Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 104 (1981)

Artikel: Les Archébactéries : un troisième règne?
Autor: Aragno, Michel
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89173

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

INSTITUT DE BOTANIQUE, UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL

LABORATOIRE DE MICROBIOLOGIE

LES ARCHÉBACTÉRIES: UN TROISIÈME RÈGNE?

par

MICHEL ARAGNO[1]

AVEC 5 FIGURES

C'est probablement dans la structure de son cerveau qu'il faut trouver la raison fondamentale qui a poussé l'homme à grouper les objets naturels, et particulièrement les êtres vivants, à l'intérieur d'une *classification*. Il s'est rapidement rendu compte que, si certains organismes étaient fort différents (un chien et un sapin, par exemple), d'autres se ressemblaient étroitement (chien et loup, par exemple), tandis que le même chien pouvait présenter des degrés divers de ressemblance avec un renard, un chat, un phoque, un lapin, un lézard, une grenouille, une truite ou une éponge. Un système *hiérarchisé* s'est donc tout naturellement imposé, les individus étant groupés en espèces, les espèces en genres, les genres en familles, ordres, classes, embranchements et finalement ces derniers en règnes. L'idée de superposer une évolution phylétique à une telle classification, qui nous paraît maintenant toute naturelle, n'est venue que bien plus tard. Aussi longtemps qu'il n'était pas possible de quantifier de manière objective le degré de ressemblance (et donc de dissemblance) entre les objets étudiés, de telles classifications étaient liées à des considérations intuitives, et donc subjectives. A l'intérieur d'un groupe donné, il y avait donc autant de classifications différentes que de classificateurs, ce qui a probablement valu aux sciences biologiques d'être considérées comme des sciences, sinon fausses, du moins in..exactes!

S'il est difficile de savoir ce qu'est une espèce («l'espèce est ce qu'un spécialiste du groupe en question considère comme une espèce»), il est bien plus difficile encore de définir un règne, qui groupe des organismes d'affinités très lointaines: en quoi une éponge ressemble-t-elle plus à un chien qu'à un sapin?

Autrefois, on distinguait deux règnes d'êtres vivants: le règne animal, qui groupait des organismes doués de «sentiment» et le règne végétal, comprenant des organismes «non sensibles» (DE CANDOLLE 1813). A la notion de sensibilité venaient se greffer celles de mouvement et de

[1] Texte d'une conférence donnée à la S.N.S.N. le 16 janvier 1981.

prédation, tandis que les végétaux se caractérisaient par une attitude plus «passive». La notion de photosynthèse, comprise plus tard, est venue renforcer cette idée.

Cette distinction tenait assez bien aussi longtemps qu'on considérait les formes «évoluées», et l'idée de douter de l'appartenance du chien au règne animal, et du sapin au règne végétal, ne viendrait à personne. Mais que penser alors d'organismes comme les Euglènes? Ces êtres unicellulaires possèdent des chloroplastes. Ce sont donc des végétaux, des *algues*. Ils possèdent aussi des flagelles et une tache oculaire; on peut en outre, par un traitement à la streptomycine, obtenir des cellules dépourvues de chloroplastes et présentant un métabolisme purement hétérotrophe: ce sont alors de véritables cellules animales. La distinction animal-végétal ne tient plus lorsque l'on considère les microorganismes: champignons, algues microscopiques, protozoaires, myxomycètes, bactéries, etc. Par commodité, on a alors proposé de les réunir dans une catégorie particulière, les *protistes*. C'était éluder le problème, bien plus que le résoudre, et la catégorie des protistes est encore plus difficile à délimiter que celle des végétaux ou des animaux.

Le développement des techniques cytologiques, tout d'abord, puis la microscopie électronique, nous ont permis de prendre en considération l'*organisation intracellulaire*. Il est alors apparu clairement qu'on avait affaire à deux types d'organisation complètement différents:

Type eucaryote: le noyau est entouré d'une double membrane et se divise par mitose. L'ADN est lié à des protéines basiques (histones). Le cytoplasme est très différencié: vacuoles, réticulum endoplasmique, dictyosomes sont présents. Il contient en outre des mitochondries et (chez les végétaux) des plastes. Les ribosomes sont gros (80S). On ne rencontre jamais d'acide poly-β-hydroxybutrique, mais souvent des triglycérides de réserve. La paroi est absente (animaux) ou de compositions diverses (champignons, algues, plantes) mais ne contient jamais de peptidoglycane. Les flagelles sont constitués d'une paire centrale de microfibrilles entourée de neuf paires périphériques. Certaines cellules (animales) peuvent présenter des mouvements amiboïdes et/ou des phénomènes de phagocytose et de pinocytose.

Type procaryote: le noyau n'est pas entouré d'une membrane, et ne se divise pas par mitose. L'ADN n'est pas lié à des protéines basiques. Le cytoplasme est relativement peu différencié: pas de vacuoles, de réticulum endoplasmique, de dictyosomes; ni mitochondries, ni plastes. Les ribosomes sont petits (70S). On ne rencontre jamais de triglycérides de réserve, mais souvent, en revanche, de l'acide poly-β-hydroxybutyrique (un polyester!). La paroi contient typiquement un peptidoglycane: la muréine (fig. 4). Les flagelles sont constitués d'un unique filament formé d'unités protéiques. Les cellules ne manifestent jamais de mouvements amiboïdes, de phagocytose ou de pinocytose.

Il n'y a pas d'intermédiaires connus entre ces deux types d'organisation. Tout organisme peut être rattaché sans risque de confusion à l'une ou à l'autre catégorie. Les organismes reconnaissables morphologiquement comme des bactéries, des actinomycètes et des algues bleues sont des

Procaryotes, de même probablement que les chloroplastes et les mitochondries (voir plus bas). Les animaux uni- et pluricellulaires, les champignons (y compris les levures et les Myxomycètes), les algues (autres que bleues) et les plantes sont des *Eucaryotes*.

