



INSTITUT DE FRANCE
Académie des sciences

HYPOTHESES SUR LES ORIGINES DE LA VIE

COLLOQUE DE L'ACADEMIE DES SCIENCES

16 - 17 septembre 2013

**Académie des sciences - Grande salle des séances
23 quai de Conti, 75006 Paris**

Comité scientifique

Jean-François Bach

Michel Caboche

Vincent Courtillot

Roland Douce

Bernard Dujon

Christian Dumas

Jacques Laskar

Jean Rossier

Membres de l'Académie des sciences

Comité d'organisation

Roland Douce

Éric Postaire



Organisation : service des colloques de l'Académie des sciences
colloques@academie-sciences.fr - 01 44 41 43 87



Présentation du colloque

Éric Postaire

Conseiller des Secrétaires perpétuels de l'Académie des sciences, membre correspondant de l'Académie nationale de pharmacie

Deux axes ont été retenus pour l'organisation des interventions et des débats autour des *Hypothèses sur les origines de la vie*.

De la chimie avant la vie aux premières cellules - L'invention des acteurs chimiques de la vie

À la suite du big-bang, qui s'est produit il y a environ 13,7 milliards d'années, les éléments de l'univers se sont créés progressivement, dans l'ordre du tableau périodique des éléments de Mendeleïev. Les molécules sont ensuite apparues et, à un moment donné de leur complexification, se seraient regroupées dans un espace clos, limité par une membrane cellulaire formée d'une double couche de molécules lipidiques.

C'est au cours de cette période que sont apparus les protéines et les acides nucléiques : savoir comment ces deux macromolécules ont été recrutées constitue aujourd'hui le défi le plus important pour comprendre les origines de la vie. Par la suite, s'est mise en route une lente construction de la première cellule, jusqu'au « déclic » qui a permis son émancipation : par quels mécanismes ?

L'évolution 150 ans après Darwin - Des cataclysmes dans l'apparition et la disparition de la vie

Plusieurs grands événements ont rythmé l'évolution. Le premier est l'apparition, il y a 2 milliards d'années, de bactéries unicellulaires dotées d'un appareil photosynthétique analogue à celui que l'on connaît chez les plantes supérieures. Le second, encore mal connu mais d'une importance exceptionnelle, est l'apparition des eucaryotes à partir du monde des procaryotes. Le troisième, quant à lui, est intervenu il y a 850 millions d'années, soit bien après l'apparition de la cellule procaryote : il s'agit de la naissance d'une cellule issue d'une nouvelle symbiose entre deux types cellulaires. Enfin, le dernier événement est une endosymbiose supplémentaire entre une cellule eucaryote hautement différenciée, renfermant des mitochondries, et une cyanophycée, capable d'assumer la totalité de la photosynthèse.

La vie est très fragile. Soumise aux aléas environnementaux d'ordre climatique, tectonique et météorique, qui ont parfois débouché sur l'éradication totale de nombreuses espèces, elle ne tient qu'à un fil. Pour autant, la vie est repartie à chaque fois, se complexifiant davantage à partir des espèces, souvent de petite taille, qui ont survécu. Et demain ?



Programme - Lundi 16 septembre 2013

09h15 Présentation du colloque

Jean-François Bach, Secrétaire perpétuel de l'Académie des sciences
Roland Douce, membre de l'Académie des sciences

09h30 Conférence introductive - *Origine de la vie : un hasard (géo)chimique inéluctable ?*
Christian Amatore, membre de l'Académie des sciences, École normale supérieure, Paris

De la chimie avant la vie aux premières cellules **Modérateur : Marc Fontecave, membre de l'Académie des sciences**

10h00* *La vie sur les roches : l'environnement de la terre primitive, l'origine de la vie et les plus anciennes traces de vie*
Frances Westall, Centre de biophysique moléculaire du CNRS, Orléans

10h35 *Évolution chimique*
Jacques Reisse, membre de l'Académie royale de Belgique, Université libre de Bruxelles

11h10 *L'invention des premières cellules*
Antoine Danchin, Université de Hong Kong - AMAbiotics SAS, Evry

11h45 *Discussion générale*

[Déjeuner libre]

L'invention des acteurs chimiques de la vie **Modérateur : Catherine Cesarsky, membre de l'Académie des sciences**

14h00 *L'énigme de l'homochiralité moléculaire*
Marie-Anne Bouchiat, membre de l'Académie des sciences, École normale supérieure, Paris

14h35 *Origine et évolution des acides nucléiques*
Eric Westhof, membre de l'Académie des sciences, Institut de biologie moléculaire et cellulaire, Strasbourg

15h10 *Origine et évolution des protéines*
Juan Fontecilla, Institut de biologie structurale, Grenoble

15h45 *Origine et rôle des virus dans l'évolution*
Patrick Forterre, Institut Pasteur, Paris - Université Paris-Sud, Orsay

16h20 *Discussion générale*

* *Les interventions durent 25 minutes et sont suivies de 10 minutes de discussion*



Programme - Mardi 17 septembre 2013

L'évolution 150 ans après Darwin

Modérateur : Michel Bornens, CNRS-Institut Curie, Paris

09h30* *Origine et diversification des eucaryotes*
Hervé Philippe, Université de Montréal

10h05 *Symbiose et évolution des eucaryotes*
François Lallier, Station biologique de Roscoff, CNRS/UPMC, Paris

10h40 *Classification phylogénétique des animaux pluricellulaires : de nouvelles réponses à de vieux problèmes*
Hervé Le Guyader, UPMC, Paris

11h15 *Discussion générale*

Des cataclysmes dans l'apparition et la disparition de la vie

Modérateur : Philippe Taquet, président de l'Académie des sciences

11h15 *Incidence des cataclysmes naturels sur l'évolution de la vie - La vie peut-elle ne tenir qu'à un fil ?*
Vincent Courtillot, membre de l'Académie des sciences, Institut de physique du globe, Paris

[Déjeuner libre]

14h00 *Cataclysmes et continuité de la vie*
Armand de Ricqlès, Collège de France, Paris

14h35 *Les planètes extrasolaires sont-elles habitables ?*
Guillaume Hébrard, Institut d'astrophysique, CNRS/UPMC, Paris

15h10 *Atmosphères des planètes extrasolaires : la vie dans l'univers ?*
Alfred Vidal Madjar, Institut d'astrophysique, CNRS/UPMC, Paris

15h45 Conférence de clôture - *Atomes, molécules et origine de la vie*
Pierre Encrenaz, membre de l'Académie des sciences, Observatoire de Paris

16h10 *Discussion générale*

16h55 *Conclusion du colloque*
Roland Douce, membre de l'Académie des sciences

** Les interventions durent 25 minutes et sont suivies de 10 minutes de discussion*



INSTITUT DE FRANCE
Académie des sciences

Résumés des interventions



Origine de la vie : un hasard (géo)chimique inéluctable ?

