

La reproduction des bactéries : une banale division binaire ?

Jacques Coyette

Introduction

La représentation des bactéries généralement trouvée dans les médias est celle soit de petits cylindres ou bacilles, soit de petites sphères ou coques souvent associés en chaînettes. Ces illustrations sont rarement accompagnées d'une échelle de tailles qui permettrait de constater que les cellules montrées ont une longueur moyenne de 2 à 6 μm pour les bâtonnets et un diamètre moyen de 0,5 à 1,5 μm pour les deux types de cellules. Cette représentation occulte la très grande diversité du monde bactérien. A côté des bâtonnets et coques, les bactéries peuvent apparaître allongées et effilées, spiralées, filamenteuses et ramifiées, pédonculées, carrées, en virgule, en massue (Fig. 1). Certaines sont pléomorphes. Elles peuvent également formées des associations très diverses : amas informes, des chaînettes, des rosettes, des palissades, des trichomes, etc.

La taille des bactéries peut également être variable. Si, assez fréquemment, les bactéries ont des dimensions proches des valeurs données ci-dessus, elles peuvent être très petites (0,05 à 0,2 μm) comme chez les nanobactéries découvertes il y a peu ou à l'inverse, géantes comme *Epulopiscium fishelsoni*, une bactérie en forme de cigare long d'environ 600 μm et de 80 μm de diamètre et *Thiomargarita namibiensis*, une bactérie sphérique de 100 à 750 μm de diamètre.

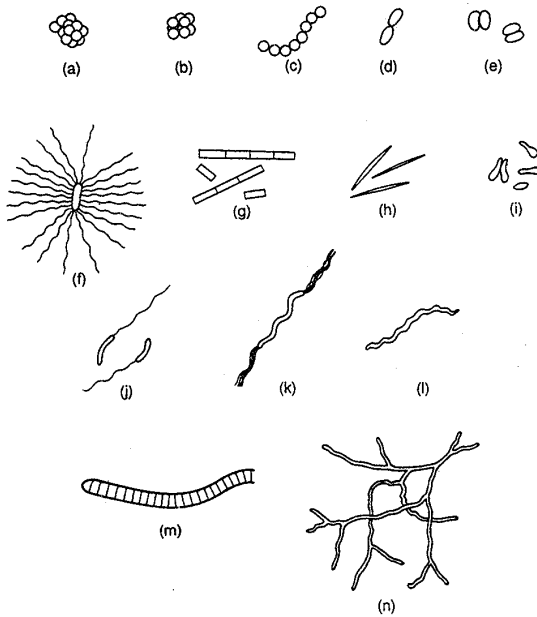


Figure 1. Formes et modes d'association de quelques cellules bactériennes. a) amas irrégulier de *Staphylococcus aureus*; b) cube régulier de 8 cellules de *Sarcina ventriculi*; c) chaînette de *Streptococcus pyogenes*; d) paire de coques ovoïdes de *Streptococcus pneumoniae*; e) diplocoques de cellules concaves de *Neisseria gonorrhoeae*; f) bacille de *Escherichia coli*; g) chaînettes de *Bacillus anthracis*; h) bacilles fusiformes de *Fusobacterium nucleatum*; i) cellules pléomorphes de *Corynebacterium diphtheriae*; j) vibrions de *Vibrio cholerae*; k) cellule spiralée rigide de *Spirillum volutans*; l) cellule spiralée flexible de *Treponema pallidum*; m) trichome de la cyanobactérie *Oscillatoria limnetica*; n) filaments ramifiés de *Streptomyces albus*. Les schémas ne sont pas à l'échelle.

