le schéma de la molécule avec ses trois domaines sert de référence pour les études phylogénétiques.

mjs n° 8, vol. 2, octobre 86

peut être considéré comme étant définitivement acquis.

### Propriétés biologiques et classification

Une caractéristique commune à toutes les archaebactéries est leur distribution écologique insolite : il s'agit d'habitats interdits à la plupart des bactéries et cyanobactéries conventionnelles. Les propriétés de ces « niches » sont celles qui paraissent avoir existé lorsque la vie s'est établie sur la terre : la classification des archaebactéries reflète ces propriétés écologiques. Les archaebactéries peuvent être divisées en trois grands groupes [15] :

(a) les **méthanogènes** sont des anaérobies strictes produisant la dégradation de substrats organiques et la formation d'hydrocarbures. En présence d' $H_2$ , ils sont capables de réduire le  $CO_2$  et les substrats à 1 carbone (1 C) (notamment le formate) pour produire du méthane selon une voie métabolique unique. On les retrouve sur le fond des océans et des lacs, mais également dans les intestins et le rumen des animaux.

(b) les **halophyles extrêmes** sont des aérobies se développant dans des bassins à haute concentration saline (Grand Lac Salé, Mer Morte, bassins d'évaporation d'eau de mer). Ces organismes sont incapables de vivre hors d'un habitat halophile (solutions salines proches de la saturation), car ils se servent du gradient osmotique pour le transfert de molécules à travers la membrane cellulaire.

(c) les **thermoacidophiles** sont des aérobies qui vivent dans des sources thermales très acides. Ils poussent à des températures proches du point d'ébullition de l'eau et à des pH proches de 1, et ils se servent d'un gradient de pH pour le flux transmembranaire de pré-curseurs. Certains organismes de ce groupe ont un métabolisme dépendant du soufre.

Quatre types morphologiques d'archaebactéries ont été décrits : (a) formes allongées; (b) formes sphériques isolées; (c) formes en paquets de sphères (sarcina); (d) formes spirillaires. Par ailleurs, on a trouvé des archaebactéries

Gram-positives et Gram-négatives, chimiosynthétiques et photosynthétiques. L'importance conceptuelle de cette hétérogénéité sera discutée par la suite. Une autre particularité des archaebactéries est l'absence d'une vraie paroi entourant la membrane cellulaire. Une propriété unique des protistes procaryotes est la présence d'une paroi en plusieurs couches pouvant représenter jusqu'à la moitié du poids sec de la cellule. La résistance bactérienne aux variations de pression osmotique du milieu est liée à la paroi, comme le démontre la lyse survenant à la suite de la digestion enzymatique de celle-ci ou à l'inhibition de sa synthèse. La paroi archaebactérienne est fortement réduite par rapport à celle des eubactéries, et dans certains thermophiles, elle est constituée d'un ensemble de monomères protéiques rappelant l'agencement des capsides virales (*figure 3*) [16]. Une découverte importante pour l'étude de l'évolution a été la mise en évidence d'une hétérogénéité génétique chez les archaebactéries. Rien que dans les ADN des méthanogènes, on a décrit des valeurs du pourcentage molaire en guanine + cytosine (% GC) allant de 25 à 55 (d'habitude on retrouve des écarts de moins de 5 % à l'intérieur d'une espèce, et de moins de 10 % à l'intérieur d'un genre). Ceci prouve que le royaume archaebactérien renferme un éventail d'espèces presque aussi large que celui des eubactéries, et justifie tout à fait la thèse développée par Woese.

### Propriétés biochimiques

Voici certains traits métaboliques et structuraux spécifiques des archaebactéries :

(a) **Absence de peptidoglycane\***. Le peptidoglycane ou muréine représente la couche majeure de la paroi bactérienne : il s'agit d'un glycopeptide synthétisé par une voie métabolique unique dans la nature.

Chez les archaebactéries, on n'a pas découvert de peptidoglycane ni ses deux constituants de base, l'acide muramique et l'acide diamilique [16].

\* voir glossaire page 438.