Christian Amatore

Membre de l'Académie des sciences, École normale supérieure, Paris

Plusieurs théories s'affrontent pour expliquer une origine des protocellules vivantes faisant appel à la notion de *premier répliqueur* - i.e., du matériel chimique permettant un codage d'information autorépliquant, mais susceptible de variations infimes permettant une évolution de ces protocellules, alors soumises à une *sélection naturelle*. Parmi ces théories, le débat se cristallise autour de deux « champions », les ARN et les protéines, tous deux issus du concept de *soupe primitive*. Selon ce concept, les briques de base (acides aminés, mini-peptides, sucres) se seraient spontanément formées dans l'océan primitif, à partir de composants de l'atmosphère primitive de la Terre ou de son ensemencement par des météorites. Cette théorie est probablement correcte, si l'on considère la très forte stabilité chimique de ces molécules en milieu aqueux.

La stabilité des ARN et des protéines est toutefois une question centrale toujours d'actualité : en effet, ces deux molécules sont instables chimiquement vis-à-vis de leurs briques de base, sauf à très basse température, dans la mesure où, dès que leur taille augmente, les enthalpies de polymérisation ne suffisent pas à compenser les facteurs entropiques. Pour permettre des assemblages codants de taille suffisante, il faut déplacer ces équilibres selon le principe de Le Chatelier : les briques de base doivent être en forte concentration, et donc confinées dans un volume de petite taille contenant une source d'énergie, le tout maintenant des conditions « hors d'équilibre » qui favoriseront la cinétique de polymérisation tout en ralentissant la dépolymérisation du matériel codant... comme cela est, aujourd'hui, réalisé dans les cellules vivantes.

Autrement dit, les hypothèses supposant la formation initiale et spontanée, puis l'accumulation évolutive, d'ARN ou de protéines au sein de la « soupe originelle » sont nécessairement caduques chimiquement, sauf à considérer l'existence préalable de petites cavités isolées contenant non seulement les briques de base, mais aussi des catalyseurs permettant leur assemblage hors d'équilibre, et donc une source d'énergie interne. Cette dimension hétérogène et non isotrope impose *de facto* la présence de tels milieux confinés et réactifs, c'est-à-dire de surfaces les limitant.

Pour avancer dans la compréhension des origines de la vie, il est donc fondamental de vérifier si les conditions géochimiques prévalant à l'époque permettent de remplir ce cahier des charges à la fois simple et contraignant. Plus encore, ces théories fondées sur une origine géochimique de la vie impliquent-elles une certaine inéluctabilité ? Permettent-elles de penser que d'autres mondes remplissant les conditions géochimiques de la Terre primitive peuvent expérimenter l'émergence de la vie ?



La vie sur les roches : l'environnement de la terre primitive, l'origine de la vie et les plus anciennes traces de vie

Frances Westall

Centre de biophysique moléculaire du CNRS, Orléans

Les milieux gazeux semblent très peu favorables aux réactions chimiques autorisant la complexification des molécules organiques et à la vie. Cela explique que les différentes hypothèses sur l'origine de la vie sont préférentiellement situées dans des environnements solides et liquides. Le concept d'habitabilité s'applique donc plutôt aux corps rocheux tels que Mars, Vénus, la Terre, Titan, Europe ou, encore, certaines exoplanètes.

Pour que la vie puisse apparaître, il est probable que soit nécessaires, simultanément, de l'eau liquide, des molécules carbonées, des éléments essentiels à la vie tels que H, N, O, P, S et les métaux de transition, ainsi que de l'énergie. Les minéraux sont également des ingrédients cruciaux, et ce pour au moins trois raisons : leurs surfaces peuvent, pour certains, contribuer à la conformation de macromolécules, les réactions redox à leurs surfaces produisent de l'énergie et ils sont une source d'éléments chimiques pour le vivant. Les structures minéralogiques des sources chaudes ou des sables littoraux auraient ainsi joué un rôle décisif dans l'assemblage des molécules prébiotiques ayant conduit à l'apparition de la vie.

La nature des toutes premières cellules vivantes est sujette à débat : étaient-elles des organismes autotrophes - capables de se développer en transformant la matière inorganique - ou, au contraire, hétérotrophes, c'est-à-dire dépendants de la matière organique exogène ? Il est fort probable que cette question ne puisse jamais être réellement tranchée en raison du manque de preuves concrètes. Cependant, l'analyse des plus anciennes traces de vie préservées, même si elles datent d'environ 3,45 milliards d'années, soit relativement longtemps après la création des conditions d'habitabilité sur la Terre et l'apparition de la vie (il y a près de 4 milliards d'années), donne quelques indications : la vie à l'époque était déjà composée de microorganismes chimiolithotrophes, se développant sur des roches et des sables volcaniques, et des métabolismes plus évolués existaient également, notamment des microorganismes photosynthétiques (anaérobies). Des indications indirectes (i.e., géochimiques) suggèrent, pour leur part, l'existence d'organismes hétérotrophes.

Des questions fondamentales demeurent : quand la vie s'est-elle délivrée de cette dépendance aux surfaces minérales pour coloniser les océans ? Seule une vie photosynthétique peut proliférer loin des terres, à la surface des océans : or des études récentes montrent que la vie aurait développé cette capacité il y a au moins 3,2 milliards d'années.



Évolution chimique

Jacques Reisse

Membre de l'Académie royale de Belgique, Université libre de Bruxelles

Depuis le début du 19^e siècle, l'évolution biologique s'est imposée comme la seule explication plausible de la diversité des organismes vivants qui peuplent ou ont peuplé la Terre depuis plusieurs milliards d'années. Les mécanismes qui sous-tendent cette évolution sont connus, dans leurs grandes lignes, depuis les travaux de Darwin et Wallace. La sélection des organismes les plus aptes à vivre et à se reproduire dans un environnement donné (décrite par Darwin comme une sélection naturelle) constitue sans doute le mécanisme prépondérant auquel s'ajoutent, dans certains cas, la sélection sexuelle et, peut-être aussi, une forme de sélection des caractères acquis, probablement explicable par l'épigénétique.