cellule bactérienne

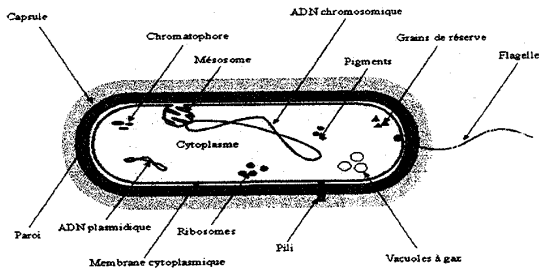
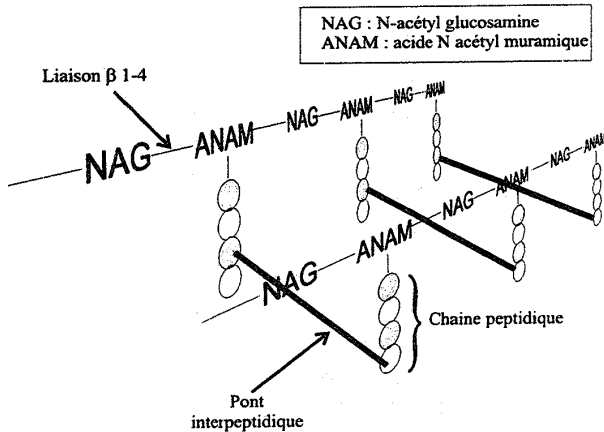


Figure 2. Schéma d'une cellule bactérienne.

Les bactéries ou eubactéries ainsi que les archéobactéries ou archées font partie du règne des procaryotes. Ces organismes sont assez primitifs et possèdent des caractéristiques importantes qui les différencient des cellules eucaryotes (Fig. 2). On note par exemple qu'ils ont un chromosome ou nucléoïde dépourvu de membrane, des ribosomes plus petits que ceux des eucaryotes, une absence d'organites complexes internes, une membrane cytoplasmique siège d'un très grand nombre d'activités et une paroi placée juste à l'extérieur de la membrane cytoplasmique. Cette paroi est une sorte de corset qui a la forme de la cellule et qui l'empêche d'éclater en raison de la pression osmotique interne élevée. On note cependant que quelques bactéries comme les mycoplasmes n'ont pas de paroi. Les bactéries et les archées ont plusieurs caractéristiques qui les distinguent. L'une d'elles se situe au niveau de la paroi. Celle des bactéries doit ses propriétés à la présence du peptidoglycane, une macromolécule réticulée absente chez les archées. Lorsqu'il est séparé des autres composants, le peptidoglycane garde la forme de la cellule originelle. Sa réticulation est due à des chaînes de glycane formées de N-acétylglucosamine et d'acide N-acétylmuramique unis de manière alternée (Fig. 3). Les acides muramiques portent de courts peptides contenant des acides aminés de configuration L et D. Les peptides de chaînes de glycane différentes sont pontés entre eux et assurent la réticulation plus ou moins forte du polymère. L'acide N-acétylmuramique et certains acides aminés D sont des composants qui ne se trouvent que chez les bactéries. Si, le peptidoglycane est très épais chez celles dites à Gram positif, il est mince chez celles dites à Gram négatif. Mais ces dernières ont une membrane protectrice externe supplémentaire. D'autres structures caractéristiques des procaryotes comme un ou plusieurs flagelle(s), des fimbriae ou pili, des corps d'inclusion, des vacuoles à gaz, une capsule, des plasmides (de petites molécules d'ADN circulaires) apparaissent également dans la figure 2. Toutes ne sont pas nécessairement présentes dans une même bactérie.



Le peptidoglycane.

R Moreda Lycée Lacroix Narbonne

Figure 3. Schéma de la structure du peptidoglycane.

1. Polarisation des cellules

La cellule bactérienne a longtemps été considérée comme un sac dépourvu de structures internes et dans lequel la simple diffusion des protéines était suffisamment rapide à cette échelle pour expliquer les phénomènes qui s'y déroulent. Mais, depuis quelques années, cette conception a fortement évolué. On connaissait cependant l'existence d'une asymétrie chez certaines bactéries, comme la localisation polaire ou subpolaire d'un ou plusieurs flagelles ou encore d'une division polaire lors de la formation des endospores. Ce n'est que grâce aux développements récents des techniques de microscopie optique et électronique qu'une distribution asymétrique intracellulaire de certaines protéines et une polarisation de certaines fonctions sont clairement apparues. La locomotion, la sécrétion de protéines, l'adhésion des cellules, le chimiotactisme, le développement et le cycle cellulaire sont des processus dont on sait maintenant qu'ils impliquent une asymétrie.