(b) **Présence de lipides polyisoprénoides type éther\***. La majorité des lipides eubactériens et eucaryotes sont saponifiables (liaison ester d'acides gras linéaires avec le glycérol) : ceux-ci sont remplacés chez les archaebactéries par des phytanols ramifiés et méthylés\*, qui sont liés par des liaisons éther au glycérol [17].

(c) **Absence de thymine dans l'ARNt**. Chez les eubactéries et les eucaryotes, les ARNt contiennent des bases modifiées dont la thymine (en remplacement de l'uracil) : dans les ARNt des archaebactéries, on retrouve la pseudouridine\* à la place de la thymine.

(d) **Structure unique des ARN ribosomaux (ARNr)**. L'analyse comparative des ARNr 5S, 16S et 23S (certaines de ces molécules ont été séquencées intégralement et leur structure secondaire établie) a révélé l'unicité des ARNr archaebactériens, qui diffèrent aussi bien des ARNr eubactériens que des molécules homologues retrouvées chez les eucaryotes.

(e) **Un ARNt initiateur à méthionine**. L'aminocyl-ARNt, se liant à la sous-unité 30S lors de l'initiation de la synthèse protéique, est porteur de formyl-méthionine chez les eubactéries. L'ARNt initiateur porte la méthionine aussi bien chez les archaebactéries que chez les eucaryotes.

(f) **Présence d'un facteur d'élongation sensible à la toxine diphtérique**. La toxine diphtérique catalyse l'inactivation par ribosylation des facteurs d'élongation eEF-2 des eucaryotes et EFG des archaebactéries, alors que la toxine n'a aucune action sur le facteur d'élongation correspondant EFG des eubactéries [18, 19].

(b) **Présence de gènes interrompus**. Chez les eucaryotes, les séquences « exprimées » ou exons sont interrompues par des séquences d'intercalation, dites « silencieuses » (les introns).

On retrouve ce phénomène des gènes interrompus également chez les archaebactéries, où des séquences de 15 à 25 paires de bases (séquences comparables aux « introns » des eucaryotes) ont été mises en évidence dans certains gènes.

### RÉFÉRENCES

16. Kandler O, König H. Chemical composition of the peptidoglycan-free cell walls of methanogenic bacteria. *Arch Microbiol* 1978; 118: 141-52.
17. Makula RA, Singer ME. Ether-containing lipids of methanogenic bacteria. *Biochem Biophys Res Commun* 1978; 82: 716-22.
18. Kessel M, Klink F. Archaeobacterial elongation factor is ADP-ribosylated by diphtheria toxin. *Nature* 1980; 287: 250-1.
19. Kessel M, Klink F. Elongation factors of the extremely halophilic archaebacterium *Halobacterium cutirubrum*. *Eur J Biochem* 1981; 114:481-6.