Nous noterons toutefois que la plupart des caractères qui définissent la cellule procaryote sont *négatifs* : absence des structures propres à la cellule eucaryote. La cellule procaryote est ainsi mal définie pour elle-même et une telle définition pourrait recouvrir des organismes au moins aussi dissemblables entre eux qu'ils ne le sont des Eucaryotes.

Comment alors *mesurer* le degré de similitude entre organismes, à une échelle permettant de prendre en considération *tous* les êtres vivants sur une base *objective* et *quantitative*. L'approche taxonomique classique, qui consiste à comparer les *phénotypes* des organismes, n'est plus possible ici : les différences qualitatives sont trop importantes.

La présence, chez les êtres vivants, de macromolécules telles que les *protéines* et les *acides nucléiques* permet d'envisager une autre taxonomie, basée sur la comparaison des séquences des unités de ces macromolécules. En effet, ces dernières représentent de très longs « mots » composés à partir d'un alphabet de *quatre* lettres (pour les acides nucléiques) ou de *vingt* (pour les protéines), mots qui ne sont pas formés au hasard, mais reproduits identiquement à eux-mêmes à partir d'un modèle (« dictionnaire ») contenu dans l'acide désoxyribonucléique. Seuls des changements accidentels, les *mutations*, pourront modifier ce vocabulaire. La plupart de ces mutations seront d'ailleurs éliminées, soit par la faculté qu'a la cellule de les *réparer*, soit par le fait que, dans leur immense majorité, elles se traduisent par une diminution d'activité entraînant un affaiblissement de l'organisme qui les a subies : celui-ci sera alors éliminé. Ces mots, ces séquences, représentent donc des structures *conservatrices* qui n'évoluent que très lentement.

Il s'agit donc de trouver une structure macromoléculaire adéquate pour le but que nous nous sommes fixés, qui est la comparaison de *tous* les êtres vivants. Une telle structure doit répondre à un certain nombre de conditions :

— Elle doit être présente, sous une forme *homologue*, chez tous les êtres vivants.

— Elle doit être très *conservative* ; elle doit donc avoir évolué assez lentement pour que, chez les organismes les plus différents, une homologie de séquence soit encore mesurable.

— Elle doit être aisée à purifier et à isoler.

— Sa taille doit être suffisante pour permettre une comparaison statistiquement valable, tout en étant assez limitée pour que la détermination des séquences ne soit pas rendue trop ardue.

Les ribosomes sont de petits appareils moléculaires au niveau desquels se fait la synthèse des protéines, à partir d'un modèle représenté par l'ARN messager et d'« éléments de construction » (acides aminés) apportés par les ARN de transfert. Leur structure est très semblable chez tous les organismes : ils sont formés de deux sous-unités : une grande et une petite (fig. 1).

Ils sont composés d'acides ribonucléiques de structure (ARN ribosomiques) et de protéines. Les ARN ribosomiques sont au nombre de 3 (parfois 4), soit un grand (23S chez les Procaryotes, 28S chez les Eucaryotes), un moyen (16S chez les Procaryotes, 18S chez les Eucaryotes) et un (parfois deux) plus petits, environ 5S. Les protéines sont au nombre d'une cinquan-

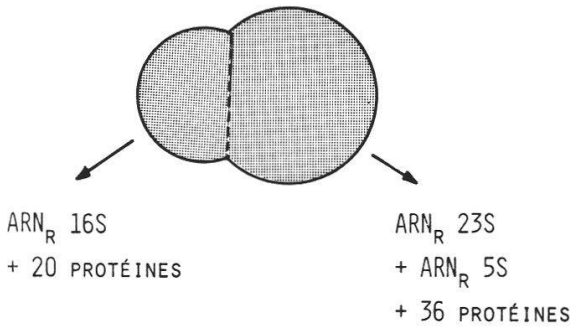

Fig. 1 Schéma d'un ribosome 70S bactérien *(Escherichia coli)*.

taine (56 chez *Escherichia coli*). Il est très vraisemblable qu'il s'agisse de structures homologues chez tous les êtres vivants. Les séquences des ARN ribosomiques sont très conservatives. Il est relativement aisé d'isoler et de purifier des ribosomes, qui sont abondants et ont une dimension bien précise, et d'en séparer ensuite les constituants. Les acides nucléiques sont peu nombreux et de tailles bien différentes, on peut donc « facilement » les séparer. Les ARN 23S sont un peu grands (env. 3000 nucléotides) et la détermination de leurs séquences se heurterait à des difficultés techniques considérables. Les ARN 5S sont en revanche un peu petits (120 unités); ils ont été tout de même utilisés dans un nombre limité d'études (HORI et OSAWA 1979). La détermination de la séquence complète d'un ARN 16S (env. 1540 unités) pose encore des problèmes ardus; pour le but visé ici, il suffit de réaliser une détermination partielle : par hydrolyse de l'ARN ribosomal au moyen de la ribonucléase T_1, on obtient des fragments (oligonucléotides) terminés par une guanidine. On dresse le catalogue de ces fragments pour l'ARN$_r$ 16S de chaque organisme étudié. En ne tenant compte que des fragments à six nucléotides ou plus, on comparera les catalogues de deux organismes (A et B) en établissant leur coefficient d'association S_{AB} :

$$S_{AB} = \frac{2\,N_{AB}}{N_A + N_B}$$

où N_{AB} est le nombre de nucléotides dans les fragments à G-terminal communs aux deux organismes A et B, N_A et N_B le nombre de nucléotides dans les fragments à G-terminal de l'organisme A, resp. B. S_{AB} est nul si les séquences sont complètement différentes, et il vaut 1 si elles sont identiques (STACKEBRANDT et WOESE 1979).

En admettant que la fréquence des mutations (vitesse d'évolution) ait été la même dans les lignées ayant conduit aux deux organismes considérés

(ce qui est très probable, puisque les ribosomes sont des organites homologues en structure et en fonction), on peut considérer S_{AB} comme une mesure du degré de parenté entre A et B.