Comment une localisation asymétrique peut-elle se produire dans une bactérie? Une première manière consiste à compartimenter la cellule et à induire la production de protéines spécifiques dans le nouveau compartiment. C'est le cas lors de la formation des endospores. A défaut de la création d'un compartiment nouveau, des protéines se localisent également à un pôle de la cellule. On peut le constater, par exemple, pour des protéines intervenant dans le déplacement de certaines bactéries pathogènes à l'intérieur des cellules eucaryotes hôtes (Fig. 4). *Shigella flexneri*, responsable de dysenteries, et *Listeria monocytogenes*, qui provoque des méningites et des fausses couches, recrutent les molécules d'actine de l'hôte pour les assembler à leur pôle le plus ancien et former une queue d'actine qui assure leur propulsion vers l'extérieur de la cellule hôte.

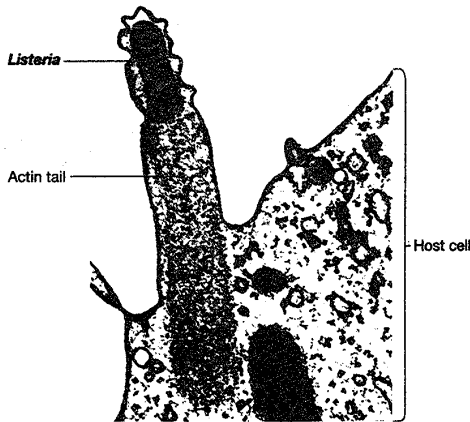


Figure 4. Mobilité intracellulaire de *Listeria*. Une cellule de *Listeria* est poussée vers la surface d'une cellule hôte par un faisceau de filaments d'actine.

Caulobacter crescentus se présente sous deux formes : l'une, pédonculée, se fixe sur un support et l'autre est libre, flagellée et mobile (Fig. 5). La première se divise en produisant à chaque cycle une cellule mobile. La seconde ne se divise pas directement. Elle doit au préalable perdre son flagelle, former un pédoncule et se fixer avant de se diviser. Au cours de ce cycle, les cellules sont capables d'identifier le pôle subissant les modifications associées soit à la division soit à la formation du flagelle. La protéine TipN joue un rôle déterminant dans cette polarisation. Elle marque en effet le nouveau pôle résultant de la division la plus récente. Elle se délocalise ensuite du nouveau pôle de la cellule en voie de division lorsque cette dernière se rapproche de la bonne taille et se disperse un court moment sur toute la membrane. Puis elle se repositionne au site de division. TipN est donc recrutée aux pôles naissants à la fin du cycle de division et redéfinit l'identité des pôles. Il s'établit ainsi une coordination temporelle entre la division et la polarisation. Ce processus ressemble fort à ce qui est observé par exemple chez la levure. La jeune cellule de levure porte sur sa paroi et sa membrane une trace de la division qui a conduit à sa formation. Cette cicatrice est un site sur lequel se rassemblent des protéines indicatrices qui vont permettre à d'autres de polariser le cytosquelette d'actine.

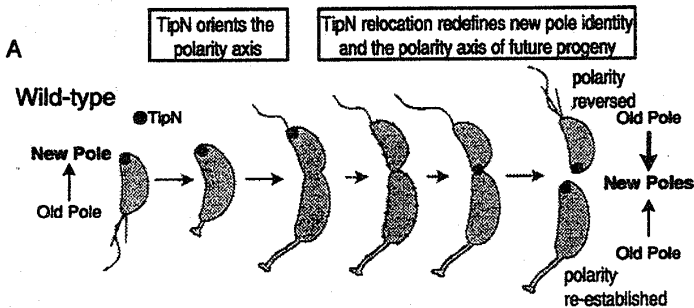


Figure 5. Cycle cellulaire de *Caulobacter crescentus*. Une cellule flagellée, en forme de croissant, se différencie en cellule pédonculée avant de pouvoir se diviser asymétriquement. Une nouvelle cellule flagellée mobile est produite et libérée. La cellule pédonculée entame immédiatement une nouvelle division.

