

## Introduction

# Mini-revue : les bactéries lactiques, ces êtres vivants apparus il y a près de 3 milliards d'années

Patrick TAILLIEZ\*

Unité de Recherches Laitières et Génétique Appliquée, INRA, Domaine de Vilvert,  
78352 Jouy-en-Josas Cedex, France

**Abstract — Lactic acid bacteria: living organisms that emerged 3 billion years ago.** Lactic acid bacteria (LAB) are known to be useful for humans. They contribute to the manufacture and the preservation of many foods. Despite their importance, only few phylogenetic studies address the position and role of LAB in the evolution of life on Earth. This review examines molecular data and data of paleontology and metabolism that can be used to determine when LAB first appeared. Phylogenetic studies based on ribosomal DNA sequence comparisons and on signature-sequence analysis present in well-conserved proteins suggests an ancestral position in evolution of Gram positive bacteria with low GC%, including LAB. By these criteria, LAB may have appeared before the photosynthetic cyanobacteria. As the latter were found in sediments dated 2.75 billion years ago, LAB may have emerged 3 billion years ago. Their poor adaptation to aerobic environments also suggests that they may have emerged during the transition of Earth's atmosphere from anaerobic to aerobic.

**lactic acid bacteria / cyanobacteria / evolution / phylogeny / Gram positive bacteria**

**Résumé —** Les bactéries lactiques sont des micro-organismes utiles à l'homme lui permettant de fabriquer et de conserver nombre de ses aliments. Malgré leur importance, peu de travaux de phylogénie sont consacrés à préciser leur position et leur rôle dans l'évolution de la vie sur notre planète. Cette revue a pour objectif de mieux cerner la période d'émergence des bactéries lactiques en s'appuyant sur des données de paléontologie, des données moléculaires et de métabolisme. La phylogénie basée sur la comparaison des séquences d'ADN ribosomique et sur l'analyse de séquences signatures dans les protéines très conservées suggère une position ancestrale des bactéries Gram positif à bas taux de guanine et cytosine (GC %), dont les bactéries lactiques, dans l'évolution. Ces bactéries seraient donc apparues avant les cyanobactéries photosynthétiques. Ces dernières ayant laissé des traces fossiles datées d'au moins 2,75 milliards d'années, les bactéries lactiques pourraient donc avoir vu le jour il y a près de 3 milliards d'années. Leur médiocre adaptation à la vie en aérobiose concourt à penser qu'elles se seraient plutôt développées au cours d'une période de transition entre un monde anaérobie et un monde micro-aérobie.

**bactérie lactique / cyanobactérie / évolution / phylogénie / bactérie Gram positif**

---

\* Tél. : (33) 1 34 65 20 76 ; fax : (33) 1 34 65 20 65 ; e-mail : [tailliez@diamant.jouy.inra.fr](mailto:tailliez@diamant.jouy.inra.fr)

## 1. INTRODUCTION

L'essor des bactéries lactiques a bénéficié de celui des grands mammifères, producteurs de lait, commencé il y a 65 millions d'années [7, 46]. Il s'est accentué lorsque l'homme est passé du statut de chasseur-cueilleur à celui d'éleveur, il y a quelques 8 000 ans avant J.-C. Les premiers vases perforés de petits trous, retrouvés sur les rives du lac de Neufchâtel, datent de 3 000 ans avant J.-C. Dès cette époque, en Egypte, à Sumer ou en Macédoine, l'homme sait contrôler le phénomène de caillage du lait [26]. Très rapidement donc, ces bactéries s'avèrent utiles à l'homme et contribuent à la production de nombreux produits alimentaires fermentés comme le fromage, le pain, le vin, la choucroute dans nos régions tempérées et des produits à base de céréales, de tubercules, de poisson et de viande dans les régions intertropicales [5, 14, 15].

Ces bactéries ubiquistes et aptes à se développer sur différents substrats autres que le lait, étaient donc probablement présentes bien avant la naissance de l'homme et des mammifères. Pour préciser la période durant laquelle ces bactéries se seraient différenciées, nous nous sommes appuyés sur des données de paléontologie, des données moléculaires basées sur les séquences des ADN ribosomiques et les séquences signatures de protéines conservées, ainsi que sur certaines caractéristiques du métabolisme carboné de ces bactéries. Les bactéries lactiques seraient apparues sur Terre il y a près de 3 milliards d'années.