La sélection naturelle présuppose qu'il existe, au sein de chaque espèce, une variabilité se traduisant par l'existence de familles, dont certaines sont plus aptes que les autres à survivre et à se reproduire. Cette variabilité s'accompagne de l'impossibilité logique de définir de manière univoque ce que l'on entend par familles différentes, mais aussi de ce que l'on entend par espèces différentes. Lamarck déjà, puis Darwin après lui, avaient clairement compris que, pour un évolutionniste, toute définition de la notion d'espèce ne peut qu'être conventionnelle. De telles définitions conventionnelles sont certes utiles pour le naturaliste, qui doit inventorier et classer, mais ne sont pas immuables : elles reposent sur un choix de critères qui peut être contesté demain.

L'évolutionnisme implique l'existence d'un *continuum* entre toutes les espèces vivantes, dont la biologie moléculaire fournit des preuves irréfutables. Pour les mêmes raisons (et pour autant que l'on adopte une perspective évolutionniste et matérialiste), la séparation entre système non vivant et système vivant ne peut, elle aussi, qu'être conventionnelle. Il n'existe d'ailleurs aucune définition du système vivant unanimement acceptée ; la matière peut exister sous d'innombrables formes, que l'on peut décrire comme un *continuum* d'états de complexité croissante, sans qu'il soit possible de placer une limite non arbitraire entre un état non vivant et un état vivant.

Il convient donc d'identifier les caractéristiques minimales que doit présenter un système chimique pour posséder certaines des propriétés communes à tous les unicellulaires et que, selon toute vraisemblance, devait posséder LUCA (*Last Universal Common Ancestor*), le dernier ancêtre commun à toutes les formes de vie existant sur Terre.



L'invention des premières cellules

Antoine Danchin

Faculté de Médecine, Université de Hong Kong - AMAbiotics SAS, Evry

Après plus de trois milliards d'années, le matériel génétique des cellules actuelles contient encore des vestiges compréhensibles, archives d'un lointain passé. La fonction des gènes persistants dans une majorité de génomes, ainsi que leur répartition dans le texte génomique, définissent trois grands ensembles qui donnent une idée de la genèse des premières cellules.

Le premier, qui constitue un ensemble très fragmenté (ce que l'on peut attendre d'un passé très ancien), conserve la mémoire de la synthèse des coenzymes, d'acides aminés, des nucléotides et des lipides, *via* un métabolisme original utilisant des molécules chargées, contenant notamment du phosphate. Ce métabolisme privilégie les structures contenant du fer et du soufre, et gère l'acquisition de l'azote. Il est plausible d'imaginer qu'il s'agissait à l'origine d'un métabolisme de surface. Le second ensemble de gènes persistants s'organise autour du codage des enzymes qui chargent les acides aminés sur les ARN de transfert, faisant apparaître un monde où les ancêtres de ces ARN seraient le substrat du métabolisme. Il contient aussi un groupe dont le rôle est de gérer la division cellulaire, indiquant que les protocellules pouvaient fusionner et se scinder tour à tour. Le troisième ensemble, presque entièrement structuré autour de la nanomachine responsable de la traduction du message génétique, contient les premiers éléments de la réplication de ce message. Pour former cet ensemble, l'ARN a découvert son aptitude à jouer le rôle de matrice de support du code génétique.

De cette analyse se dégage un scénario pour la genèse des premières cellules. À l'origine, un monde minéral où fer, soufre et phosphate jouent un rôle central permet la genèse d'un premier métabolisme de surface produisant les éléments de base de la vie - coenzymes, lipides et nucléotides, en lien avec la fixation de l'azote. Suit le temps de la polymérisation des métabolites de base, donnant naissance à un monde où l'ARN est central pour le métabolisme, et se substitue peu à peu aux surfaces. À cette étape, les populations des premières cellules, formées par l'isolement de compartiments grâce à la formation de doubles feuillettes lipidiques, fusionnent et se scindent, transférant d'une population à l'autre des caractéristiques métaboliques différentes. L'ARN découvre sa capacité d'autocomplémentarité, ce qui fait apparaître son rôle de matrice symbolique, et non plus de substrat chimique, et crée le monde des génomes ARN. Des populations cellulaires se forment, où une propriété centrale est celle d'un processus semblable à la phagocytose. L'ADN est alors inventé, et stabilise la mémoire des cellules.

L'existence d'une phagocytose généralisée, qui permet les échanges métaboliques et le transfert rapide de l'innovation, crée en même temps l'occasion d'y échapper, de deux manières possibles : par la formation d'une enveloppe réfractaire ou par la fuite vers un environnement hostile. Dans le premier cas, les bactéries apparaissent, à partir d'une réinvention de la synthèse de la lysine, *via* l'acide diaminopimélique (au cœur de leur paroi) et non plus l'aminoadipate. Dans le second cas, des lipides nouveaux, résistants, permettent aux Archées de vivre en milieu très chaud ou très salé. Ces deux ensembles échappent presque entièrement à la population des phagocytes, qui vont cependant réussir à absorber des bactéries, et donner ainsi naissance aux eucaryotes.



L'énigme de l'homochiralité moléculaire

Marie-Anne Bouchiat

Membre de l'Académie des sciences, École normale supérieure, Paris

Dans tous les systèmes vivants, les monomères des biopolymères sont en quasi totalité homochiraux, i.e., sont orientés de la même façon. Les acides aminés sont gauches et les sucres droits, l'autre forme n'étant tolérée ni dans l'architecture des protéines, ni dans celle des acides nucléiques. Le fait que deux énantiomères aient des fonctions chimiques très différentes explique que la stéréospécificité des interactions moléculaires puisse contrôler la reconnaissance des enzymes par leur récepteur, et donc l'échange d'un signal. L'homochiralité rigoureuse des molécules organiques relativement simples apparaît donc comme une condition nécessaire à une autoréplication des premiers systèmes vivants. L'énigme posée par son existence réside alors surtout dans la nature des mécanismes qui ont permis de sélectionner une chiralité définie, commune à tous les descendants de LUCA (*Last Universal Common Ancestor*), donc à tous les systèmes vivants. Une interrogation qui touche à l'essence même des origines de la vie.