2. Le cytosquelette

Il y a plusieurs manières d'expliquer une localisation spécifique de protéines au(x) pôle(s). Différents résultats tendent à montrer que les zones polaires seraient différentes des autres. Il semble que le peptidoglycane polaire y est plus inerte (il « vieillirait »), que la membrane cytoplasmique serait enrichie en lipides spécifiques (phosphatidyléthanolamine et cardiolipine) aux pôles, que les protéines de la membrane externe des bactéries à Gram négatif auraient une diffusion plus limitée dans cette région. Ces différences sont

vraisemblablement des conséquences du processus de division comme dans l'exemple donné ci-dessus.

Une autre question encore non résolue est celle de l'orientation ou du transfert des protéines vers un seul pôle. La réponse viendra sans doute de l'étude de protéines découvertes ces dernières années et constituant un cytosquelette chez les bactéries. Elles ont des propriétés assez semblables à celles des protéines des trois grandes familles connues chez les eucaryotes (Tableau 1). En fixant et en hydrolysant un nucléotide, elles s'assemblent et se libèrent de manière dynamique pour produire des structures filamenteuses qui participent à divers processus (Fig. 6).

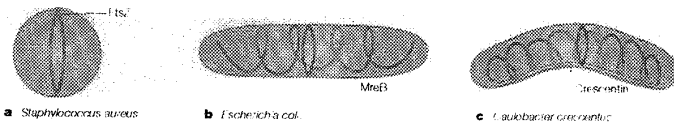


Figure 6. Schéma de la structure de filaments du cytosquelette de trois bactéries au morphologie différente. Trois des quatre types de filaments sont illustrés.

La protéine FtsZ, proche des tubulines, forme, chez la très grande majorité des bactéries, une structure annulaire au début de la phase de division mais elle forme également des structures hélicoïdales fugitives. MreB et ses analogues appartiennent à la famille des actines et produisent aussi des structures spiralées plus ou moins serrées dans presque tous les bacilles. Elles en déterminent la longueur et le diamètre. Le filament MreB constitue une sorte de guide sur lequel se positionne la machinerie de synthèse du peptidoglycane, un peu à la manière des microtubules utilisés pour la synthèse de la cellulose chez les végétaux. Enfin la crescentine, proche des filaments intermédiaires des eucaryotes, n'a été trouvée, jusqu'à présent que chez *C. crescentus*. Mais il existe chez les bactéries une quatrième famille de constituants du cytosquelette, la famille MinD/ParA, qui est inconnue chez les eucaryotes. MinD et ses analogues participent à la division. Les protéines ParA, sont subdivisées en deux groupes selon la localisation de leurs gènes et leurs fonctions : les uns poussent les plasmides et parfois les chromosomes pendant leur ségrégation lors de la division, les autres ont des rôles divers selon les espèces. Enfin, des études récentes par cryotomographie électronique ont montré que certaines bactéries auraient encore d'autres types de filaments.

Tableau 1 Les protéines du cytosquelette bactérien

Caractéristiques	Tubulines	Actines		Filament interméd.	MinD/ParA	
		MreB	ParM		MinD	ParA
In vivo	Anneau /hélices	Hélices/ anneaux	Filaments	Filaments rigides	Hélices	Filaments
Cofacteur	GTP	ATP/GTP		Aucun	ATP	ATP
Dispersion	Majorité des bactéries	65% espèces	<i>E. coli</i> <i>B. subtilis</i>	<i>C. crescentus</i>	Nb sp.	Nb sp.
Rôle	Division	Morphogenèse	Ségrég. plasmides	Morphogenèse	Division	Ségrég. plasmides
Régulation	Protéines +/-	?	?	?	MinE/MipZ	?
Gènes	Chromosom.	Chromosom.	Plasmid.	Chromosom.	Chromos.	Chromos. Plasmid.