Une autre hypothèse, moins vraisemblable, postule que la fréquence des mutations au cours du temps a été constante. S_{AB}, ou plutôt son complément à 1, donnerait alors une mesure du temps écoulé depuis la séparation des lignées auxquelles appartiennent les deux organismes.

Que la seconde hypothèse soit juste ou non, il est de toutes façons possible d'établir à partir des valeurs de S_{AB} un arbre d'évolution, ou *dendrogramme*. Les résultats obtenus jusqu'ici (FOX et *al.* 1980) ont ainsi permis d'obtenir un arbre à *trois branches maîtresses*, se séparant à un degré d'homologie de 0,1 environ (fig. 2).

Une branche porte les bactéries vraies (Eubactéries), y compris les Actinomycètes (bactéries filamenteuses) et les « algues bleues » (Cyanobactéries), ainsi que les chloroplastes des Eucaryotes (dont les ribosomes sont distincts de ceux du cytoplasme). Les hypothèses sur l'origine procaryotique endosymbiotique des plastes semblent donc confirmées par ces résultats.

Une autre branche porte les Eucaryotes (ribosomes cytoplasmiques).

La troisième branche enfin porte quelques organismes de type bactérien (d'après leurs dimensions et leur degré d'organisation cellulaire) formant un groupe assez hétéroclite, mais dont la diversité, en fait, est du même ordre que celle de chacun des autres groupes. Ce troisième groupe renferme, dans l'état actuel de nos connaissances, beaucoup moins d'espèces que les deux autres. Nous allons brièvement les présenter ici.

Les plus nombreuses sont les bactéries méthanogènes (WOLFE 1979, BALCH et *al.* 1979). Elles sont responsables de la phase finale de la formation du « gaz des marais » et du « biogaz » : elles convertissent un nombre limité de substrats (hydrogène + CO_2, acétate, formiate) en méthane. Elles ne tolèrent absolument pas l'oxygène, et ont besoin de milieux très réducteurs. Elles présentent un grand éventail morphologique, allant de bâtonnets à des coques isolés ou associés et à des formes spiralées. Certaines espèces sont mobiles. Deux espèces au moins sont thermophiles et croissent à une température optimale supérieure à 60 °C. Malgré leur abondance dans de nombreux milieux naturels, on ne maîtrise que depuis peu d'années leur culture en laboratoire. Elles possèdent une série de cofacteurs uniques (fig. 3) : coenzyme M, pigment F 420, etc. (THAUER et FUCHS 1979).

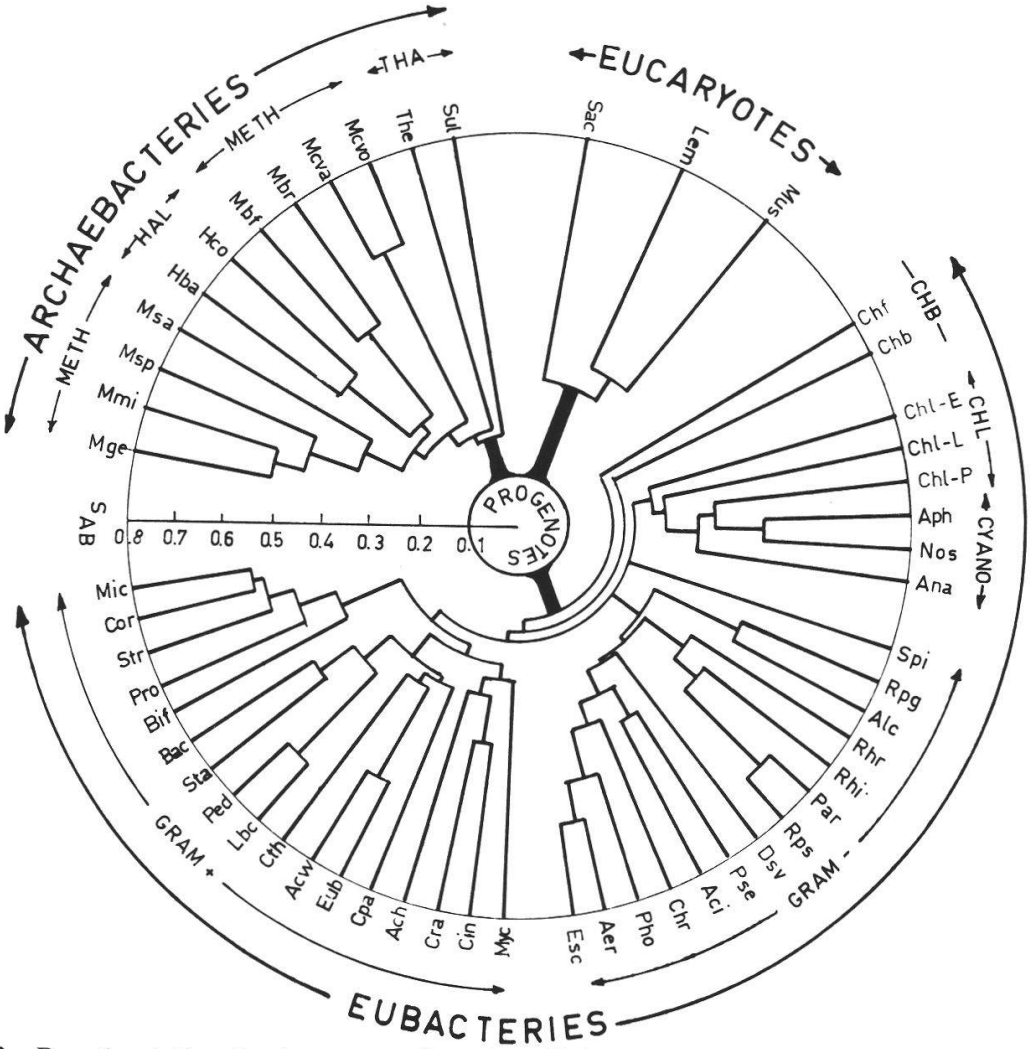

Fig. 2 Représentation dendrogrammatique des affinités entre quelques organismes appartenant aux trois « règnes », sur la base du coefficient d'association S_{AB}. Seuls trois Eucaryotes (aspect cytoplasmique) sont représentés. D'après KANDLER et SCHLEIFER (1980), KANDLER (1981), FOX et *al.* (1980).