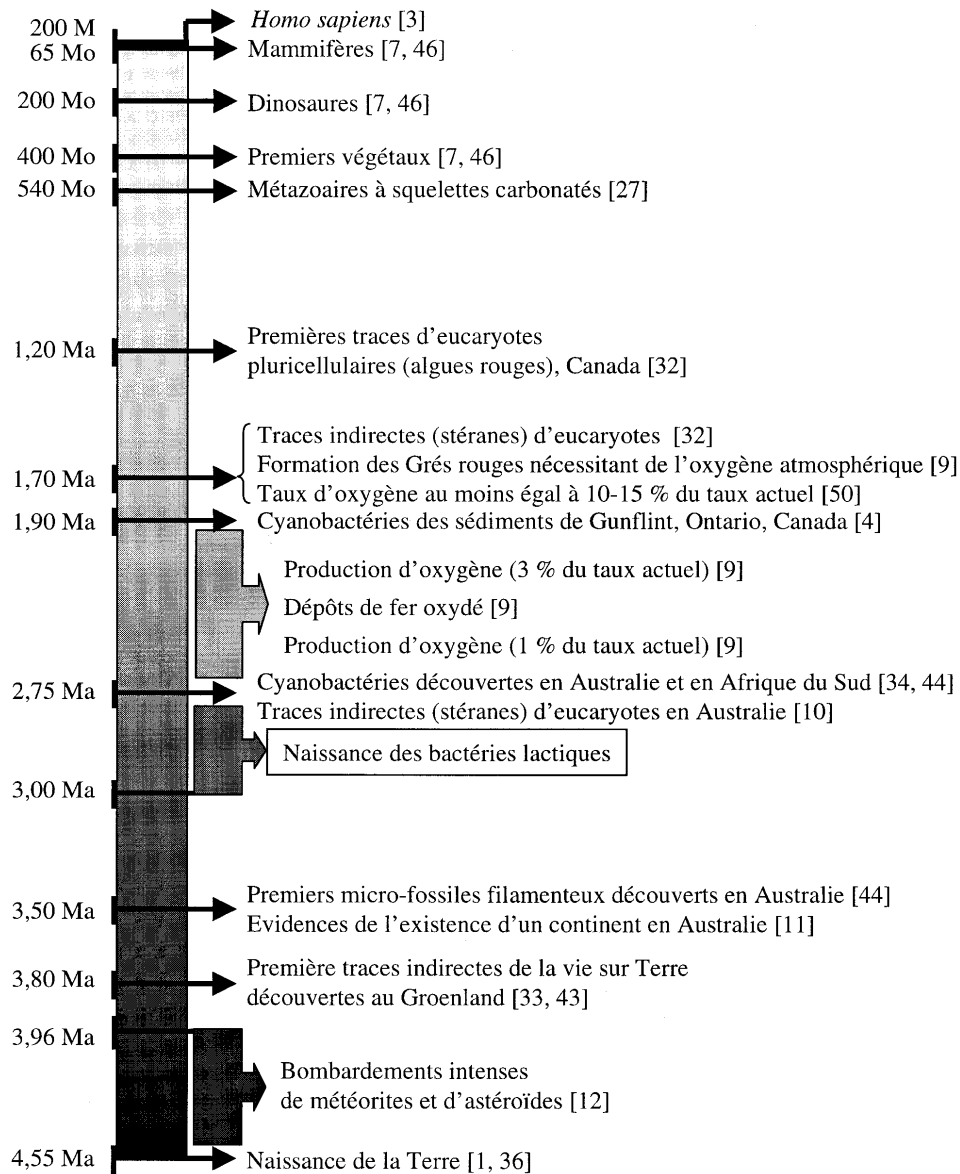
## 2. LES CYANOBACTÉRIES, REINES DU MONDE PRÉCAMBRIEN, CONSTITUENT UN CHAÎNON IMPORTANT DANS L'ÉVOLUTION

Pour positionner les bactéries lactiques dans le cours de l'évolution de la vie sur Terre, les cyanobactéries constituent un élément de référence de choix. Ces micro-

organismes photosynthétiques ont contribué, bien avant l'apparition du monde végétal qui a eu lieu vers 400–440 millions d'années [7, 46], à transformer l'atmosphère terrestre ancienne sans oxygène en atmosphère aérobie contenant aujourd'hui 21 % d'oxygène moléculaire. Certaines espèces de cyanobactéries présentent des caractères très particuliers [49]. Leur taille est sensiblement plus grande que celle des autres bactéries (largeur des cellules  $> 3,5 \mu\text{m}$  et  $< 1,5 \mu\text{m}$ , respectivement) et leurs traits morphologiques, très peu répandus dans le monde bactérien, sont de ce fait caractéristiques. Elles présentent un conservatisme morphologique (taille, forme, organisation cellulaire, forme des colonies, mode de division cellulaire) qui permet des comparaisons entre les cyanobactéries vivant aujourd'hui et les fossiles très bien conservés datant de plus de 2 milliards d'années [45].

Les principales étapes de l'évolution de la vie sur Terre sont présentées dans la figure 1. Les traces les plus anciennes de la vie ont été mises en évidence indirectement par la détection d'isotopes légers du carbone, dans des inclusions carbonées, à l'intérieur de grains d'apatite trouvés notamment dans des sédiments du Groenland âgés de 3,8 milliards d'années [33, 43]. L'accumulation de ces isotopes, liée à une activité biologique, témoigne de l'existence de la vie 750 millions d'années seulement après la formation de la Terre, il y a 4,55 milliards d'années [1, 36]. Or, notre planète a été fortement bombardée d'astéroïdes et de météorites jusqu'à 3,96 milliards d'années. Ces impacts ont stérilisé la Terre, empêchant le développement de la vie durant toute cette période. Cependant, ces corps chargés d'eau venus de l'espace, ont aussi contribué à la constitution des océans et donc au développement de la vie [12]. Ainsi, 200 à 250 millions d'années auraient suffi pour qu'une vie microbienne apparaisse et se développe sur notre planète.

Les premiers micro-fossiles filamenteux ont été découverts dans une séquence de



**Figure 1.** Chronologie du développement de la vie sur Terre. Ma, milliards d'années ; Mo, Millions d'années ; M, milliers d'années.

**Figure 1.** Chronology of the development of life on Earth. Ma, billion years; Mo, million years; M, thousand years.

sédiments et de roches volcaniques relativement bien conservée, datant de 3,465 milliards d'années, au nord-ouest de l'Australie [44]. Onze nouvelles espèces ont été décrites et présentent des traits morphologiques très similaires à ceux des *Oscillatoria* actuelles (cyanobactéries filamenteuses). Bien que le lien entre ces micro-fossiles filamenteux et les cyanobactéries actuelles ne soit pas formellement démontré, Schopf [49] suggère que ces bactéries photosynthétiques productrices d'oxygène s'étaient déjà diversifiées à cette époque.

Des traces moins équivoques témoignant de la présence et de l'activité des cyanobactéries, ont été trouvées (i) au Canada dans des formations de fer datant de 1,9 milliards d'années [4], (ii) en Afrique du Sud dans du quartz et des dolomites âgés de 2,7 milliards d'années [34] et (iii) dans l'ouest de l'Australie, dans la formation de Tumbiana datée de 2,75 milliards d'années [44]. La morphologie de ces micro-fossiles est similaire à celle des algues bleues filamenteuses actuelles. Les stromatolites, structures en lamelles formées par des centaines de bactéries dont certaines produisent par photosynthèse du carbonate de calcium et de l'oxygène moléculaire à partir de dioxyde de carbone, correspondent aussi à celles construites par les algues bleues actuelles dans les eaux peu profondes.