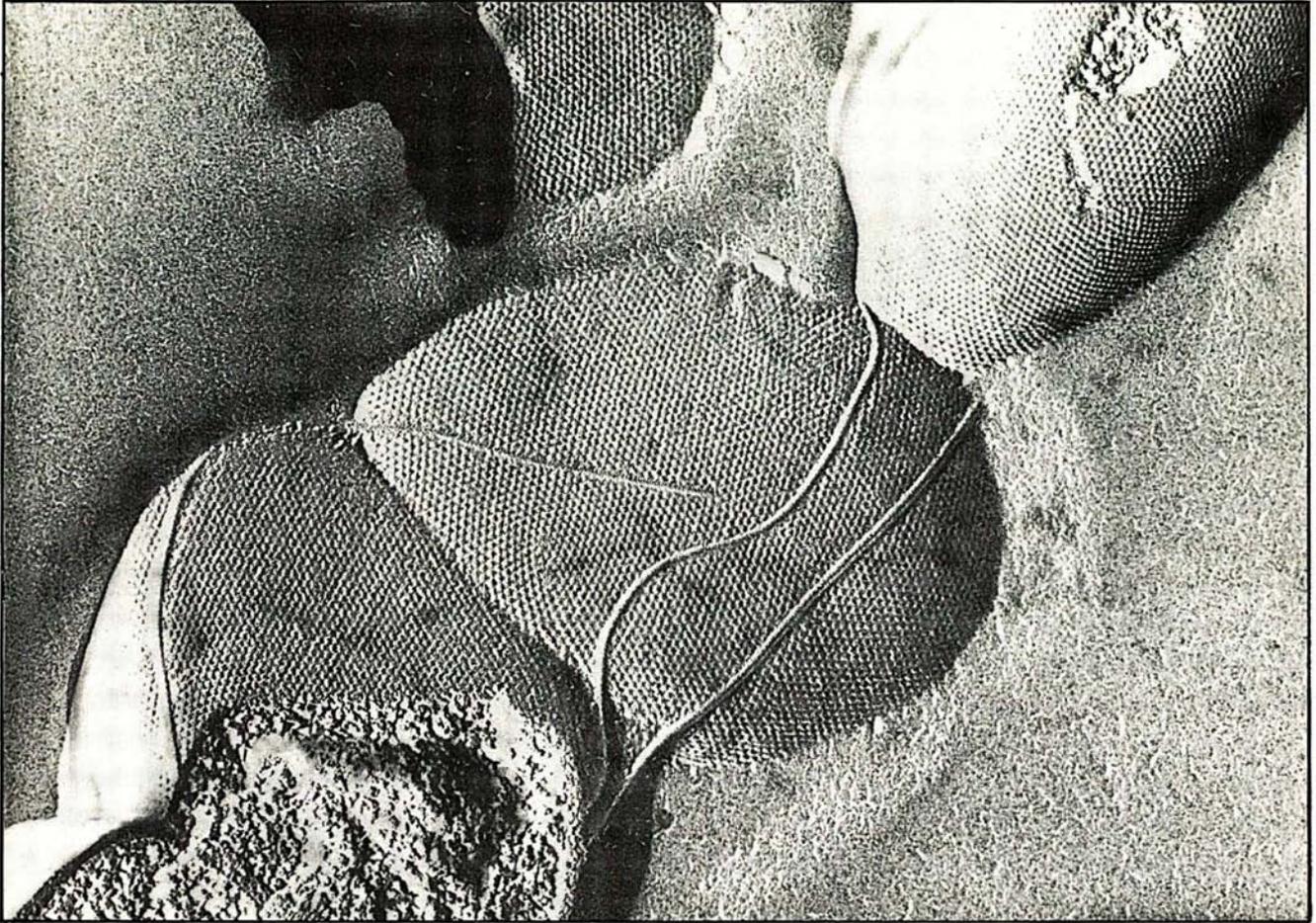
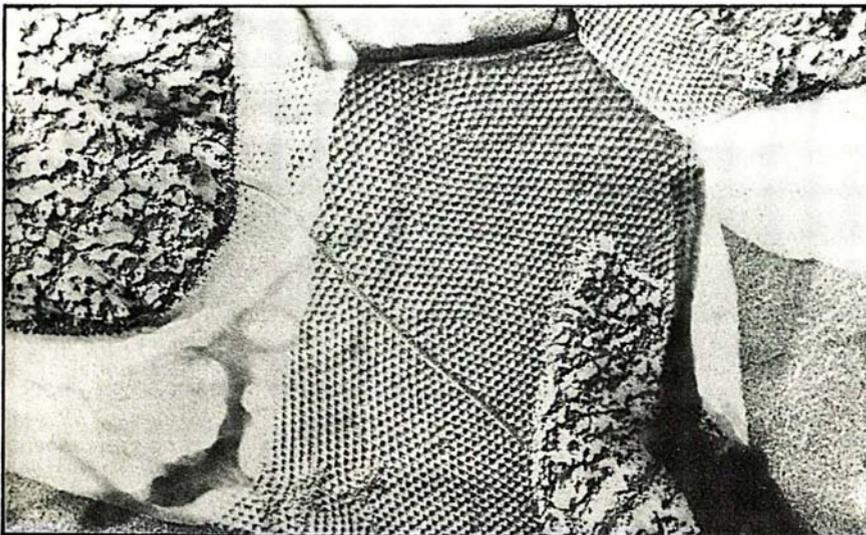


Figure 3. A et B. *Micrographies électroniques de Methanogenium marisnigri*. Ces remarquables photos prises au microscope électronique à balayage par le Dr Frank Mayer (Institut für Mikrobiologie, Universität Göttingen, Allemagne) montrent la paroi unique d'une archaebactérie méthanogène venant du fond de la Mer Noire. On peut remarquer l'agencement des sous-unités protéiques ressemblant à celui des capsomères viraux. Les agrandissements finaux sont respectivement de 71 000 et de 150 000 fois.