Abréviations :

ARCHÉBACTÉRIES : METH : méthanogènes ; HAL : Halobactéries ; THA : thermoacidophiles ; Hba : *Halobacterium;* Hco : *Halococcus;* Mbf : *Methanobacterium formicicum;* Mbr : *Methanobacterium ruminantium;* Mcva : *Methanococcus vannielii;* Mcvo : *Methanococcus voltae;* Mge : *Methanogenium;* Mmi : *Methanomicrobium;* Msa : *Methanosarcina;* Msp : *Methanospirillum;* Sul : *Sulfolobus;* The : *Thermoplasma.*

EUCARYOTES (ribosomes cytoplasmiques) : Lem : *Lemna*, phanérogame ; Mus : *Mus*, souris ; Sac : *Saccharomyces*, levure (champignon).

EUBACTÉRIES : CHB : Chlorobiacées ; CHL : chloroplastes ; CYANO : Cyanobactéries ; Ach : *Acholeplasma;* Aci : *Acinetobacter;* Acw : *Acetobacter woodii;* Aer : *Aeromonas;* Alc : *Alcaligenes faecalis;* Ana : *Anacystis;* Aph : *Aphanocapsa;* Bac : *Bacillus subtilis;* Bif : *Bifidobacterium;* Chb : *Chlorobium;* Chf : *Chloroflexus;* Chl-E : chloroplastes d'*Euglena* (Euglénophyte - algue unicellulaire); Chl-L : chloroplastes de *Lemna* (Phanérogame); Chl-P : chloroplaste de *Porphyridium* (Rhodophyte - algue rouge); Chr : *Chromatium;* Cin : *Clostridium innocuum;* Cor : *Corynebacterium;* Cpa : *Clostridium pasteurianum;* Cra : *Clostridium ramosum;* Cth : *Clostridium thermosaccharolyticum :* Dsv : *Desulfovibrio;* Esc : *Escherichia coli;* Eub : *Eubacterium limosum;* Lbc : *Lactobacillus;* Mic : *Micrococcus;* Myc : *Mycoplasma capricolum;* Nos : *Nostoc;* Par : *Paracoccus;* Ped : *Pediococcus;* Pho : *Photobacterium;* Pro : *Propionibacterium;* Pse : *Pseudomonas aeruginosa;* Rhi : *Rhizobium;* Rhr : *Rhodospirillum rubrum;* Rpg : *Rhodopseudomonas gelatinosa;* Rps : *Rhodopseudomonas capsulata;* Spi : *Spirochaeta;* Sta : *Staphylococcus;* Str : *Streptomyces.*

Les *Sulfolobus* (BROCK 1978) vivent dans des sources à la fois très chaudes et acides, jusqu'à 90 °C et à des pH inférieurs à 2. On les rencontre virtuellement dans toutes les zones thermales (Yellowstone, Islande, Campanie, Nouvelle-Zélande, République Dominicaine) présentant des sols, des sources ou des étangs chauds et acides. Ce sont des bactéries de forme plus ou moins isodiamétrique, aux contours souvent lobés. Elles sont aérobies et autotrophes facultatives. Elles sont en effet capables d'utiliser le CO_2 comme seule source de carbone, tandis que l'énergie et le pouvoir réducteur proviennent de l'oxydation du soufre élémentaire (croissance chimiolitho-autotrophe). Elles peuvent aussi utiliser un certain nombre de substrats organiques (sucres, acides aminés).

Les *Thermoplasma* (BROCK 1978) présentent une écologie encore plus particulière: on ne les a trouvés jusqu'ici que dans les tas de déchets de mines de charbon. Ces tas présentent fréquemment des phénomènes d'échauffement spontané pouvant aller jusqu'à l'autocombustion. On peut isoler presque à coup sûr des *Thermoplasma* à partir d'échantillons de ces tas prélevés à des températures de 50-55 °C. Malgré des centaines de tentatives, aucun de ces organismes n'a jamais été isolé de milieux thermaux naturels. Les *Thermoplasma* sont dépourvus de paroi cellulaire. En cela, ils ressemblent aux Mycoplasmes. Au contraire de ceux-ci, cependant, ils ne sont pas détruits à faible pression osmotique. En outre, l'analyse des séquences de l'ARN ribosomique 16S montre que les Mycoplasmes appartiennent à la branche des «vraies» bactéries, au voisinage des *Clostridium* (cf. fig. 2). Leur ressemblance avec *Thermoplasma* est donc superficielle.