Les premières traces de pré-eucaryotes ont été identifiées par la présence de stéranes et, en particulier de cholestane et de ses analogues, dans des bitumes et des schistes australiens datés respectivement de 1,69 (cité dans [32]) et 2,7 milliards d'années [10]. Ces molécules dérivent des stérols qui sont des composants caractéristiques de la membrane des cellules eucaryotes [35]. Des traces évidentes de cellules eucaryotes apparaissent entre 1,7 à 1,9 milliards d'années [32]. Ceci impose la présence d'oxygène en quantité suffisante au moins dans certains environnements riches en bactéries photosynthétiques dès cette époque. La présence d'oxygène à cette

période est confirmée par l'apparition de dépôts d'oxydes de fer dès 2,6 milliards d'années mais la pression d'oxygène ( $pO_2$ ) ne devait pas dépasser plus de 1 à 2 % du taux actuel à cause d'une forte consommation par piégeage dans les oxydes de fer. Ce faible taux d'oxygène est confirmé par les dépôts de pyrite, d'or et d'uranite dans des sédiments datant de 2,3 à 2,6 milliards d'années. Ces dépôts se réalisent uniquement en absence d'oxygène [37]. Les dépôts d'oxydes de fer ne s'accumulent plus vers 1,9 milliards d'années. La  $pO_2$  va augmenter et le développement des eucaryotes va alors commencer avec l'apparition des premiers organismes pluricellulaires vers 1,2 milliards d'années [32].

### 3. POSITIONNEMENT DES BACTÉRIES LACTIQUES PAR RAPPORT AUX CYANOBACTÉRIES SUR LA BASE DES DONNÉES MOLÉCULAIRES

#### 3.1. La phylogénie basée sur les séquences d'ADN de la petite sous-unité ribosomique (ADNr)

En comparant les séquences d'ADNr, l'empire des bactéries peut être divisé en plus de 10 règnes dont celui regroupant la quasi-totalité des bactéries à Gram positif et celui regroupant les cyanobactéries [52]. La plupart de ces règnes divergent à peu près à partir d'une même position sur l'arbre des bactéries à l'exception des genres *Thermotoga* et *Aquifex*. Ces 2 derniers semblent diverger plus tôt si l'on admet que la racine de l'arbre se situe entre ces 2 genres. En fait, ils sont composés des espèces bactériennes les plus thermophiles connues actuellement. Le contenu de leur ADNr en guanine et cytosine est élevé et contribue probablement au maintien de la structure fonctionnelle des ARN ribosomiques à haute température. Ces contraintes limitent les variations possibles des séquences et leur

vitesse d'évolution [20]. Ceci a pour conséquence d'affecter une position erronée à ces micro-organismes dans cet arbre phylogénétique. De plus, la position de ces 2 genres proches de la racine de l'arbre indiquerait aussi que les ancêtres communs à toutes les bactéries sont hyperthermophiles. Or, cette hypothèse est très controversée. En effet, les bactéries hyperthermophiles présentent des caractères évolués suggérant une adaptation plus récente à l'hyperthermophilie [21, 22]. De plus, Galtier et al. [24], en utilisant une méthode qui permet de déduire la composition en bases de séquences ancestrales à partir de séquences actuelles, proposent que les ancêtres des bactéries avaient plutôt un caractère mésophile. Enfin, cette hypothèse s'oppose à l'idée qu'un monde à ARN (non thermophile) aurait précédé le monde à ADN [20, 22, 52]. Si l'on exclut donc ces bactéries hyperthermophiles, les bactéries Gram positif forment une branche très profonde dans l'arbre basé sur la comparaison des séquences d'ADNr 16S émergeant avant celle des cyanobactéries [23].