## RÉFÉRENCES

20. Schmid G, Böck A. The ribosomal protein composition of five methanogenic bacteria. *Zbl Bakt Hyg I* 1982; C3: 347-53.
21. Schmid G, Pecher T, Böck A. Properties of the translational apparatus of archaeobacteria. *Zbl Bakt Hyg I* 1982; C3: 209-17.
22. Hilpert R, Winter J, Hammes W, Kandler O. The sensitivity of archaeobacteria to antibiotics. *Zbl Bakt Hyg I* 1981; C2: 11-20.
23. Pecher T, Böck A. In vivo susceptibility of halophilic and methanogenic organisms to protein synthesis inhibitors. *FEMS Microbiol Lett* 1981; 10: 295-7.
24. Elhardt D, Böck A. An in vivo polypeptide synthesizing system from methanogenic bacteria: sensitivity to antibiotics. *Mol Gen Genet* 1982; 188: 128-34.
25. Cocito C. Antibiotics of the virginiamycin family, inhibitors which contain synergistic components. *Microbiol Rev* 1979; 43: 145-98.
26. Cocito C. Properties of virginiamycin-like antibiotics (synergimycins), inhibitors containing synergistic components. In: Hahn FE, Corcoran JW, eds. *Antibiotics*. Berlin: Springer Verlag, 1983: 296-332.
27. Di Giambattista M, Hummel H, Böck A, Cocito C. Action of synergimycins and macrolides on in vivo and in vitro protein synthesis in archaeobacteria. *Mol Gen Genet* 1985; 199: 323-9.
28. Woese CR, Fox GE. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc Natl Acad Sci USA* 1977; 74: 5088-90.
29. Balch WE, Magrum LJ, Fox GE, Wolfe RS, Woese CR. An ancient divergence among the bacteria. *J Mol Evol* 1977; 9: 305-11.
30. Woese CR, Magrum LJ, Fox GE. Archaeobacteria. *J Mol Evol* 1978; 11: 245-52.
31. Balch WE, Fox GE, Magrum LJ, Woese CR, Wolfe RS. Reevaluation of a unique biological group. *Microbiol Rev* 1979; 43: 260-96.
32. Lake JA, Henderson E, Oakes M, Clark MW. Eocytes: a new ribosome structure indicates a kingdom with a close relationship to eukaryotes. *Proc Natl Acad Sci USA* 1984; 81: 3786-90.
33. Henderson E, Oakes M, Clark MW, Lake JA, Matheson AT, Zillig W. A new ribosome structure. *Science* 1984; 225: 510-2.

(h) **Promoteurs spéciaux.** La transcription des gènes de structure débute par l'attachement de l'ARN polymérase à des promoteurs, qui sont différents pour les eucaryotes, les procaryotes et les archaebactéries\*. A ces dernières, en particu-

lier, manqueraient les séquences « Shine-Dalgarno »\* qui sont spécifiques des eubactéries.