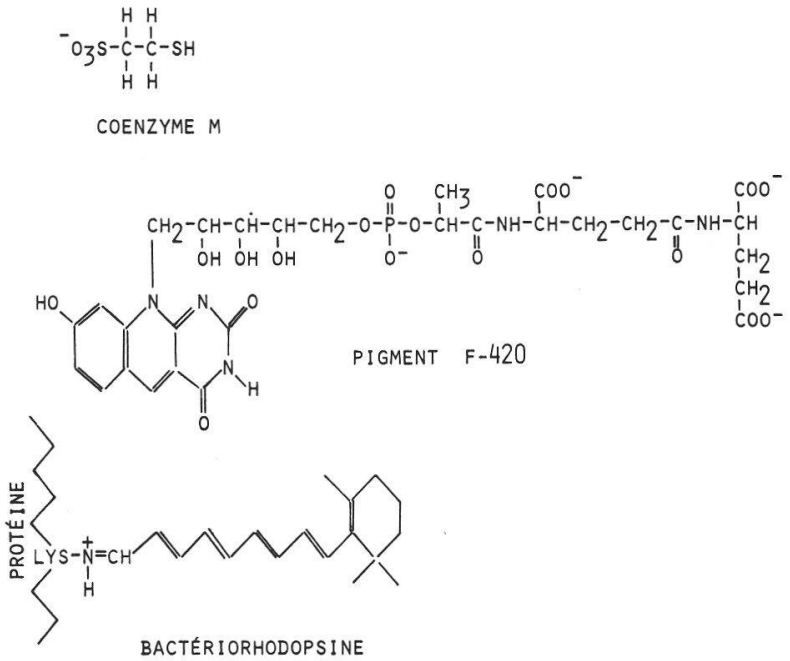

Fig. 3 Composants uniques à certains groupes d'Archébactéries. Le coenzyme M est un transporteur de groupes méthyle, associé au processus de la méthanogénèse, tandis que le pigment F 420 est un transporteur d'électrons du métabolisme énergétique des bactéries méthanogènes. La bactériorhodopsine est le pigment photorécepteur de la membrane pourpre des *Halobacterium*.

Les Thermoplasmes sont des organismes hétérotrophes aérobies. La plupart ont une température maximale de croissance autour de 60 °C, tandis que le pH optimal se situe entre 1 et 2. Ces conditions peuvent sembler particulièrement sévères pour des organismes dépourvus d'une paroi protectrice. En outre, les cellules se lysent spontanément aux pH voisins de la neutralité !

Les bactéries ultra-thermophiles

En milieu acide, le record de thermophilie appartient bien sûr à *Sulfolobus*. Dans des sources d'eau bouillante neutres à légèrement alcalines, on rencontre également des bactéries, souvent en grande abondance (BROCK 1978). Elles peuvent se développer et former des microcolonies à la surface de lames de verre plongées dans les sources bouillantes, mais on n'a jamais réussi à les cultiver en laboratoire. Il est donc très difficile d'effectuer des analyses précises sur un tel matériel. Il a été néanmoins possible d'en prélever pour les observer en coupe au microscope électronique (BROCK et *al.* 1971). Leur paroi cellulaire présente une structure tout à fait particulière ; il semble qu'elle ne possède pas de muréine, un composant universel de la paroi des « vraies » bactéries mais absent (voir plus loin) de tous les organismes du « 3e groupe ». Il n'est donc pas exclu que ces bactéries appartiennent, elles aussi, à ce troisième groupe.

Les Halobactéries

Dans les milieux saturés en sel, et en particulier dans les marais salants, on observe souvent le développement de microorganismes rouges, appartenant aux genres *Halobacterium* et *Halococcus* (BROCK 1979, BAYLEY et MORTON 1979). Ces bactéries présentent un certain nombre de particularités uniques. Elles ne peuvent vivre que dans des milieux à très forte salinité (min. 10-15 %, optimum 20 %, bon développement dans des solutions saturées à env. 35 %). En outre, au contraire des autres organismes halophiles, la concentration osmotique est la même à l'intérieur et à l'extérieur des cellules. Ces bactéries sont aérobies (microaérophiles). Elles ont d'ailleurs la faculté de réaliser, même en l'absence d'oxygène, une synthèse d'ATP à partir d'énergie lumineuse, selon un procédé différent de la photosynthèse chloroplastique. Le centre photochimique actif est ici la *bactériorhodopsine* qui, sous l'effet des photons, transporte des protons de l'intérieur de la cellule vers l'extérieur, établissant ainsi un gradient de pH et de charges qui permettra à son tour la synthèse d'ATP par retour des protons à travers une ATP-synthétase membranaire (STOECKENIUS 1976). La bactériorhodopsine est une protéine couplée à une chaîne hydrocarbonée dérivée du β-carotène, le *rétinal*. Sa structure (fig. 3) est semblable à celle de la rhodopsine, pigment visuel que l'on ne connaît que chez les Eucaryotes. On ne sait encore s'il s'agit d'une simple convergence, ou si ces molécules sont réellement apparentées.

De l'exposé qui précède, il pourrait sembler que les organismes de la troisième branche soient fort hétéroclites. Leur rapprochement est-il donc fortuit ? Pour que les résultats de l'analyse des ARN ribosomiques puissent être pris en considération, il faudrait que d'autres propriétés phénotypiques fondamentales leur soient communes et uniques. Nous allons envisager ici un certain nombre de ces propriétés.

1. *Ecologie*

Il est frappant de constater que la plupart de ces bactéries sont, d'une façon ou d'une autre, des « extrémophiles » : extrêmes de température, de pH, des deux simultanément, extrêmes de salinité. Seules les méthanogènes ne vivent pas, en général, dans des conditions aussi extrêmes. Elles présentent, en revanche, un type de métabolisme qu'elles sont seules à posséder. Tous ces organismes occupent donc des niches écologiques uniques, où ils n'ont pratiquement pas de concurrents.