La surprise du physicien réside dans l'idée implicite qu'une dissymétrie de l'état final résulte nécessairement d'une dissymétrie soit dans les interactions (violation de la parité, PV), soit dans les conditions initiales (principe de Curie). Toutefois, cela n'est valable que pour des systèmes à l'équilibre, et si l'on considère plusieurs réalisations identiques du même phénomène ; or l'apparition de la vie est, il est vrai, un phénomène unique, exceptionnel, qui n'a pu se faire que dans un milieu hors équilibre. Il reste pourtant paradoxal, pour le physicien, de constater que les molécules biologiques synthétisées à partir de substances racémiques, par le biais de processus physicochimiques connus pour préserver la symétrie gauche-droite, puissent aboutir à cette totale dissymétrie de l'état final dans le monde du vivant.

On sait depuis 1956 qu'il existe une brisure de la symétrie du miroir (violation de la parité) dans l'une des quatre interactions fondamentales connues, l'interaction faible, qui régit notamment la radioactivité β et d'autres processus de désintégration. Mais c'est seulement depuis le début des années 70, avec la révolution théorique engendrée par l'unification électrofaible, que l'on s'est mis à soupçonner qu'une certaine brisure de cette symétrie pouvait aussi exister dans les atomes et les molécules, c'est-à-dire dans la matière inerte stable : c'est l'échange du boson neutre Z^0 - nouvellement prédit - entre électrons et constituants des noyaux qui entre en jeu. Si l'effet n'a pas encore pu être mis en évidence dans les molécules, il a été très précisément observé dans plusieurs atomes lourds. Sa grandeur s'interprète dans le cadre théorique du modèle standard électrofaible capable de rendre compte de l'ensemble des expériences de physique des particules faisant intervenir le Z^0 . Se pourrait-il qu'il existe un lien entre la violation de la parité connue des physiciens et l'homochiralité moléculaire des systèmes vivants ?

Un tel lien peut-il traduire de manière indirecte le fait que l'univers dans lequel nous vivons est orienté (asymétrie du rayonnement cosmique ? radioactivité β des roches ?) ? Ou peut-il résulter directement de l'interaction PV dans les atomes et les molécules ? Mais si une telle connexion existe, comment expliquer la disproportion observée entre la grandeur des effets observés dans les atomes (asymétrie d'un milliardième) et ceux présents dans les systèmes vivants (asymétrie totale) ? Sommes-nous vraiment capables de comprendre la nature, sinon la grandeur des mécanismes mis en jeu dans un système hors équilibre ?



INSTITUT DE FRANCE
Académie des sciences

Une autre piste conduit le physicien à évoquer le phénomène de brisure spontanée de symétrie bien connu dans le cas des systèmes ferromagnétiques. Deux énantiomères correspondent à deux états stationnaires symétriques d'un système régi par un hamiltonien qui est très proche d'une symétrie D-G exacte. Pourtant, les systèmes vivants ont sélectionné une chiralité définie. D'une manière assez analogue, la symétrie particule-antiparticule observée à l'échelle des particules élémentaires rend extrêmement difficile d'expliquer, dans le cadre de la théorie du big-bang, l'existence d'une densité finie de nucléons, sans traces observables d'antinuéons à l'échelle de notre univers - avec toutefois la différence qu'un mélange « racémique » est hautement instable !



Origine et évolution des acides nucléiques

Eric Westhof

Membre de l'Académie des sciences, Institut de biologie moléculaire et cellulaire du CNRS, Université de Strasbourg

Parmi tous les biopolymères, seul l'ARN possède la double fonction de support d'information génétique et d'action catalytique. Bien que des observations récentes aient éclairé d'un jour nouveau les origines des acides nucléiques, nombre des étapes chimiques ou biochimiques ayant conduit à la sélection des molécules telles que nous les connaissons aujourd'hui restent encore non élucidées. Il est toutefois admis qu'une molécule telle que l'ARN, dotée d'une mémoire génétique et de pouvoir catalytique, était présente aux origines de la vie.

Dès sa synthèse, l'ARN simple brin a une forte tendance à se replier sur lui-même par interactions d'empilement et par formation de liaisons hydrogène entre les bases hétérocycliques, formant ainsi des architectures complexes et imbriquées à l'origine des multiples fonctions biologiques des molécules d'ARN. La séquence en bases d'un ARN contient l'information nécessaire au repliement tridimensionnel. Toutefois, il apparaît de plus en plus que la cinétique de polymérisation, et donc les conditions environnementales lors de sa production, jouent un rôle clé dans son repliement et sa fonction biologique. De plus, l'architecture des molécules d'ARN résulte d'un assemblage hiérarchique de fragments préformés de domaines hélicoïdaux, définis par les paires Watson-Crick, et de modules architecturaux maintenus par un ensemble de paires non-Watson-Crick. Ces modules, présents dans toute la phylogénie, ne sont pas liés à une fonction spécifique, et permettent donc une évolution rapide par un jeu d'assemblage et de combinaisons multiples. Enfin, en interagissant avec d'autres ligands organiques, d'autres molécules d'ARN ou des protéines, les structures formées peuvent varier et conduire à des fonctions modulables.

Ainsi, le potentiel évolutif de l'ARN, reposant sur l'extraordinaire ensemble de variants possibles, peut être exploité fonctionnellement grâce à la neutralité et à la modularité moléculaires, sous-jacents à de nombreuses interactions, ce qui facilite la percolation des séquences dans l'espace.