2. La division

La plupart des procaryotes se reproduisent par fission binaire, quelques uns ont une fission ternaire ou multiple, d'autres forment des bourgeons ou utilisent encore d'autres mécanismes. La fission binaire d'une bactérie est un processus apparemment simple mais encore mal compris (Fig. 7). Chez les bâtonnets, la cellule s'allonge, réplique son chromosome et sépare les deux nouveaux chromosomes dans chacun des futurs compartiments de la cellule. Un septum, apparu au milieu de la cellule, divise la cellule en deux cellules égales qui donneront après séparation deux cellules filles. Chez les coques, un septum apparaît à l'équateur d'une cellule, grandit de façon centripète pendant qu'il se fissure à partir de l'extérieur. Il se crée ainsi deux nouveaux hémisphères donc deux nouveaux pôles à chaque cycle.

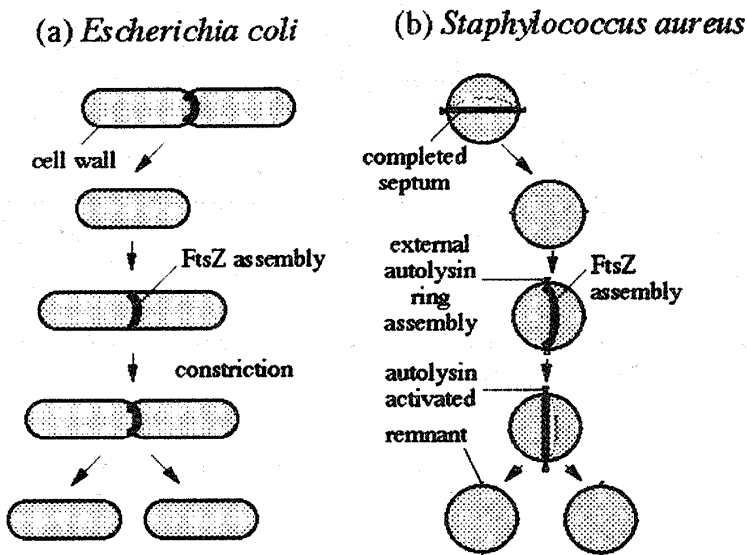


Figure 7. Schéma de la division d'un bacille comme *Escherichia coli* et d'un coque comme *Staphylococcus aureus*.

Les connaissances actuelles sur la division ont été obtenues, en majeure partie, lors de l'étude de trois bactéries : *Escherichia coli* et *Bacillus subtilis*, deux bacilles, et *C. crescentus*, qui a des cellules en forme de croissant (voir Fig. 5).

Pour qu'une division binaire telle qu'elle est illustrée à la Fig. 7 puisse se dérouler normalement, il faut plusieurs conditions: 1) une parfaite réplication du chromosome et une bonne répartition des deux chromosomes synthétisés; 2) une identification de la zone où se formera le septum; 3) une septation parfaitement coordonnée avec la réplication du chromosome pour éviter un cisaillement de ce dernier; 4) une phase d'allongement de la cellule pour permettre la formation de cellules filles, généralement de même taille que la cellule mère.

3.1 La réplication de l'ADN

Chez la majorité des bactéries, le chromosome est une molécule d'ADN double brin circulaire. Sa réplication débute toujours au même endroit appelé point d'origine ou simplement origine (Fig.8). Elle se déroule dans les deux sens grâce à une machinerie désignée comme le réplisome et se termine à un endroit précis situé à l'opposé du point d'origine. Au début du cycle cellulaire, l'origine, le réplisome et le terminus se positionnent dans le plan médian. Très vite après le début de la réplication, les deux nouvelles origines s'écartent du plan médian et s'éloignent chacune vers un pôle en entraînant les chromosomes synthétisés. Le terminus se maintient toujours dans la même région médiane jusqu'à la fin de la réplication. Plusieurs protéines utilisent ce site pour achever la synthèse et détacher les deux nouveaux anneaux d'ADN l'un de l'autre.