(i) **Propriétés singulières des protéines ribosomales (protéines-r).** Le nombre des protéines-r est différent chez différents groupes

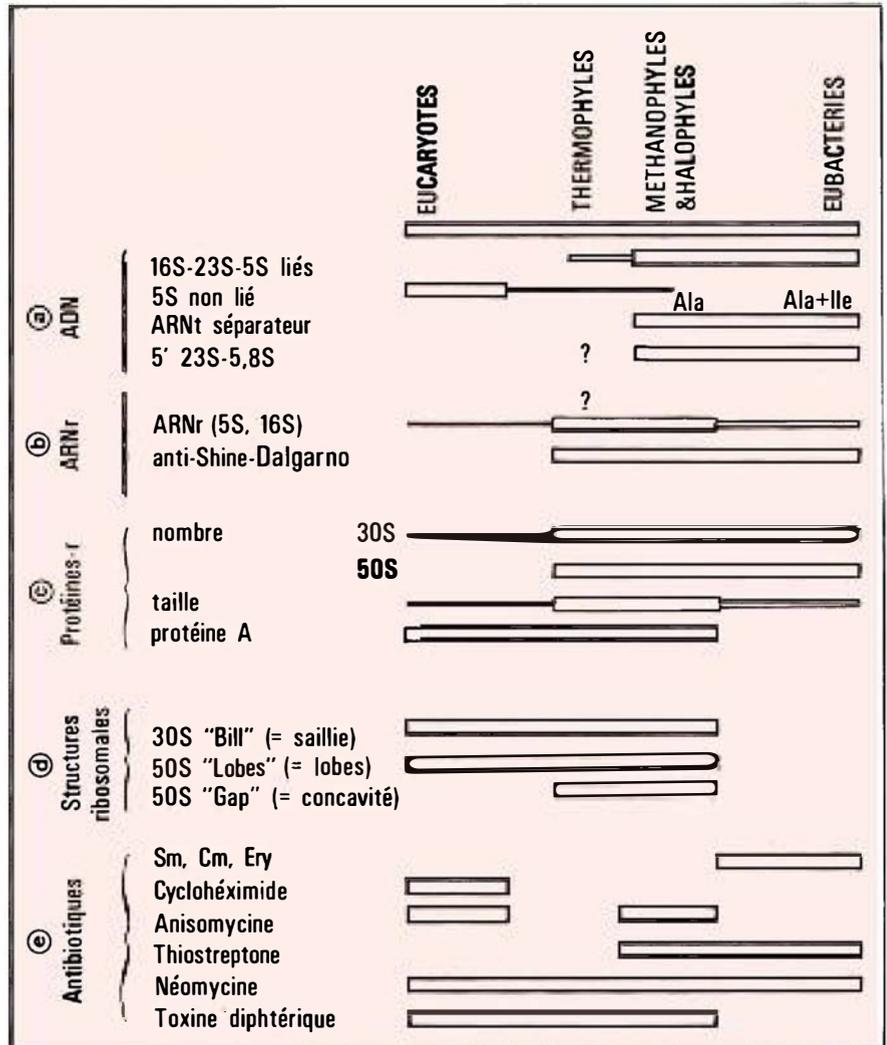


Figure 4. **Diagramme des propriétés de l'appareil de traduction des différents organismes.** Dans ce diagramme, repris avec modifications de A. Böck, l'existence de propriétés communes entre Eucaryotes (à gauche), Eubactéries (à droite) et Archaeobactéries (au centre) est indiquée par un trait dont l'épaisseur est proportionnelle au degré d'homologie. Les paramètres considérés sont : (a) les gènes pour les ARN ribosomiaux (ARNr) liés ou non, ainsi que les séquences 5' de l'ARNr 23S homologues à l'ARN 5,8S des eucaryotes; (b) les structures des ARNr (voir figure 1), ainsi que les séquences hybridant avec le motif de Shine-Dalgarno = anti-Shine-Dalgarno (voir glossaire); (c) le nombre et la taille des protéines-r des sous-unités ribosomales 30 et 50S; (d) certains traits spécifiques des ribosomes (voir figure 6); (e) la sensibilité à différents inhibiteurs (antibiotiques et toxines) [le premier groupe comprenant les aminoglycosides (Sm), le chloramphénicol (Cm) et les macrolides (Ery) qui sont spécifiques des ribosomes 70S et le deuxième groupe la cycloheximide (Cyc) spécifique des ribosomes 80S]. Ala = alanine; Ile = isoleucine.

d'archaebactéries par rapport aux eubactéries (52 pour l'*E. coli*, 54 pour *Methanococcus* et 64 pour *Sulfolobus*). En outre, les protéines-r des archaebactéries sont moins basiques que celles des eubactéries, et celles des halophiles extrêmes sont nettement acides [20, 21]. Les 52 protéines-r d'*E. coli*, aujourd'hui entièrement séquencées, pourront servir de référence pour les protéines-r archaebactériennes dont l'analyse est en cours dans plusieurs laboratoires.