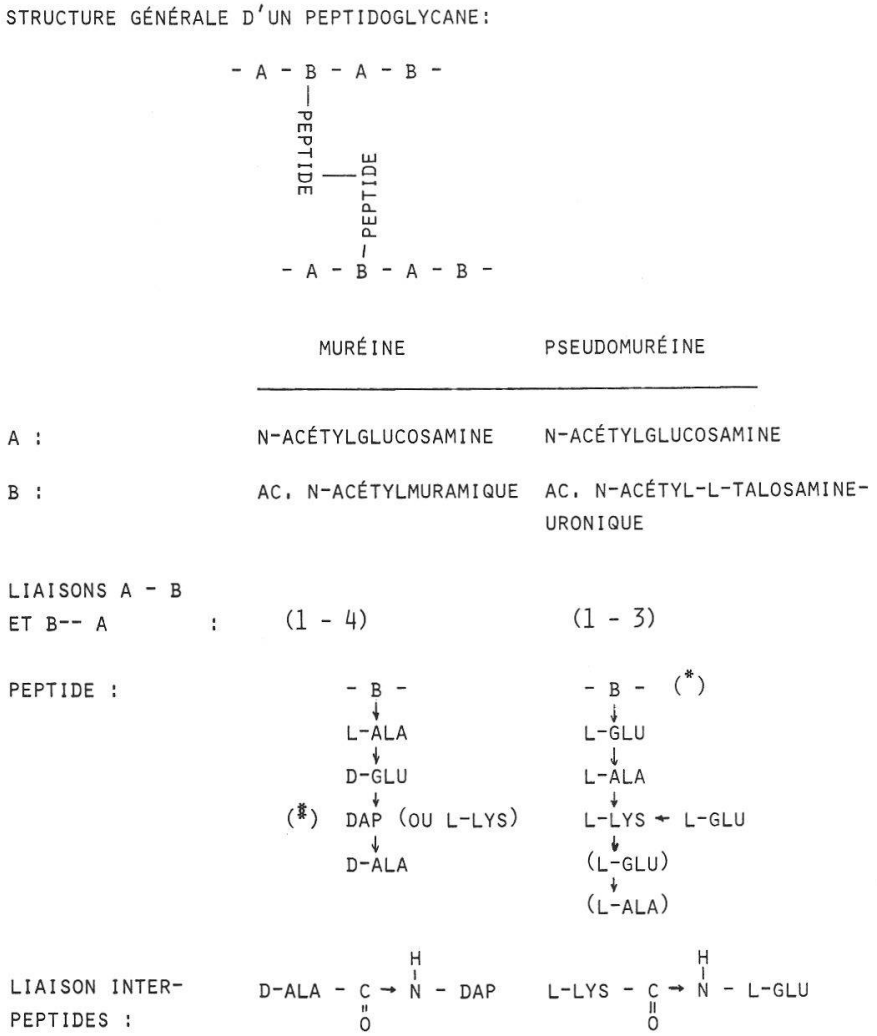

Fig. 4 Structures comparées de la muréine (Eubactéries) et de la pseudomuréine *(Methanobacterium* et *Methanobrevibacter)*.
(*) : structure hypothétique, d'après KÖNIG et KANDLER (1979).
(⁑) : acide méso- (ou *ll*-) diaminopimélique.

2. *Paroi cellulaire*

A l'exception des Mycoplasmes, qui ont certainement perdu leur paroi secondairement au cours de l'évolution, toutes les parois eubactériennes présentent un constituant essentiel, la *muréine*, qui est un peptidoglycane, c'est-à-dire un polysaccharide composé d'aminosucres avec des chaînes latérales formées de courts peptides (fig. 4). Les peptides de chaînes adjacentes sont liés entre eux de façon covalente, l'ensemble formant alors une immense macromolécule qui entoure toute la cellule bactérienne : le *saccule*. Une telle structure n'existe chez aucun des organismes du troisième groupe, chez lesquels on rencontre en revanche plusieurs types de parois (KANDLER 1979) : *Methanobacterium* et *Methanobrevibacter* sont les seuls genres à posséder une structure présentant une certaine analogie avec la muréine, la *pseudomuréine* (fig. 4). Chez les autres bactéries méthanogènes, la paroi est composée soit de polysaccharides, soit de glycoprotéines en arrangement régulier, soit de protéines fibreuses. Chez les Halobactéries, elle est, soit protéique (*Halobacterium*) soit polysaccharidique (*Halococcus*). La paroi de *Sulfolobus* est composée principalement d'un complexe lipoprotéique, tandis que *Thermoplasma*, bien sûr, est complètement dépourvu de paroi.

3. *Lipides membranaires*

Les membranes cellulaires, qui délimitent le cytoplasme des cellules, sont composées principalement de lipides et de protéines. Aussi bien chez les Eubactéries que chez les Eucaryotes, les lipides membranaires sont des esters glycériques d'acides gras. Il n'y a pas de tels lipides chez les organismes du troisième groupe. Ils sont remplacés par des molécules un peu analogues, mais dans lesquelles les liaisons ester sont remplacées par des liaisons éther et les chaînes linéaires d'acides gras par des chaînes d'alcools polyisoprénoïdes (ramifiés) (TORNABENE et *al.* 1978, TORNABENE et LANGWORTHY 1979). Bien que structuralement différents des esters glycériques, ces lipides ont des propriétés analogues, et on y distingue en gros les mêmes catégories : phospho- et glycolipides. On rencontre principalement

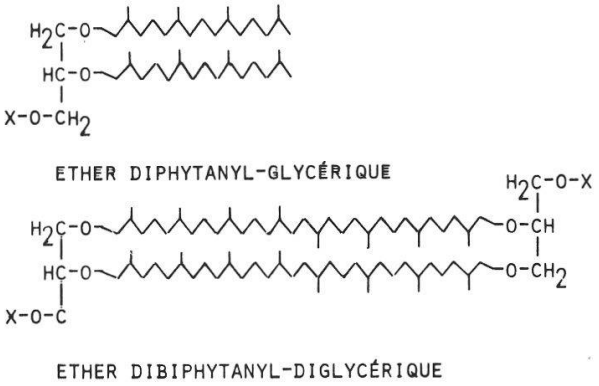

Fig. 5 Lipides membranaires des Archébactéries.

deux structures de base (fig. 5): des éthers diphytanyl-glycériques et des éthers dibiphytanyl-diglycériques. Les premiers sont présents chez toutes les méthanogènes et chez les Halobactéries; les seconds manquent chez *Methanococcus* et *Methanosarcina*; ils sont en revanche dominants chez *Sulfolobus* et *Thermoplasma.* De tels lipides sont résistants à l'hydrolyse et confèrent certainement aux membranes une plus grande rigidité et stabilité.