Certaines de ces protéines, comme FtsK, sont associées au complexe constructeur du septum.

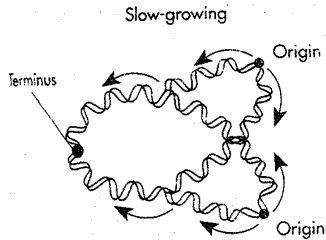


Figure 8. ADN circulaire bactérien à mi-chemin de sa réplication bidirectionnelle.

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer la migration des chromosomes vers les pôles. Il apparaît aujourd'hui que ce processus se déroule en deux phases. Les filaments MreB participent à la première, celle du déplacement rapide des origines des chromosomes jusqu'aux pôles. Mais il reste à savoir si les origines sont entraînées par l'assemblage progressif de MreB ou si elles sont véhiculées le long de ces filaments par un moteur moléculaire comme certains organites dans les cellules eucaryotes. Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer la seconde phase, celle du déplacement et de la condensation du reste de l'ADN dans les deux moitiés de la cellule. Ils ne seront pas détaillés ici.

3.2 Le choix du site de septation

La formation d'une cloison séparant une cellule en deux compartiments se déroule en plusieurs étapes : 1) la sélection du site de septation ; 2) l'assemblage de l'anneau de tubulines FtsZ (anneau Z) à ce site ; 3) la fixation de l'anneau Z à la membrane cytoplasmique ; 4) l'assemblage d'un complexe multiprotéique appelé divisome ; 5) la constriction de l'anneau Z et la synthèse du septum.

Chez toutes les bactéries étudiées jusqu'à présent, les étapes 2 à 5 sont assez peu différentes. Par contre, l'étape du choix du site de septation fait intervenir des mécanismes et des protéines différentes dans les trois bactéries les plus étudiées (Fig. 9). *E. coli* et *B. subtilis* utilisent les protéines MinD et C pour contrôler l'assemblage de l'anneau Z. En fixant de l'ATP, MinD forme un filament spiralé attaché à la membrane à partir du pôle et s'allonge vers le centre de la cellule. MinD.ATP recrute MinC, le véritable inhibiteur de la formation de l'anneau Z. Mais les deux bactéries utilisent ce couple de façon différente. Chez *E. coli*, une troisième protéine Min, MinE, se fixe sur le filament MinDC, hydrolyse l'ATP de MinD.ATP en entraînant la libération de MinD.ADP dans le cytoplasme. En remplaçant l'ADP par une nouvelle molécule d'ATP, MinD se réactive et peut reformer un filament à l'autre pôle. Ce processus engendre une oscillation de MinD et MinC d'un

pôle à l'autre. Cette oscillation, combinée à l'allongement de la cellule, crée une zone de moindre concentration de MinDC au centre de la cellule et permet la polymérisation de l'anneau Z. Cette polymérisation est également contrôlée par la protéine SlmA qui se fixe au nucléoïde. Si celui-ci est central, la concentration en SlmA est trop élevée et bloque la formation de l'anneau Z. Si par contre les nucléoïdes sont écartés du plan médian, SlmA diminue au centre et l'anneau Z peut s'assembler.

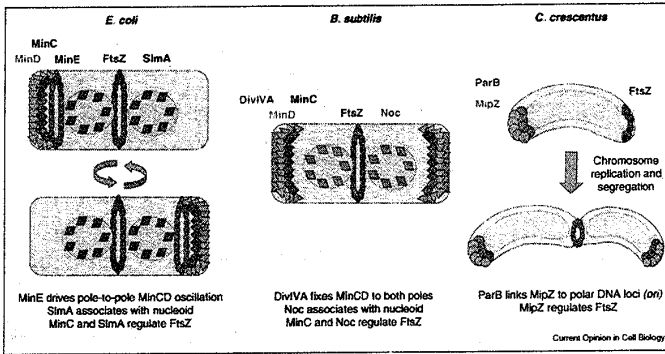


Figure 9. Choix du site d'assemblage de l'anneau de FtsZ au plan de division chez *E. coli*, *B. subtilis* et *C. crescentus*. Chacune des trois utilise des protéines et des mécanismes différents lors de ce choix.