(j) « Schéma » unique de sensibilité aux inhibiteurs de la synthèse d'acides nucléiques. Nous citerons, à titre d'exemple, l'inhibi-

tion de l'ARN polymérase. L' $\alpha$ -amanitine inhibe l'ARN polymérase II des eucaryotes et la rifampicine l'ARN polymérase des eubactéries. Par contre, les archaebactéries sont résistantes aux deux inhibiteurs [22].

(k) Susceptibilité très particulière aux inhibiteurs de la synthèse protéique. L'analyse comparative de la sensibilité déployée par les trois types d'organismes a permis de partager les inhibiteurs de la synthèse protéique en cinq groupes : antibiotiques actifs seulement sur les eubactéries (érythromycine), ou les archaebactéries, ou les eucaryotes (cycloheximide), soit sur

deux groupes (anisomycine pour les eucaryotes et les archaebactéries), soit sur les trois (puromycine) [23, 24]. Chez les eubactéries, on observe un antagonisme entre virginiamycine A et macrolides, et un synergisme entre virginiamycines A et B [25, 26]. Les archaebactéries sont insensibles aux trois groupes d'antibiotiques isolés : toutefois, chez les méthanogènes, les virginiamycines A et B ensemble exercent une action inhibitrice remarquable [27].

L'ensemble de ces données montre clairement que les archaebactéries constituent un groupe d'organismes biochimiquement distinct aussi bien des eubactéries que des eucaryotes (figure 4).

### Arbres généalogiques récents

Sur la base des données exposées ci-dessus, Woese a proposé un nouveau schéma évolutif, qui prévoit l'origine indépendante des eubactéries-cyanobactéries d'une part, des archaebactéries et des eucaryotes d'autre part (figure 1 C et figure 5) [28-31]. Et, en fait, les archaebactéries, tout en partageant avec les eubactéries une organisation cellulaire de type procaryote, diffèrent de celles-ci sur de nombreux points qui les rapprochent, par contre, des eucaryotes.

Le schéma de Woese, qui a été confirmé et complété par de nombreuses études au cours de la dernière décennie, a été remis en cause par des travaux récents de Lake et collaborateurs, consacrés à l'analyse de la morphologie ribosomale par des techniques de microscopie électronique [9]. Selon ces études, les sous-unités ribosomales retrouvées dans la nature peuvent être classées en quatre types morphologiques, grâce à la présence d'appendices particuliers correspondant à des protéines-r spéciales. Ainsi, la tête de la petite sous-unité présente une protubérance (« bill » = bec) aussi bien dans le cas des archaebactéries que des eucaryotes, mais seulement les organismes sulfo-dépendants partagent avec les eucaryotes la présence de deux protubérances du corps de la 30 S (« lobes ») (figure 6 A). De plus, la