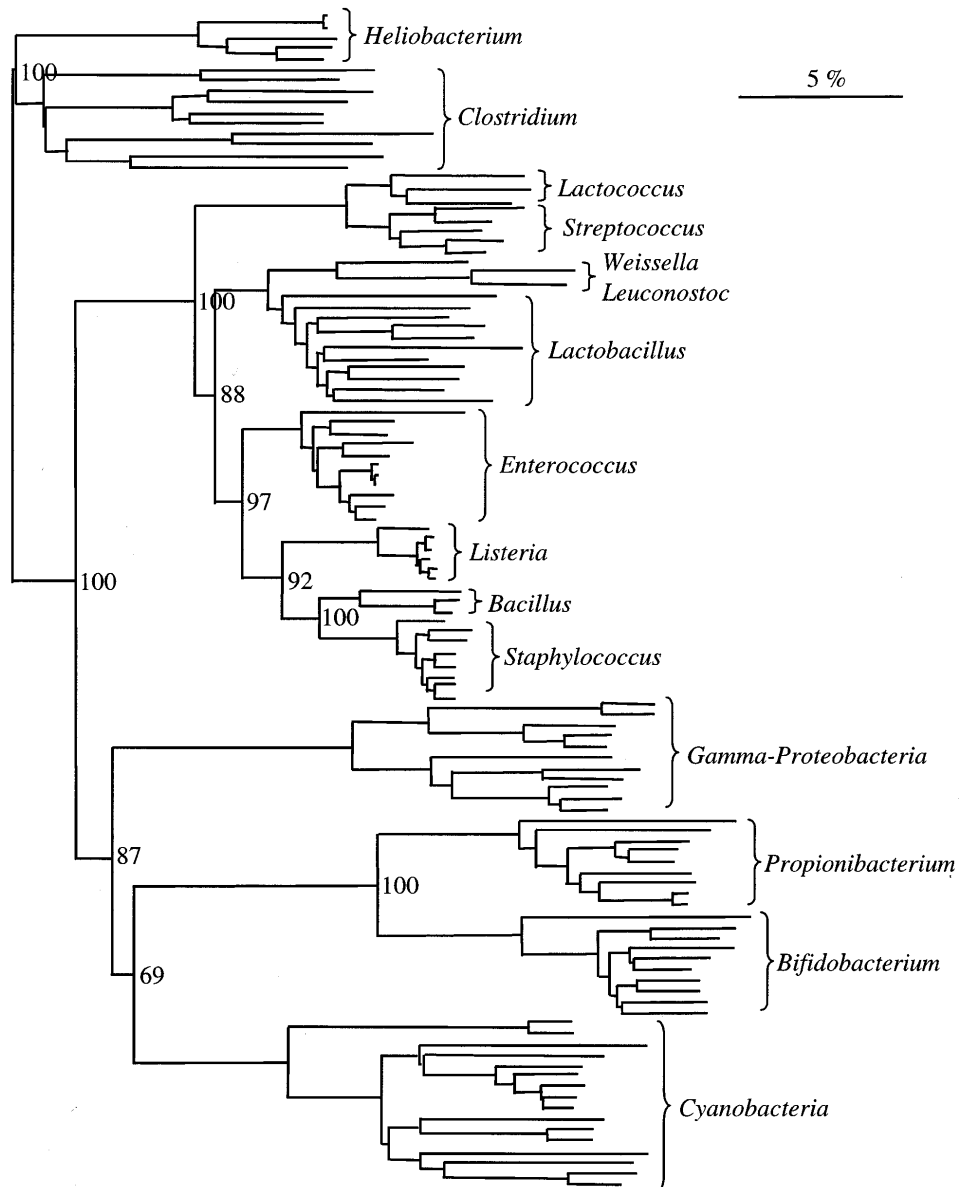
Un arbre des distances (Fig. 2) focalisé sur les bactéries lactiques a été calculé en utilisant les séquences des ADNr 16S extraites de la banque de données GenBank [6]. Cette analyse inclut les séquences des bactéries Gram positif suivantes : *Helicobacterium*, bactéries photosynthétiques probablement ancestrales au plan de la photosynthèse [25, 53], les *Clostridium* constituant une branche profonde de l'arbre phylogénétique basé sur les séquences des ADNr 16S [23], les bactéries lactiques, les bactéries proches au plan phylogénétique (*Listeria*, *Bacillus* et *Staphylococcus*) et, les bactéries à haut taux de guanine et cytosine (GC %) des genres *Propionibacterium* et *Bifidobacterium* utilisés dans les industries laitières. Parmi les bactéries Gram négatif, les séquences sélectionnées sont celles des cyanobactéries et des gamma-protéobactéries comme *Escherichia coli*, *Pseudomonas*. Pour chacun de ces groupes d'organismes pris individuellement, les séquences disponibles ont été alignées et comparées. Des

séquences représentatives des différents groupes obtenus ont ensuite été sélectionnées en éliminant les séquences incomplètes et celles contenant de nombreuses bases indéterminées. Les distances entre paires de séquences ont été calculées sur la base de 1 150 nucléotides. L'arbre des distances a été construit en utilisant la méthode « neighbor-joining » [40] incluse dans le logiciel GeneCompar (Applied-Maths, Belgique). Les valeurs de « bootstrap » (coefficient de confiance) [18] indiquées aux différents nœuds importants de l'arbre sont exprimées en pourcentage des résultats obtenus avec 1 000 estimations calculées.

Si l'on choisit comme référence, le point de bifurcation des *Clostridium*, les distances entre les séquences vont croissantes avec la succession suivante : *Helicobacterium*, *Lactobacillus-Leuconostoc*, *Enterococcus*, *Lactococcus-Streptococcus*, *Listeria*, *Bacillus*, *Staphylococcus*, les cyanobactéries, les gamma-protéobactéries, *Propionibacterium-Bifidobacterium*. À chaque nœud important de l'arbre, les valeurs de « bootstrap » sont indiquées et comprises entre 0,87 et 1 (sauf à la bifurcation des cyanobactéries où la valeur est de 0,69). Cette chronologie est compatible avec la sensibilité à l'oxygène de ces différents groupes bactériens à l'exception de l'ensemble constitué des genres anaérobies stricts à haut GC %, *Propionibacterium-Bifidobacterium*. La phylogénie de ces derniers n'est d'ailleurs pas totalement élucidée [29].

### 3.2. Apparition chronologique des groupes bactériens basée sur l'analyse des séquences signatures des protéines les plus conservées

Une autre approche de la phylogénie consiste à rechercher des signatures de type insertions/délétions (indel) dans les séquences des protéines les plus conservées [29]. Lorsque ces séquences signatures sont retrouvées à la même place dans différentes espèces, l'explication la plus simple consiste



**Figure 2.** Arbre des distances montrant la position des bactéries lactiques par rapport aux genres apparentés (*Clostridium*, *Listeria*, *Bacillus*, *Staphylococcus*), aux bactéries Gram positif à haut GC % (*Propionibacterium*, *Bifidobacterium*), et à certaines bactéries Gram négatif (Gamma-protéobactéries, cyanobactéries). La distance phylogénétique entre deux séquences d'ADNr 16S est calculée sur une longueur de 1150 nucléotides. Le dendrogramme est construit en utilisant la méthode « neighbor-joining » [40] incluse dans le logiciel GeneCompar (Applied-Maths, Kortrijk, Belgique). Les séquences utilisées sont celles de GenBank. Les numéros des séquences sont : *Heliobacterium*,

à dire que l'indel a été introduite une seule fois et qu'elle a été transmise à toute la descendance. Sur la base de cette présence/absence, les espèces peuvent être classées en 2 groupes distincts présentant un lien évolutif entre eux. Cette approche présente cependant 2 problèmes. Les indels peuvent avoir été introduites (i) en de multiples occasions dans différentes espèces plutôt que de dériver d'un ancêtre commun, (ii) lors de transferts horizontaux entre espèces. Pour

lever les doutes, les résultats proposés doivent être confrontés à des informations provenant d'autres sources.