D'autres différences importantes concernent les structures des ARN de transfert (ARN responsables de l'identification des acides aminés et de leur transfert jusqu'aux ribosomes, où ils seront inclus dans la chaîne protéique) (BEST 1978) et les complexes enzymatiques responsables de la synthèse des ARN messagers, en particulier l'ARN polymérase ADN-dépendante (cf. KANDLER 1981).

L'ensemble de ces propriétés confirme donc sans équivoque que ces organismes constituent bien une unité taxonomique naturelle au niveau le plus élevé, pour laquelle WOESE et FOX (1977) et WOESE et *al.* (1978) ont proposé l'appellation d'*Archaebacteriae*, les autres organismes à organisation procaryotique étant réunis sous le nom d'*Eubacteriae*. Ces deux groupes, avec les *Eucaryotes,* représentent alors les trois *règnes fondamentaux* des êtres vivants.

Le nom d'*Archaebacteriae* est peut-être un peu malheureux, car il pourrait laisser sous-entendre qu'il s'agit d'organismes primitifs. En fait, les Archébactéries sont des organismes contemporains, et leur diversité est le reflet d'une évolution aussi longue et profonde que celle des autres êtres vivants. C'est leur séparation des autres lignées qui doit s'être produite à une période très reculée de l'histoire de la Vie, il y a 3-4 milliards d'années si l'on admet la constance du taux de mutation. Cette séparation doit s'être faite à peu près à la même époque pour les trois groupes, car ils présentent tous trois des coefficients d'association de 0,1 environ. La comparaison de leurs phénotypes nous permettra peut-être d'avoir une idée plus précise de ce que pouvaient être les organismes (progénotes) qui leur ont donné naissance (WOESE et *al.* 1978). Sauf évolution convergente, on peut en effet imaginer que les propriétés communes à deux au moins des trois groupes préexistaient à leur séparation.

Les microorganismes ont laissé peu de documents fossiles directs des premiers temps de leur évolution. Il y a cependant des documents indirects (REMANE 1979). En revanche, les structures homologues et conservatives des séquences des ARN ribosomiques constituent en quelque sorte des «fossiles vivants». Ceux-ci nous permettent d'envisager:

— une approche génétique de la taxonomie;
— une reconstitution de la phylogénie des espèces menant à une classification naturelle.

Les espèces d'Archébactéries connues actuellement sont peu nombreuses. D'autres seront certainement encore découvertes, mais leur nombre restera probablement très faible en comparaison de celui des Eubactéries. Leur écologie extrémiste fait tout de suite penser qu'il s'agit d'un groupement *relique*. Les structures apparues chez les Eubactéries postérieurement

à leur séparation, en particulier le peptidoglycane et les esters glycériques d'acides gras, ont certainement présenté un avantage évolutif important, qui leur a permis de supplanter et d'éliminer les Archébactéries mésophiles, à l'exception des méthanogènes. Ceci est confirmé par la présence, dans des roches sédimentaires très anciennes, de polyterpénoïdes semblables à ceux que l'on rencontre chez les Archébactéries, ce qui implique probablement une beaucoup plus grande abondance de ces dernières dans les temps précambriens. Des organismes de type archébactérien n'ont pu ensuite se maintenir que dans des niches écologiques uniques, soit dans des conditions extrêmes, où la plus grande résistance de leurs membranes cellulaires représente un avantage certain sur les Eubactéries, soit (c'est le cas des méthanogènes) à la faveur d'un métabolisme unique, qui n'a pas été réinventé par les autres lignées.

A ceci, on pourrait bien sûr objecter que des structures telles que les éthers polyisoprénoïdes sont le résultat d'une évolution convergente sous la pression de conditions extérieures extrêmes (température, pH, salinité). La présence des mêmes lipides chez les bactéries méthanogènes neutrophiles, mésophiles et dulçaquicoles va à l'encontre de cette hypothèse. Il faut plutôt considérer que ces lipides particuliers ont permis après coup l'adaptation de ces organismes à des conditions extrêmes qui pouvaient exclure les autres bactéries, ce qui leur a permis de se maintenir.

Les bactéries méthanogènes peuvent se développer en conditions purement autotrophes en présence de $H_2 + CO_2$, dans les conditions supposées d'une atmosphère originelle complètement dépourvue d'oxygène libre, mais riche en hydrogène et en gaz carbonique. Elles sont donc parfaitement capables de se développer sans substrats organiques, et ont fort bien pu se passer de l'hypothétique «soupe originelle». On peut donc penser que la méthanogénèse est apparue très précocement, probablement plus tôt encore que la photosynthèse.

Il est légitime de penser que les milieux très acides n'ont pu exister qu'en présence d'oxygène, et sont donc apparus relativement récemment dans l'évolution. Ce n'est pas le cas des milieux à température élevée. L'adaptation d'un organisme mésophile à la thermophilie est un phénomène peu probable, car il implique l'adaptation simultanée de toutes les structures thermosensibles, en particulier de ses protéines. L'abaissement de la température maximum de croissance peut en revanche être la conséquence de la mutation d'un seul élément essentiel de la cellule, une enzyme par exemple. Aussi l'évolution de la thermophilie vers la mésophilie est-elle un phénomène plus probable que l'inverse. Il est frappant de constater que la proportion d'organismes thermophiles chez les Archébactéries est considérablement plus élevée que chez les Eubactéries et les Eucaryotes. Il n'est donc pas exclu que la Vie soit apparue peu après la condensation de l'eau à la surface du globe et par conséquent dans des conditions que nous qualifierons de thermobiotiques (ARAGNO 1981). Des travaux récents sur la composition isotopique de nodules de roches précambriennes (KNAUTH et EPSTEIN 1976) montrent que la température moyenne lors de leur formation devait être de 20 à 30 °C il y a 1,2 milliard d'années, de 37 °C il y a 2 milliards d'années, et de 65 à 70 °C il y a 3 milliards d'années. La vie étant

probablement apparue il y a plus de 3 milliards d'années, l'hypothèse d'une origine thermophile est donc singulièrement renforcée par ces résultats.