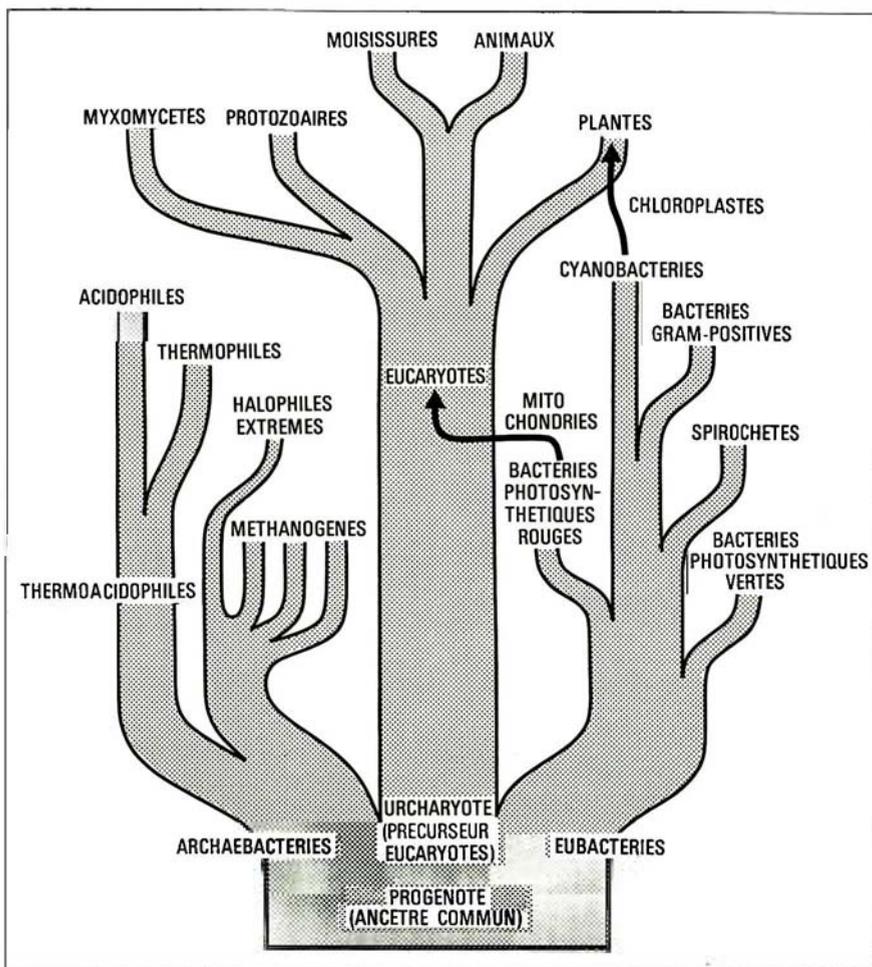


Figure 5. *Arbre généalogique des êtres vivants d'après C. R. Woese.* Cet auteur a proposé l'origine (à partir d'un hypothétique ancêtre commun dit progenote) de trois royaumes : les archaebactéries, les eubactéries et les eucaryotes. Le dernier groupe a évolué à partir d'un postulé ancêtre commun.