En utilisant cette approche, Gupta [29] propose une proximité phylogénétique particulière entre bactéries Gram positif et archaea, déduite de la comparaison des séquences signatures d'un certain nombre de protéines comme Hsp70 (insertion de 23 à 27 acides aminés conservée dans les bactéries Gram négatif et les eucaryotes et

U14557, L36197, M11212, U14559, U14558; *Clostridium*, X71847, L09173, X74770, AF105402, M59103, AJ002592, AB020806, X76163, AJ271456, AF072473; *Lactococcus*, M58837, X54262, X54259; *Streptococcus*, X68418, M58835, AF015927, AF003930, AF003933; *Weissella*, M23033; *Leuconostoc*, M23034, S63851; *Lactobacillus*, M58814, M58819, M58829, M58803, M58826, X61139, X61134, Y19167, D86517, M58827, X76327; *Enterococcus*, Y18338, AF061004, AF070224, Y18355, Y18341, Y18354, Y18294, Y18359, AF061007, Y18161, Y18339; *Listeria*, X98526, X98529, X98531, X98532, X98527, U84149; *Bacillus*, AB018486, AF157112, Z84581; *Staphylococcus*, D83370, D83369, AB009934, D83371, D83374, D83362, D83367, D83357; Gamma-proteobactéries, Z93434, X81660, Z76651, D84013, Z76667, X87271, X74701, X74695, AF233451, Y17655, X87276; *Propionibacterium*, AJ003056, X53217, X53220, X53219, X53221, X53218, AJ003057, AJ003058, AJ003055; *Bifidobacterium*, AB029087, X70971, D86195, U10151, M58733, D89328, AB006658, M58739, M58729, D86182; Cyanobactéries, AF001467, AF001469, AF212922, X03538, AF098372, AF180967, AF098373, AF216944, AF216950, AB003168, AB003164, AB015061, X68780, X84811, AF091322, AF132933. Les valeurs de « bootstrap » (coefficient de confiance) [18] indiquées aux différents nœuds importants de l'arbre sont exprimées en pourcentage des résultats obtenus avec 1 000 estimations calculées. La barre représente 5 substitutions de nucléotide par 100 nucléotides.

**Figure 2.** Distance tree showing the position of lactic acid bacteria compared to related bacteria (*Clostridium*, *Listeria*, *Staphylococcus* and *Bacillus*), Gram positive bacteria with high GC % (*Propionibacterium*, *Bifidobacterium*), Gram negative bacteria (Gamma-proteobacteria, cyanobacteria). Pairwise phylogenetic distances were calculated on 1 150 nucleotides of the 16S rDNA sequences. The dendrogram was constructed by using the neighbor-joining method [40] included in the GeneCompar programme (Applied-Maths, Kortrijk, Belgium). The sequences used in the analysis are those obtained from the GenBank database. The GenBank accession numbers are: *Hellobacterium*, U14557, L36197, M11212, U14559, U14558; *Clostridium*, X71847, L09173, X74770, AF105402, M59103, AJ002592, AB020806, X76163, AJ271456, AF072473; *Lactococcus*, M58837, X54262, X54259; *Streptococcus*, X68418, M58835, AF015927, AF003930, AF003933; *Weissella*, M23033; *Leuconostoc*, M23034, S63851; *Lactobacillus*, M58814, M58819, M58829, M58803, M58826, X61139, X61134, Y19167, D86517, M58827, X76327; *Enterococcus*, Y18338, AF061004, AF070224, Y18355, Y18341, Y18354, Y18294, Y18359, AF061007, Y18161, Y18339; *Listeria*, X98526, X98529, X98531, X98532, X98527, U84149; *Bacillus*, AB018486, AF157112, Z84581; *Staphylococcus*, D83370, D83369, AB009934, D83371, D83374, D83362, D83367, D83357; Gamma-proteobacteria, Z93434, X81660, Z76651, D84013, Z76667, X87271, X74701, X74695, AF233451, Y17655, X87276; *Propionibacterium*, AJ003056, X53217, X53220, X53219, X53221, X53218, AJ003057, AJ003058, AJ003055; *Bifidobacterium*, AB029087, X70971, D86195, U10151, M58733, D89328, AB006658, M58739, M58729, D86182; Cyanobacteria, AF001467, AF001469, AF212922, X03538, AF098372, AF180967, AF098373, AF216944, AF216950, AB003168, AB003164, AB015061, X68780, X84811, AF091322, AF132933. Bootstrap values [18], expressed as a percentage of 1 000 data base sets are shown at the main branching points. Scale bar represents 5 nucleotide substitutions per 100 nucleotides.



absente chez les archaea et les bactéries Gram positif), la glutamine synthétase I (insertion de 25 acides aminés dans les bactéries Gram négatif), la glutamate déshydrogénase (délétions de 3 acides aminés chez les bactéries Gram positif et les archaea). Cette dernière délétion de 3 acides aminés a aussi été observée chez les cyanobactéries. De même, l'analyse des séquences signatures de l'ADNr 16S, de la protéine FtsZ et de la phosphoribosyl formyl glycinamide synthase reflète la proximité des cyanobactéries et des bactéries Gram positif et indique que ces 2 groupes sont enracinés profondément dans l'arbre phylogénétique.

Concernant le lien phylogénétique entre les bactéries Gram positif à bas GC % et celles à haut GC %, une délétion de 13 acides aminés dans la protéine ribosomique S12 et une insertion de 2 acides aminés dans la déshydrogénase dihydroorotate sont présentes exclusivement dans les bactéries Gram positif à haut GC % et absentes dans les bactéries Gram positif à bas GC % et les archaea. D'autres séquences signatures caractérisent spécifiquement les bactéries Gram positif à bas GC % (un insert de 2 acides aminés dans la pyruvate kinase) ou à haut GC % (un insert de 4 acides aminés dans l'ADN gyrase A).

L'ensemble de ces résultats semble suggérer (i) que les archaea et les bactéries Gram positif à bas GC % constituent des groupes ancestraux et (ii) que les bactéries Gram positif à haut GC % ainsi que les bactéries Gram négatif dérivent des bactéries Gram positif à bas GC % [28–30].