En conclusion, les Archébactéries représentent certainement un troisième règne d'êtres vivants, à côté des Eubactéries et des Eucaryotes. Au contraire des deux autres, elles constituent un groupe relique, qui s'est maintenu à la faveur de conditions extrêmes ou de la possession de capacités métaboliques particulières, qui leur ont permis d'occuper des niches écologiques uniques. Ces Archébactéries se sont séparées très précocement des autres êtres vivants, et certains de leurs caractères (méthanogénèse et thermophilie, en particulier) pourraient être des réminiscences des conditions qui existaient aux premiers temps de la vie sur la Terre.

Remerciements

Nous remercions vivement le professeur O. Kandler, de l'Institut de botanique de l'Université de Munich, qui nous a transmis de précieux documents avant leur publication.

BIBLIOGRAPHIE

ARAGNO, M. — (1981). Responses of microorganisms to temperature. *In:* LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. : Encyclopedia of Plant Physiology, n. ser. 13 A, Physiological plant ecology : responses to the physical environment. *Berlin-Heidelberg-New-York* (Springer Verlag) (sous presse).

BALCH, W.E., FOX, G.E., MAGRUM, L.J., WOESE, C.R. et WOLFE, R.S. — (1979). Methanogens : reevaluation of a unique biological group. *Microbiol. Rev.* 43 : 260-296.

BAYLEY, S.T. et MORTON, R.A. — (1979). Biochemical evolution of Halobacteria. *In:* SHILO, M. (éd.) : Strategies of microbial life in extreme environments, pp. 109-124, *Dahlem Konferenzen, Verlag Chemie, Weinheim.*

BEST, A.N. — (1978). Composition and characterization of tRNA from *Methanococcus vannielii. J. Bacteriol.* 133 : 240-250.

BROCK, T.D. — (1978). Thermophilic microorganisms and life at high temperature. 465 pp., *Heidelberg,* (Springer).

— (1979). Ecology of salines lakes. *In:* SHILO, M. (éd.) : Strategies of microbial life in extreme environments, pp. 29-48. *Dahlem Konferenzen. Verlag Chemie, Weinheim.*

BROCK, T.D., BROCK, M.L., BOTT, T.L., et EDWARDS, M.R. — (1971). Microbial life at 90 °C : the sulfur bacteria of Boulder Spring. *J. Bacteriol.* 107 : 303-314.

CANDOLLE, A.P. de — (1813). Théorie élémentaire de la Botanique. 500 pp., *Paris* (Déterville).

FOX, G.E., STACKEBRANDT, E., HESPELL, R.B., GIBSON, J., MANILOFF, J., DYER, T.A., WOLFE, R.S., BALCH, W.E., TANNER, R.S., MAGRUM, L.J., ZABLEN, L.B., BLAKEMORE, R., GUPTA, R., BONEN, L., LEWIS, B.J., STAHL, D.A., LUEHRSEN, K.R., CHEN, K,N, et WOESE, C.R. — (1980). The phylogeny of procaryotes. *Science* 209:457-463.

HORI, H. et OSAWA, S. — (1979). Evolutionary changes in 5S RNA secondary structure and a phylogenetic tree of 54 5S RNA species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 76:381-385.

KANDLER, O. — (1979). Zellwandstrukturen bei Methan-Bakterien. Zur Evolution der Prokaryoten. *Naturwissenschaften* 66:95-105.

— (1981). Archaebakterien und Phylogenie der Organismen. *Ibid.* (sous presse).

KANDLER, O. et SCHLEIFER, K.-H. — (1980). Systematics of Bacteria. *Fortschritte der Botanik* 42:234-252.

KNAUTH, L.P. et EPSTEIN, S. — (1976). Hydrogen and oxygen ratios in nodular and bedded cherts. *Geochim. Cosmochim. Acta* 40:1095.

KÖNIG, H. et KANDLER, O. — (1979). The amino acid sequence of the peptide moiety of the pseudomurein from *Methanobacterium thermoautotrophicum. Arch. Microbiol.* 121:271-275.

REMANE, J. — (1979). Les débuts de la vie sur Terre. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 102:149-166.

STACKEBRANDT, E. et WOESE, C.R. — (1979). Primärstruktur der ribosomalen 16s RNS — ein Marker der Evolution der Procaryonten. *Forum Mikrobiologie* 2:183-190.

STOECKENIUS, W. — (1976). The purple membrane of salt-loving bacteria. *Sci. Am.* 234:38-58.

THAUER, R.K. et FUCHS, G. — (1979). Methanogene Bakterien: ungewöhnliche Zellkomponenten und Stoffwechselwege in einer Bakteriengruppe mit phylogenetischer Sonderstellung. *Naturwissenschaften* 66:89-94.

TORNABENE, T.G. et LANGWORTHY, T.A. — (1979). Diphytanyl and dibiphytanyl glycerol ether lipids of methanogenic Archaebacteria. *Science* 203:51-53.

TORNABENE, T.G., WOLFE, R.S., BALCH, W.E., HOLZER, G., FOX, G.E. et ORO, J. — (1978). Phytanyl-glycerol ethers and squalens in the Archaebacterium *Methanobacterium thermoautotrophicum. J. Mol. Evol.* 11:259-266.

WOESE, C.R. et FOX, G.E. — (1977). Phylogenetic structure of the procaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 74:5088-5090.

WOESE, C.R., MAGRUM, L.J. et FOX, G.E. — (1978). Archaebacteria. *J. mol. Evol.* 11:245-252.

WOLFE, R.S. — (1979). Methanogens: a surprising microbial group. *Antonie van Leeuwenhoeck* 45:353-364.

Adresse de l'auteur : Université de Neuchâtel, Institut de botanique, CH-2000 Neuchâtel 7.