Origine et évolution des protéines

Juan Fontecilla

Institut de biologie structurale, Grenoble

Une première question fondamentale se pose : d'où viennent les acides aminés ? Dans un contexte prébiotique, ces molécules ont été produites soit dans l'espace, et transportées sur Terre par des météorites ou des comètes, soit sur notre planète, par des réactions dans l'atmosphère semblables à celles étudiées par Miller et Urey. Dans les deux cas, le répertoire d'acides aminés présents a dû être très limité, avec des concentrations importantes des seules alanine (Ala) et glycine (Gly), ainsi que d'acide aspartique (Asp) et de valine (Val). Toutefois, des oligopeptides composés de ces acides aminés ont pu se former de façon abiotique, et contribuer à la catalyse réalisée par des ribozymes, ou à la stabilisation de ces derniers, à l'époque du « monde ARN » - une hypothèse confortée par la très grande implication des ARN dans la synthèse protéique actuelle. Cependant, l'évolution de ce processus ne peut pas être envisagée sans une source primordiale fiable d'Ala, Gly, Asp et Val. En fait, ces acides aminés peuvent être synthétisés relativement facilement à partir de composants du cycle de Krebs, notamment le pyruvate. Le cycle de Krebs réducteur est donc un élément central dans la théorie de l'origine de la vie à partir des processus métaboliques bidimensionnels sur des surfaces minérales, telles que celles formées par les sulfures de fer (le « monde Fe-S » de G. Wächterhäuser).

Il est généralement admis que la synthèse protéique primitive ne disposait pas de code génétique, ce qui implique que le protoribosome a dû catalyser la formation de séquences peptidiques plus ou moins arbitraires, les « protéines statistiques » de C. R. Woese. Toutefois, la formation de la liaison peptidique requiert des acides aminés activés par estérification avec l'extrémité 3' d'un nucléotide, comme c'est le cas avec les ARNt modernes. Ces aminoacyl-nucléotides ont pu être des cofacteurs ribozymiques avant l'invention de la synthèse protéique, constituant un exemple, à l'échelle moléculaire, de l'opportunisme darwinien déjà observé dans l'évolution des espèces.

Il existe principalement trois hypothèses classiques quant à l'origine et l'évolution des triplets du code génétique : soit ils ont été figés de façon accidentelle (le « frozen accident » de F. Crick) ; soit ils ont été déterminés par l'interaction directe entre des acides aminés et des triplets codon/anticodon nucléotidiques (la « théorie stéréochimique » de M. Yarus) ; soit, enfin, ils ont coévolué avec des voies métaboliques productrices d'acides aminés de plus en plus complexes, tels que le tryptophane ou l'histidine (la « *coevolution theory of the genetic code* » de J. T. F. Wong). Ces hypothèses ne sont pas réellement mutuellement exclusives, car elles ont pu être déterminantes à différentes périodes de l'évolution du code génétique.

En tout état de cause, la sélection darwinienne a dû jouer un rôle prépondérant dans les premières étapes de mise en place du mécanisme de synthèse de protéines. Quant à son évolution et celle de ses produits, elles ont été surtout déterminées par le transfert horizontal de gènes entre organismes plus ou moins apparentés, à l'intérieur d'une même communauté. Cette évolution n'était donc pas darwinienne, mais plutôt lamarckienne, jusqu'au moment où chaque organisme a été assez différencié pour concurrencer d'autres membres de sa communauté.

Les protéines émergentes ont dès lors très probablement capturé d'anciens cofacteurs nucléotidiques du « monde ARN », et peut être aussi des catalyseurs métalliques issus du « monde Fe-S », pour exercer à la fois des fonctions ancestrales et d'autres spécifiques à une nouvelle ère.



Origine et rôle des virus dans l'évolution du monde vivant

Patrick Forterre

Unité de biologie moléculaire du gène chez les extrémophiles. Institut Pasteur, Paris - Université Paris-Sud, Orsay

Les récents travaux de microbiologie environnementale et de métagénomique ont montré que les particules virales représentent les entités biologiques les plus abondantes sur Terre, et que les gènes viraux sont beaucoup plus nombreux et divers que les gènes cellulaires (Kristensen et al., 2010). Il est de plus en plus couramment admis aujourd'hui que les interactions compétitives ou symbiotiques entre virus et cellules représentent le principal moteur de l'évolution biologique (Forterre et Prangishvili, 2013 ; Koonin et Dolja, 2013). Ces observations posent la question de l'origine des virus et de leur nature profonde.

Les théories sur l'origine des virus varient du tout au tout selon la façon dont ils sont définis. Certains auteurs réduisent les virus à leur génome, ce qui repousse leur origine aux confins de l'histoire du vivant, avec l'apparition des premiers réplicons parasites (Koonin et Dolja, 2013). Si, à l'inverse, les virus sont vus comme organismes producteurs de virions (Raoult et Forterre, 2008), ce qui permet de les distinguer des plasmides et autres acides nucléiques parasites ou simplement autonomes, les virus n'ont pas pu, par définition, apparaître avant les protéines, donc avant les cellules à ribosomes. Par ailleurs, la comparaison des virus dans les trois domaines du vivant - archées, bactéries et eucaryotes - montre qu'ils étaient déjà présents à l'époque du dernier ancêtre commun universel, LUCA (*Last Universal Common Ancestor*) (Prangishvili et al., 2006).

Les virus, s'ils sont définis comme organismes producteurs de virions, seraient donc apparus dans la période comprise entre l'émergence du ribosome et LUCA, le deuxième âge du monde cellulaire à ARN. Plusieurs lignées virales semblent être apparues indépendamment à cette époque, par échappement d'anciens réplicons à ARN, puis à ADN, et/ou par régression de lignées cellulaires ancestrales parasites. Les virus à ARN auraient pu jouer un rôle clef dans la transition vers l'ADN, ce qui expliquerait pourquoi les réplicons à ADN sont aujourd'hui beaucoup plus divers dans le monde viral que dans le monde cellulaire (Forterre, 2002). Ces différentes hypothèses sur le rôle des virus ne peuvent être vraiment comprises que si l'on dépasse l'assimilation traditionnelle des virus à leurs virions, et si l'on se focalise sur la forme active « vivante » du virus, c'est-à-dire la cellule hôte transformée au cours de l'infection en véritable « cellule virale », ou virocell (Forterre, 2010, 2013).

Forterre P: The origin of DNA genomes and DNA replication proteins. Curr Opin Microbiol 2002, 5, 525

Forterre P: Manipulation of cellular syntheses and the nature of viruses: The virocell concept. C.R. Chimie 2010, doi:10.1016/j.crci.2010.06.007.

Forterre P: Darwin's goldmine is still open: Variation and selection run the world. Front Cell Infect Microbiol 2012, 2,106, doi: 10.3389/fcimb.2012.00106

Forterre P: The virocell concept and environmental microbiology, The ISME Journal 2013, 7, 233

Forterre P, Prangishvili D. The major role of viruses in cellular evolution: Facts and hypotheses. Curr Opin Virol. 2013 Jul 16. doi:pil: S1879-6257(13)0010

Koonin EV, Dolja VV. A virocentric perspective on the evolution of life. Curr Opin Virol. 2013 Jul 11. doi:pil: S1879-6257(13)00102-8.