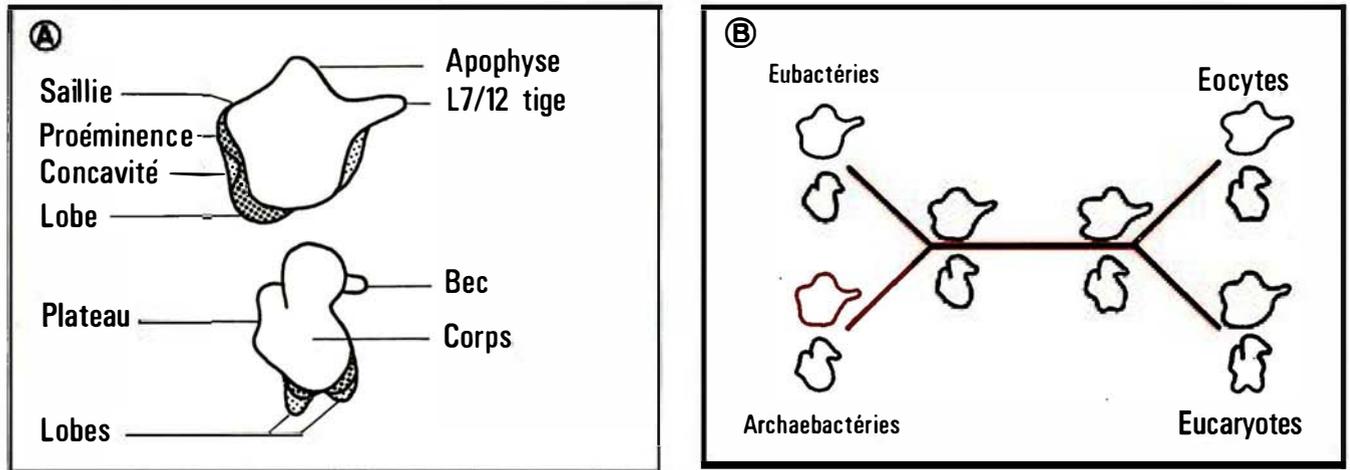


Figure 6. *L'évolution des sous-unités ribosomales.* A. Structure de la grande sous-unité (partie supérieure) et de la petite sous-unité (partie inférieure). Les structures spécifiques des eucaryotes sont en pointillés fins et celles des éocytes sont en pointillés épais. B. Évolution de la structure ribosomale selon l'arbre esquissé en figure 1 D. D'après [32] et [33].

grande sous-unité ribosomique possède deux protubérances latérales (« bulge » = proéminence et « lobe » = lobe) aussi bien chez les sulfo-bactéries que chez les eucaryotes (avec la différence que chez les premiers seulement ces protubérances sont séparées par une coupure) (figure 6 B [32, 33]). Les ribosomes des archaeobactéries sulfo-dépendantes paraissent donc être des entités uniques, différentes des ribosomes des autres êtres vivants. Par ailleurs, ces mêmes sulfo-bactéries ont d'autres propriétés singulières, telles que la présence dans le génome d'« introns » semblables à ceux mis en évidence chez les eucaryotes, et l'existence d'ARN polymérase ayant des sous-unités semblables à celles des eucaryotes. En outre, les séquences des ARNr 5S et des ARNt initiateurs de *Sulfolobus* se sont révélées plus proches des molécules correspondantes des eucaryotes que de celles des autres procaryotes. Enfin, les ARN messagers de *Sulfolobus* possèdent des séquences polyadénylées qui sont caractéristiques des eucaryotes, et qui n'ont pas été retrouvées chez les eubactéries. Sur la base de toutes ces données,

Lake et collaborateurs ont proposé un nouveau modèle d'arbre évolutif qui voit l'origine, à partir d'un ancêtre commun, de quatre royaumes distincts représentés par les eucaryotes, les eubactéries (incluant les cyanobactéries), les archaeobactéries et les éocytes (appelés jusqu'à présent archaeobactéries sulfo-dépendantes) (figure 6 A) [32, 33]. Les deux modèles de Woese (1977) et de Lake (1984) sont représentés ensemble, pour comparaison, dans la figure 1 D. Le schéma de Lake indique une séparation tardive entre les éocytes et les eucaryotes d'une part, et entre les archaeobactéries et les eubactéries d'autre part (figure 1 D et 6 A). L'importance des études décrites dans cet article découle du fait qu'elles portent sur une partie considérable de l'âge de la terre. Les micro-organismes, les seuls habitants de notre planète pendant  $2,5 \times 10^9$  années (les organismes supérieurs ayant existé pendant un laps de temps cinq fois moindre) peuvent être considérés comme une sorte de fossiles vivants, qui portent inscrits dans leurs molécules la longue histoire de l'origine et de l'évolution de la vie ■

## Summary

Archaeobacteria are procaryotes with properties different from those of both eubacteria and cyanobacteria, but with a similar genomic heterogeneity. The three archaeobacterial groups (methanogens, halophiles and thermoacidophiles) are found within unusual niches mimicking the Earth  $3 \times 10^9$  years ago. Ribosomes, high polymers and some low molecular weight compounds isolated from archaeobacteria differ from the corresponding molecules of either eucaryotes or eubacteria. The evolutionary tree built on this ground, proposes the origin as independent phyla of eubacteria/cyanobacteria, archaeobacteria and eucaryotes: the latter giving rise to eucaryotes through a stable symbiosis with eubacteria (mitochondria) and cyanobacteria (chloroplasts). This scheme has been modified following the discovery of the eocytes (sulfo-dependent archaeobacteria) as an independent group, according to the morphology of ribosomal subunits.

## TIRÉS A PART

C. Cocito : Unité de microbiologie générale et de génétique moléculaire, faculté de médecine, ICP, UCL 7449, avenue Hippocrate 75, B-1200 Bruxelles.