Sur la base de ces données, les bactéries lactiques appartiennent donc à un groupe ancestral apparu avant les bactéries Gram négatif dont les cyanobactéries font partie.

#### 4. LES BACTÉRIES LACTIQUES ET L'OXYGÈNE

Les voies essentielles du métabolisme carboné qui caractérisent les cellules

vivantes modernes, ont évolué en 4 principales étapes [48]. 1. Les hétérotrophes anaérobies utilisent la glycolyse, une des voies métaboliques les plus anciennes, pour fabriquer simplement de l'énergie à partir du glucose puisé dans l'environnement (2 molécules d'ATP par molécule de glucose consommée). 2. Cette source de carbone est devenue plus abondante suite au développement de pigments (chlorophylle bactérienne) capables de capturer l'énergie solaire et de produire du glucose par photosynthèse à partir de CO<sub>2</sub>, d'H<sub>2</sub> et d'H<sub>2</sub>S. Cette forme première de photosynthèse, réalisée par des bactéries photoautotrophes comme *Halo-bacterium chlorum*, ne produit pas d'O<sub>2</sub>. 3. Une forme plus complexe de photosynthèse apparaît ensuite. Elle est basée sur le couplage de deux systèmes sensibles à la lumière contenant de la chlorophylle. Ce mécanisme, présent notamment chez les cyanobactéries, utilise H<sub>2</sub>O comme source abondante d'hydrogène et libère de l'O<sub>2</sub>. 4. Enfin, la respiration permet d'utiliser l'O<sub>2</sub> comme accepteur de protons. Ces derniers sont produits par le cycle de l'acide citrique à partir du pyruvate et convoyés jusqu'à l'O<sub>2</sub> par une cascade de transporteurs libérant ainsi 34 molécules d'ATP par molécule de glucose consommée.

Les bactéries lactiques sont des micro-organismes hétérotrophes anaérobies qui tolèrent l'oxygène dans une certaine mesure. L'oxygène affecte leur métabolisme mais aussi leur croissance, leur survie et l'intégrité de leur ADN [16]. Ces bactéries utilisent essentiellement la glycolyse comme principale source d'énergie et régénèrent leurs cofacteurs à NADH principalement en réduisant le pyruvate en lactate. *Lactococcus lactis*, dont le génome vient d'être séquencé [8], possède quelques enzymes permettant d'effectuer un cycle de l'acide citrique incomplet. Cette bactérie dispose aussi de quelques oxydases [13] mais n'est pas dotée de la cascade d'enzymes de la respiration établissant le gradient électrochimique de protons conduisant à la synthèse d'ATP. Lorsque ces bactéries sont cultivées en



présence d'oxygène, les oxydases à NADH présentes dans le cytoplasme de nombreuses espèces entrent en compétition avec les lactate-déshydrogénases pour la régénération des cofacteurs à NADH produits lors de la glycolyse. Le métabolisme du pyruvate est alors modifié. Dans certaines conditions (faible concentration de glucose dans le milieu), cette molécule peut être convertie principalement en acétate avec une production supplémentaire d'ATP bénéfique à la cellule.

Les bactéries lactiques possèdent deux types d'oxydases à NADH [13]. Ces enzymes catalysent la réduction de  $O_2$  en  $H_2O_2$  (NADH :  $H_2O_2$  oxydase) ou de  $O_2$  en  $H_2O$  (NADH :  $H_2O$  oxydase). Une troisième oxydase à NADH, plus rare chez les bactéries lactiques à l'exception d'*Enterococcus faecalis*, peut être observée lorsque certaines souches sont cultivées en aérobiose et en présence d'hème. Cette dernière réduit aussi  $O_2$  en  $H_2O$ . Chez certaines espèces de lactobacilles, une pyruvate oxydase et une  $\alpha$ -glycérophosphate oxydase peuvent catalyser la réduction de  $O_2$  en  $H_2O_2$ . L'activité des oxydases conduit généralement à la production d' $H_2O_2$  et, dans une moindre mesure d' $O_2^-$ , molécules très toxiques pour les cellules [2]. Le radical  $O_2^-$  peut être facilement transformé en  $H_2O_2$  par les superoxyde-dismutases largement répandues chez les bactéries lactiques des genres *Lactococcus*, *Streptococcus* et *Enterococcus* [8, 38, 39, 41]. Par contre, la production d' $H_2O_2$  en condition de croissance aérobique est plus rapide que sa transformation en  $H_2O$  par les peroxydases à NADH. De plus, contrairement aux bactéries des genres proches au plan phylogénétique mais plus aérobies comme *Listeria*, *Staphylococcus* et *Bacillus* [17, 31, 42], les bactéries lactiques se caractérisent par l'absence de catalase, enzyme performante pour éliminer  $H_2O_2$  du milieu. Certaines souches semblent cependant posséder une pseudo-catalase fonctionnant uniquement en présence d'hème exogène présent dans le milieu.

Ces observations suggèrent donc que les bactéries lactiques, qui présentent un métabolisme carboné assez rudimentaire (voir ci-dessus) et caractéristique des organismes ancestraux [23], ne sont pas particulièrement adaptées à la vie aérobique mais qu'elles peuvent très bien tirer profit de l'oxygène présent dans un environnement micro-aérobique en présence de faible quantité de substrat carboné. Ces conditions sont souvent celles que rencontrent ces bactéries dans leurs environnements naturels actuels [19].

## 5. CONCLUSION

Les données de paléontologie, les données moléculaires et celles concernant certains traits du métabolisme des bactéries lactiques convergent vers un point : ces bactéries sont très anciennes et sont apparues avant les cyanobactéries, il y a près de 3 milliards d'années. La date correspondant à l'émergence des cyanobactéries qui servent de point de repère, peut être discutée. Les micro-fossiles découverts par Schopf sont datés précisément de 3,465 milliards d'années [47]. Cependant, les traces de la vie datant de cette époque sont particulièrement rares car peu conservées. Des traces plus fréquentes de ces micro-organismes sont observées entre 1,9 et 2,7 milliards d'années. Cette période correspond aussi aux dépôts de bandes de fer oxydé. Mais ces données indiquent seulement que ces micro-organismes étaient déjà présents à cette période et avaient colonisé de nombreux sites. La date de leur différenciation est donc antérieure.