Kristensen DM, Mushegian AR, Dolja VV, Koonin EV: New dimensions of the virus world discovered through metagenomics. Trends Microbiol. 2010, 18, 11.

Prangishvili D, Forterre P, Garrett RA: Viruses of the Archaea: A unifying view. Nat Rev Microbiol 2006, 4, 837.

Raoult D, Forterre P. Defining viruses: Lessons from Mimivirus. Nat Rev Microbiol. 2008, 6:315



Origine et diversification des eucaryotes

Hervé Philippe

Département de biochimie, Université de Montréal, Canada

L'origine de la complexité a, de longue date, fasciné l'espèce humaine. Les eucaryotes ont non seulement de multiples structures intracellulaires, dont la plus connue est le noyau, mais aussi de nombreux représentants multicellulaires, comme les animaux, les plantes et les champignons. De très nombreuses théories ont été proposées pour expliquer cette grande complexité, mais il est nécessaire de connaître précisément la phylogénie des eucaryotes pour pouvoir les tester. Bien que cette question soit *a priori* délicate à résoudre, étant donné l'ancienneté des événements évolutifs concernés, un consensus essentiellement fondé sur les premières données moléculaires (ARN ribosomique et quelques gènes anciennement dupliqués) a rapidement été admis par la communauté scientifique au début des années 1990. Cette phylogénie propose que les eucaryotes sont un groupe-frère des archéobactéries, et que de nombreuses lignées de protistes, en particulier amitochondriaux, émergent le long de la lignée menant aux principaux groupes de multicellulaires. L'acceptation très (trop) rapide de ce consensus est probablement due au fait qu'elle correspond à la vision gradiste héritée d'Aristote, avec les organismes simples donnant naissance aux organismes complexes (un procaryote devenant un eucaryote).

Des progrès méthodologiques dans l'obtention des séquences aussi bien que dans l'inférence des arbres ont remis en cause, à la fin des années 1990, le concept d'émergence progressive des lignées de protistes. Un nouveau consensus s'est alors installé, selon lequel l'ancêtre des eucaryotes actuels était relativement complexe - par exemple, il possédait déjà une mitochondrie, et que la diversification des eucaryotes s'est produite relativement rapidement, même si l'on peut identifier six grands super-groupes.

Cette vision de l'évolution des eucaryotes est-elle encore valable à une époque où l'on dispose de fabuleuses quantités de données génomiques et où les méthodes de reconstruction se sont grandement complexifiées ? En utilisant le cas des animaux, on peut identifier les principaux obstacles à l'inférence d'une phylogénie exacte, déterminer les meilleures méthodes actuellement disponibles et examiner les parties de la phylogénie qui peuvent être résolues de manière satisfaisante. Bien que plusieurs aspects importants de l'histoire des eucaryotes ne soient pas encore mis au jour, les convergences vers la simplification (e.g., perte de la respiration oxygénique) et vers la complexification (e.g., la multicellularité) sont nombreuses et suggèrent que l'origine de la complexité recèle encore bien des mystères.



Symbiose et évolution des eucaryotes

François Lallier

Station biologique de Roscoff, CNRS/UPMC, Paris

L'origine endosymbiotique des mitochondries et des chloroplastes, suggérée dès la fin du 19^e siècle, ne fait plus aucun doute depuis les années 1970-80 : les premières, issues d'alpha-protéobactéries, ont doté les eucaryotes du métabolisme aérobie hétérotrophe basé sur l'oxygène ; les seconds, issus de cyanobactéries, ont permis à certains eucaryotes d'acquérir la photosynthèse oxygénique, leur conférant ainsi un métabolisme autotrophe.

Beaucoup d'autres exemples d'endosymbiose ont été décrits chez les eucaryotes : bactéries fixatrice d'azote (e.g., *Rhizobium*) ou source d'acides aminés essentiels (e.g., *Buchnera*), ou eucaryotes phototrophes unicellulaires accaparés par des hétérotrophes (endosymbioses secondaires et tertiaires, zooxanthelles et zoochlorelles).

Il existe toutefois d'autres voies que la photosynthèse pour accéder à l'autotrophie : celles de la chimiosynthèse. La découverte, de la fin des années 70 au début des années 90, de plusieurs écosystèmes reposant essentiellement sur une production primaire chimiosynthétique (sources hydrothermales profondes, suintements froids, etc.) a mis en évidence l'importance, chez les espèces animales les plus abondantes de ces écosystèmes, d'associations symbiotiques avec des bactéries chimio-autotrophes.

L'analyse d'exemples montrant des degrés divers d'intégration (les moules *Bathymodiolus*, le ver tubicole *Riftia* ou les palourdes *Calypptogena*, notamment) permet d'aborder les grandes questions qui concernent l'étude de toute symbiose : reconnaissance mutuelle des partenaires, acquisition et transmission des symbiotes, contrôle et régulation de la prolifération intracellulaire des symbiotes à travers un dialogue moléculaire, etc. Les outils moléculaires développés aujourd'hui sur ces espèces « exotiques » vont désormais permettre d'aborder ces questions sur un grand nombre d'exemples d'endosymbioses. Une telle approche comparative permettra sans doute de dégager des paradigmes concernant le spectre beaucoup plus large des interactions durables entre espèces.

Enfin, le statut d'organite des mitochondries et chloroplastes, défini par une perte de gènes de leur matériel génétique propre qui affecte notamment leurs fonctions essentielles, impose l'importation de protéines élaborées dans le cytoplasme de la cellule hôte. Qu'en est-il de l'évolution des endosymbioses chimiotrophes connues à ce jour ? Pourra-t-on un jour parler d'une véritable lignée chimiotrophe chez les eucaryotes ?