Les travaux de phylogénie concernant les bactéries lactiques abordent très rarement le thème de la position de ces micro-organismes dans l'évolution de la vie sur notre planète. Stackebrandt et Teuber [51] sont les rares auteurs à avoir proposé, sans étayer leur argumentation, une date de différenciation des bactéries lactiques comprise entre 1,5 et 2 milliards d'années. La morphologie de ces bactéries n'est pas

suffisamment différente de celles des autres bactéries pour que leur présence puisse être facilement détectée dans les fossiles. Cependant, leur position phylogénétique relative par rapport aux genres *Clostridium* et *Bacillus* pourrait être mieux précisée dans l'avenir sur la base des données de comparaison des génomes.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier O. Matte-Tailliez pour m'avoir fourni un certain nombre de références incluses dans ce document et m'avoir donné l'idée et l'envie de me pencher sur la place des bactéries lactiques dans l'évolution de la vie sur Terre.

## RÉFÉRENCES

- [1] Allègre C.J., Manhès G., Göpel C., The age of the Earth, *Geochim. Cosmochim. Acta* 59 (1995) 1445–1456.
- [2] Anders R.F., Hogg D.M., Jago G.R., Formation of hydrogen peroxide by group N streptococci and its effect on their growth and metabolism, *Appl. Environ. Microbiol.* 19 (1970) 608–612.
- [3] Ayala F.J., Escalante A., O'Huigin C., Klein J., Molecular genetics of speciation and human origins, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91 (1994) 6787–6794.
- [4] Barghoorn E.S., Tyler S.A., Microorganisms from the Gunflint Chert, *Science* 147 (1965) 563–577.
- [5] Ben Omar N., Ampe F., Raimbault M., Guyot J.-P., Tailliez P., Molecular diversity of lactic acid bacteria from cassava sour starch (Colombia), *Syst. Appl. Microbiol.* 23 (2000) 285–291.
- [6] Benson D.A., Boguski M.S., Lipman D.J., Ostell J., Francis Oueltte B.F., Rapp B.A., Wheeler D.L., GenBank, *Nucleic Acids Res.* 27 (1999) 12–17.
- [7] Berger A., Histoire du climat de la Terre, in: Gargaud M., Despois D., Parisot J.-P., Dobrijevic M., Raulin F. (Eds.), *L'environnement de la Terre primitive et l'origine de la vie*, École thématique du CNRS, Exobio'99, Propriano, France, 1999.
- [8] Bolotin A., Mauger S., Malarne K., Ehrlich S.D., Sorokin A., Low-redundancy sequencing of the entire *Lactococcus lactis* IL1403 genome, *Antonie van Leeuwenhoek* 76 (1999) 27–76.
- [9] Bourrouilh R., Évolution parallèle de la Terre et de la Vie, in : Gargaud M., Despois D., Parisot J.-P., Dobrijevic M., Raulin F. (Eds.), *L'environnement de la Terre primitive et l'origine de la vie*, École thématique du CNRS, Exobio'99, Propriano, France, 1999.
- [10] Brocks J.J., Logan G.A., Buick R., Summons R.E., Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes, *Science* 285 (1999) 1033–1036.
- [11] Buick R., Thornett J.R., McNaughton N.J., Smith J.B., Barley M.E., Savage M., Record of emergent continent crust ~3.5 billion years ago in the Pilbara craton of Australia, *Nature* 375 (1995) 574–577.
- [12] Chyba C.F., The cometary contribution of the oceans of primitive Earth, *Nature* 330 (1987) 632–635.
- [13] Condon S., Responses of lactic acid bacteria to oxygen, *FEMS Microbiol. Rev.* 46 (1987) 269–280.
- [14] Cooke R.D., Twiddy D.T., Reilly P.J.A., Lactic-acid fermentation as a low-cost means of food preservation in tropical countries, *FEMS Microbiol. Rev.* 46 (1987) 369–379.
- [15] Damelin L.H., Dykes G.A., von Holy A., Biodiversity of lactic acid bacteria from food-related ecosystems, *Microbios* 83 (1995) 13–22.
- [16] Duwat P., Ehrlich S.D., Gruss A., The *recA* gene of *Lactococcus lactis*: characterization and involvement in oxidative and thermal stress, *Mol. Microbiol.* 17 (1995) 1121–1131.
- [17] Engelmann S., Lindner C., Hecker M., Cloning, nucleotide sequence, and regulation of *katE* encoding a sigma B-dependent catalase in *Bacillus subtilis*, *J. Bacteriol.* 177 (1995) 5598–5605.
- [18] Felsenstein J., Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap, *Evolution* 39 (1985) 783–791.
- [19] Fenton M.P., An investigation into the sources of lactic acid bacteria in grass silage, *J. Appl. Microbiol.* 62 (1987) 181–188.
- [20] Forterre P., Looking for the most “primitive” organism(s) on Earth today: the state of the art, *Planet. Space Sci.* 43 (1995) 167–177.
- [21] Forterre P., A hot topic: the origin of hyperthermophiles, *Cell* 85 (1996) 789–792.
- [22] Forterre P., Did life begin in hot water?, *Cell. Mol. Life Sci.* 55 (1999) 687–690.
- [23] Fox G.E., Stackebrandt E., Hespell R.B., Gibson J., Maniloff J., Dyer T.A., Wolfe R.S., Balch W.E., Tanner R., Magrum L., Zablen L.B., Blakemore R., Gupta R., Bonen L., Lewis B.J., Stahl D.A., Luehrs K.R., Chen K.N., Woese C.R., The phylogeny of prokaryotes, *Science* 209 (1980) 457–463.
- [24] Galtier N., Tourasse N., Gouy M., The last common ancestor to extant life forms was not hyperthermophilic, *Science* 283 (1999) 220–221.
- [25] Gest H., Favinger J., *Heliobacterium chlorum*, an anoxygenic brownish-green photosynthetic bacterium containing a “new” form of bacteriochlorophyll, *Arch. Microbiol.* 136 (1983) 11–16.