Classification phylogénétique des animaux pluricellulaires : nouvelles réponses à de vieux problèmes

Hervé Le Guyader

Directeur de l'UMR7138 « Systématique, Adaptation, Evolution », UPMC, Paris

Depuis les prémices de la zoologie moderne, au début du 19^e siècle, les biologistes ont tenté de proposer une vision globale de l'ensemble du règne animal. Pour cela, ils ont pas à pas forgé différents outils conceptuels. Avec l'aide de l'homologie et du plan d'organisation, ils ont déterminé les embranchements. En s'appuyant sur l'embryologie comparée (nombre de feuillettes, avenir du blastopore, cavités embryonnaires, etc.), ils ont proposé un arbre évolutif des métazoaires qui était en résonance avec la vision, alors à la mode, de progrès évolutif continu. Mais de nombreuses difficultés semblaient insurmontables : faible nombre des caractères embryonnaires, embranchements pour certains difficilement classables, inflation du nombre de plans d'organisation, etc.

Les phylogénies moléculaires de la fin des années 90 ont commencé à éclaircir le panorama, notamment en rendant caduque la structure globale de l'arbre des métazoaires qui faisait jusque là consensus. Si certaines zones d'ombre subsistaient, l'utilisation récente de génomes complets en phylogénie - la phylogénomique -, semble en voie de résoudre les derniers problèmes majeurs.

Cependant, si nous disposons d'un arbre phylogénétique fiable, le questionnement des zoologistes n'est pas terminé pour autant. En effet, bon nombre d'anciennes hypothèses sont fortement remises en cause, et nécessitent un réexamen complet : « progrès » phylétique, définitions d'un protostomien et d'un deutérostomien, émergence de la métamérie, concept de plan d'organisation, etc. Autant de questions vives, qui ont pour premier résultat positif de relancer, avec les outils modernes, les études zoologiques.



INSTITUT DE FRANCE
Académie des sciences

Incidence des cataclysmes naturels sur l'évolution de la vie. La vie peut-elle ne tenir qu'à un fil ?

Vincent Courtillot

Membre de l'Académie des sciences, Institut de physique du globe, Paris

Tous les organismes vivant actuellement sur la Terre sont les descendants d'organismes ayant échappé à un certain nombre de phases d'extinction qui ont été massives et, avec une vision géologique du temps (voire sans), brusques. Au cours du premier milliard d'années d'existence du système solaire, des impacts géants, dont celui qui a créé le couple Terre-Lune, ont pu annihiler les premières expériences de vie. Plus près de nous, au cours du dernier milliard d'années, des éruptions géantes et des glaciations presque globales, ainsi que ce qui restait d'astéroïdes de gros diamètre susceptibles de croiser l'orbite de la Terre, ont pu être responsables de conditions environnementales délétères à la vie.

On rappellera la douzaine d'événements qui se sont produits depuis le début du Phanérozoïque, il y a un demi-milliard d'années, et notamment ce qui a sans doute été le plus gros cataclysme, l'éruption de millions de kilomètres cubes de basalte (les *traps* de Sibérie), qui a injecté assez de soufre et de gaz carbonique pour anéantir 99 % des individus vivant alors sur Terre. Les mécanismes de ces extinctions en masse sont l'objet de recherches toujours actives, et la question se pose encore : qui, des mieux adaptés ou plus simplement des plus chanceux, survivent à ces cataclysmes ?



Cataclysmes et continuité de la vie

Armand de Ricqlès

Collège de France, Paris

Le *Descent with modification* de Darwin demeure sans doute, 150 après, le résumé le plus synthétique de la notion d'évolution biologique. Il pose le couple antinomique, mais insécable, de la continuité et du changement

La continuité - Depuis ses origines mystérieuses sur cette planète, il y a sans doute 3,5 milliards d'années, ce qu'il est convenu d'appeler la vie paraît ne jamais avoir cessé d'exister et de se maintenir. Aux origines, un système moléculaire à capacité informative « prend en charge » un certain nombre de constituants banals de l'environnement (essentiellement carbone, hydrogène, oxygène et azote) en produisant, au prix d'une dépense d'énergie, des molécules organiques complexes (protéines, lipides, glucides, etc.), dont l'agencement réciproque et les interactions permettent le maintien, ou la multiplication, du système en question. Tous les éléments du vivant ont pu se différencier spontanément et plus ou moins indépendamment les uns des autres au cours d'une évolution chimique que l'on peut, rétrospectivement, qualifier de prébiotique. Ce sont probablement les phénomènes de couplages fonctionnels entre ces « briques » chimiques qui vont constituer le propre de la biogenèse. Après ces phases initiales, il y a continuité absolue, dans le temps long, dans le système bio-informatif commun au vivant, au travers d'une évolution souvent complexifiante du fait de transferts horizontaux et de synthèses symbiotiques réalisant des « unités » de plus en plus complexes : gènes, membranes, état cellulaire « procaryote », sexualité, eucaryotes, organismes métazoaires et métaphytes, symbiotes. Ces diverses étapes fondamentales sont toutes franchies au Précambrien, entre 3 milliards et 600 millions d'années avant le présent.

Le changement - Pour les organismes multicellulaires à reproduction sexuée, approximativement décrits par le concept d'espèce, l'événement évolutif de base est la spéciation : la différenciation d'espèce(s) nouvelle(s) à partir d'une espèce ancestrale proche. S'il n'est pas possible de démontrer que telle espèce fossile est l'ancêtre biologique réel de telle autre espèce, fossile ou actuelle, on peut démontrer le degré d'apparement relatif entre les espèces. Cela est suffisant pour reconstituer petit à petit « l'arbre du vivant », une métaphore descriptive approximative, mais commode, de l'évolution, au moins pour les êtres pluricellulaires. La « forme » de l'arbre est très largement conditionnée par les phénomènes *d'extinctions différentielles* au cours du temps profond, comme l'avait bien compris Darwin, qui faisait de l'extinction une composante décisive de la mécanique évolutive.

La documentation paléontologique réfute la vision anthropocentrée d'une marche linéaire de la vie vers la complexité et le « progrès », des concepts qui demanderaient d'ailleurs une sérieuse étude critique. L'histoire de la vie n'est pas « un long fleuve tranquille », elle est semée d'épisodes de changements accélérés, caractérisés par des « pics » d'extinction, suivis de nouvelles diversifications. Ces épisodes, au nombre de cinq principaux pour le Phanérozoïque (de 545 millions d'années à l'actuel) et dont le plus critique fut la « crise » du Permien terminal (il y a 250 millions d'années), constituent un ordre particulier de causalité. C'est pourquoi il n'est pas possible de « reconstituer » l'histoire de la vie à l'aide des seules connaissances de mécanique évolutive tirées du monde vivant actuel, y compris à ses niveaux moléculaires. « *History matters* », disait Stephen Jay Gould.

L'évolution biologique ne répond pas à des lois et ne peut être prédite. Elle est tissée de déterminisme et de contingence qui entremêlent leurs effets à tous les niveaux d'intégration, de l'événement moléculaire de la mutation aux événements climatiques, géographiques,



géologiques et astrophysiques les plus globaux et les plus rares, mais dont la probabilité d'occurrence est non nulle à l'échelle du temps profond. Ainsi, le paléontologue moderne est conduit à une révision critique à la fois d'un déterminisme simple et « mécanique » de l'évolution, régi par des « lois », et à une vision critique de « l'actualisme » (ou uniformitarisme) de Charles Lyell (1833), au moins dans ses applications à l'histoire du vivant. Au-delà d'un uniformitarisme « de principe », incontestable, les données accumulées dans tous les domaines depuis 150 ans nous incitent à opter pour un « néocatastrophisme de constat ». L'histoire de la vie a été ponctuée d'épisodes exceptionnels à forts retentissements évolutifs.

La paléontologie permet l'observation directe, dans le temps long, de la transformation évolutive générale du monde vivant. La documentation paléontologique s'accroît rapidement en qualité et quantité. Elle permet désormais d'avoir une vision de mieux en mieux informée du cheminement historique de la vie terrestre, vision souvent assez éloignée des considérations *a priori* trop souvent imposées par telle philosophie ou tel dogme. Les « sciences des causes passées », ou sciences *palétiologiques* au sens de Whewell (1840), soit l'ensemble des sciences historiques, différent, en particulier par leur mode spécifique d'administration de la preuve, des sciences expérimentales ou *nomologiques* (qui recherchent des lois atemporelles, aussi générales que possible). Il n'y a pas lieu d'imposer aux sciences historiques l'épistémologie des sciences nomologiques : il n'y a pas de « Lois » de l'Évolution biologique, mais celle-ci constitue bien une Histoire...



Les planètes extrasolaires sont-elles habitables ?

Guillaume Hébrard

Institut d'astrophysique de Paris, CNRS-UPMC

La première planète en orbite autour d'une étoile autre que le Soleil a été découverte en 1995 à l'Observatoire de Haute-Provence. Plus de 900 planètes extrasolaires ont été détectées depuis lors, et plusieurs milliers de candidates ont été identifiées. Les différentes techniques permettant ces découvertes, et notamment celles dites des vitesses radiales et des transits, gagnent en précision et permettent de détecter des planètes de plus en plus petites et sur des périodes orbitales de plus en plus longues. Elles atteignent à présent le domaine des planètes analogues à la Terre et/ou situées dans la zone habitable, c'est-à-dire à une distance de leur étoile impliquant une température modérée, susceptible de permettre le développement de la vie.

Atmosphères des planètes extrasolaires

Alfred Vidal Madjar

Institut d'astrophysique de Paris, CNRS-UPMC

Bien peu de choses sont connues des planètes extrasolaires récemment découvertes. Les preuves indirectes de leur présence imprimées au balancement de leur étoile, ou la signature furtive de leur passage en transit devant l'étoile centrale, donnent parfois accès à leur orbite, leur masse et leur taille, tandis que les images directes de ces objets restent encore du domaine de l'exploit observationnel. Pourtant, on arrive déjà à détecter leur atmosphère, et même à observer directement la distribution verticale de certains constituants, l'existence de poussières ou d'aérosols, des inversions de températures ou, encore, la présence de vents.

Les éléments déjà observés sont l'hydrogène, l'oxygène, le carbone, le sodium et le magnésium, chacun permettant de sonder une région différente de l'atmosphère. Des molécules ont été parfois aussi détectées telles que H₂O, CO, CO₂, CH₄, TiO et VO. Dans ce contexte, deux planètes sortent particulièrement du lot : HD209458b (Osiris) et HD189733b, deux Jupiters chauds. Il reste cependant beaucoup d'efforts observationnels à accomplir pour atteindre les atmosphères de planètes semblables à notre Terre.

Depuis quelques années, des atmosphères de planètes plus petites qu'Uranus ou Neptune, qualifiées de « Super-Terres », mais qui n'ont pas d'équivalent dans notre système solaire, commencent à être étudiées. Les difficultés observationnelles augmentent considérablement, mais l'arrivée de grands télescopes devrait permettre l'observation de « nouvelles Terres » dans un avenir relativement proche.



Atomes, molécules et origine de la vie

Pierre Encrenaz

Membre de l'Académie des sciences, Observatoire de Paris, UPMC

Depuis l'arrivée de l'astronomie millimétrique et submillimétrique (sol et espace), plus de 150 molécules ont été découvertes dans des comètes et des nuages interstellaires : eau, acide cyanhydrique, cyanopolyines, dioxygène, ions chargés négativement ou positivement, composés polyaromatiques hydrogénés. La mesure précise des rapports isotopiques H/D, $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$, $^{16}\text{O}/^{17}\text{O}/^{18}\text{O}$, $^{32}\text{S}/^{33}\text{S}/^{34}\text{S}$ permet de comprendre que l'eau terrestre provient de comètes l'ayant apportée du système solaire.

Les observations des satellites de Saturne (Titan, Encélade et Phoebé), réalisées grâce à la sonde Cassini, ont permis d'y découvrir des lacs et des mers contenant un mélange d'éthane, de méthane et de diazote, ainsi que des cryovolcans et des dunes de tholins. Titan, notamment, montre un cycle climatologique avec des épisodes pluvieux de type cévenol et une variation du niveau de sa surface (évaporation ou mouvement de l'alkanofér). La présence de glaces d'eau et de méthane sur le site d'atterrissage de la sonde Huyghens, de méthane gazeux dans l'atmosphère sur des périodes géologiquement longues implique la présence de molécules importantes pour la biologie, de clathrates (CH_4 et C_2H_6) et de tholins. Certains biologistes ont même fait une estimation de la biomasse pouvant être contenue dans les lacs de Titan, seule autre planète du système solaire ayant les trois phases - liquide, solide, vapeur.

La découverte, à partir de 1995, de plus de 1 000 exoplanètes, dont certaines montrent la présence d'eau, ouvre une nouvelle époque pour l'exobiologie.