- [26] Girard S., Le monde des fromages, Éditions Hatier, Paris, France, 1994.
- [27] Gould S.J., La vie est belle, Les surprises de l'évolution, Éditions du Seuil, Paris, France, 1991.
- [28] Gupta R.S., Protein phylogenies and signature sequences: evolutionary relationships within prokaryotes and between prokaryotes and eukaryotes, *Antonie van Leeuwenhoek* 72 (1997) 49–61.
- [29] Gupta R.S., Protein phylogenies and signature sequences: a reappraisal of evolutionary relationships among archaeobacteria, eubacteria, and eukaryotes, *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62 (1998) 1435–1491.
- [30] Gupta R.S., Mukhtar T., Singh B., Evolutionary relationships among photosynthetic prokaryotes (*Helio bacter chlorum*, *Chloroflexus aurantiacus*, cyanobacteria, *Chlorobium tepidum* and proteobacteria): implications regarding the origin of photosynthesis, *Mol. Microbiol.* 32 (1999) 893–906.
- [31] Haas A., Brehm K., Kreft J., Goebel W., Cloning, characterization, and expression in *Escherichia coli* of a gene encoding *Listeria seeligeri* catalase, a bacterial enzyme highly homologous to mammalian catalases, *J. Bacteriol.* 173 (1991) 5159–5167.
- [32] Knoll A.H., The early evolution of eukaryotes: a geological perspective, *Science* 256 (1992) 622–627.
- [33] Mojzsis S.J., Arrhenius G., McKeegan K.D., Harrison T.M., Nutman A.P., Friend C.R.L., Evidence for life on Earth before 3,800 million years ago, *Nature* 384 (1996) 55–59.
- [34] Nagy L.A., Zumberghe J.E., Fossil microorganisms from approximately 2 800–2 500 million-year-old Bulawayo stromatolites: application of ultramicrochemical analyses, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73 (1976) 2973–2976.
- [35] Ourisson G., Rohmer M., Poralla K., Prokaryotic hopanoids and other polyterpenoid sterol surrogates, *Ann. Rev. Microbiol.* 41 (1987) 301–333.
- [36] Patterson C.C., Tilton G.R., Inghram M.G., Age of the Earth, *Science* 121 (1955) 69–75.
- [37] Pflug H.D., Morphological and chemical record of the organic particles in precambrian sediments, *Syst. Appl. Microbiol.* 7 (1986) 184–189.
- [38] Poyard C., Berche P., Trieu-Cuot P., Characterization of superoxide dismutase genes from gram-positive bacteria by polymerase chain reaction using degenerate primers, *FEMS Microbiol. Lett.* 131 (1995) 41–45.
- [39] Poyart C., Quesne G., Trieu-Cuot P., Sequencing the gene encoding manganese-dependent superoxide dismutase for rapid species identification of enterococci, *J. Clin. Microbiol.* 38 (2000) 415–418.
- [40] Saitou N., Nei M., The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees, *Mol. Biol. Evol.* 4 (1987) 406–425.
- [41] Sanders J.W., Leenhouts K.J., Haandrikman A.J., Venema G., Kok J., Stress response in *Lactococcus lactis*: cloning, expression analysis, and mutation of the lactococcal superoxide dismutase gene, *J. Bacteriol.* 177 (1995) 5254–5260.
- [42] Sanz R., de la Fuente R., Catalase deficiency in *Staphylococcus aureus* subsp. *anaerobius* is associated with natural loss of function mutations within the structural gene, *Microbiology* 146 (2000) 465–475.
- [43] Schidlowski M., A 3,800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks, *Nature* 333 (1988) 313–318.
- [44] Schopf J.W., Microfossils of the early archaean Apex chert: new evidence of the antiquity of life, *Science* 260 (1993) 640–646.
- [45] Schopf J.W., Disparate rates, differing fates: Tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91 (1994) 6735–6742.
- [46] Schopf J.W., Cyanobacteria: Darwin's dilemma, in: Schopf J.W. (Ed.), *Cradle of life, The discovery of Earth's earliest fossils*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1999, pp. 3–34.
- [47] Schopf J.W., The oldest fossils and what they mean, in: Schopf J.W. (Ed.), *Cradle of life, The discovery of Earth's earliest fossils*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1999, pp. 71–100.
- [48] Schopf J.W., Metabolic memories of the earliest cells, in: Schopf J.W. (Ed.), *Cradle of life, The discovery of Earth's earliest fossils*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1999, pp. 139–163.
- [49] Schopf J.W., Cyanobacteria: Earth's oldest "living fossils", in: Schopf J.W. (Ed.), *Cradle of life, The discovery of Earth's earliest fossils*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1999, pp. 209–235.
- [50] Selsis F., Les atmosphères primitives, in: Gargaud M., Despois D., Parisot J.-P., Dobrijevic M., Raulin F. (Eds.), *L'environnement de la Terre primitive et l'origine de la vie*, École thématique du CNRS, Exobio'99, Propriano, France, 1999.
- [51] Stackebrandt E., Teuber M., Molecular taxonomy and phylogenetic position of lactic acid bacteria, *Biochimie* 70 (1988) 317–324.
- [52] Woese C.R., Bacterial evolution, *Microbiol. Rev.* 51 (1987) 221–271.
- [53] Woese C.R., Debrunner-Vossbrinck B.A., Oyaizu H., Stackebrandt E., Ludwig W., Gram-positive bacteria: possible photosynthetic ancestry, *Science* 229 (1985) 762–765.