Chez *B. subtilis*, il n'y a pas de MinE. Le complexe MinDC reste fixé à la protéine membranaire DivIVA qui est localisée aux deux pôles. L'inhibiteur MinDC est peu concentré au centre et l'anneau Z peut se former pour autant que les nucléoïdes soient bien écartés. La protéine Noc joue en effet le même rôle que SlmA chez *E. coli*.

Chez *C. crescentus*, le mécanisme est un peu différent. La protéine MipZ joue le même rôle inhibiteur que MinDC, absentes dans cette bactérie. Elle appartient à la famille ParA (voir Tableau 1) et se fixe sur l'origine du chromosome grâce à la protéine ParB. Elle participe à la migration des origines vers les pôles en utilisant les filaments de MreB qui ont été polarisés par TipN (Fig. 5). Suite à la migration, MipZ disparaît progressivement du centre et l'anneau Z peut se construire. En outre, à la différence des deux autres bactéries, MreB, en plus des structures hélicoïdales, forme un anneau proche de l'anneau Z au moment de la division et sous le contrôle de FtsZ.

3.3 La septation

Pour jouer son rôle, l'anneau Z doit être ancré à la membrane cytoplasmique (Fig. 10). La protéine FtsA, analogue de l'actine, sert d'intermédiaire. Grâce à ses propriétés, elle privilégie la région médiane de la membrane enrichie en cardiolipine. Une autre protéine, ZipA, participe également à cet ancrage.

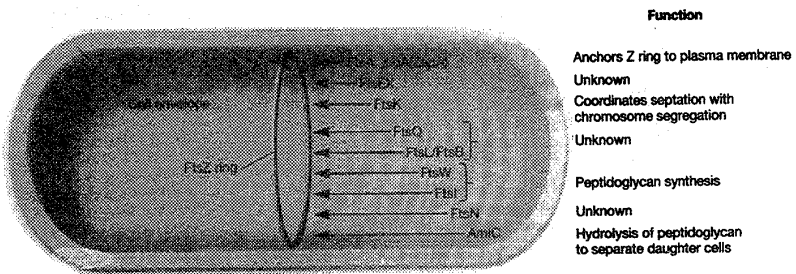


Figure 10. Formation du divisome chez *E. coli*. L'appareil de division est composé de nombreuses protéines qui s'assemblent dans l'ordre montré. Lorsque l'anneau Z est formé, il est ancré à la membrane par FtsA et ZipA. Plusieurs des constituants du divisome n'ont pas de fonction encore connue.

L'anneau Z sert de fondation pour l'organisation des protéines Fts du divisome. Elles sont assemblées de manière séquentielle et interdépendante. Certaines pourraient former des sous-ensembles avant d'être recrutées. Actuellement, on connaît encore assez mal leurs rôles. Comme déjà indiqué plus haut, FtsK participe à la ségrégation des chromosomes mais semble avoir d'autres fonctions. Aucun rôle n'a encore été attribué aux protéines FtsQ, L et B. On sait que FtsW et FtsI sont indispensables à la synthèse du peptidoglycane du septum. FtsN n'a pas non plus de rôle précis. Enfin, AmiC et EnvC sont des enzymes indispensables au clivage du septum lors de la séparation des cellules. Certains travaux ont montré que d'autres protéines pourraient s'ajouter à ce complexe. C'est sans doute le cas de la protéine PBP1b qui joue également un rôle important dans la synthèse du peptidoglycane.

Les plans de division des bacilles sont toujours perpendiculaires à l'axe longitudinal des cellules et donc parallèles les uns aux autres. Il en est de même pour les streptocoques, lactocoques et entérocoques qui forment des chaînettes (Fig. 11). Mais d'autres coques, par exemple les pédiocoques et les staphylocoques, se divisent respectivement selon deux et trois plans perpendiculaires alternés à chaque cycle. Les associations formées après trois divisions sont des tapis pour les premiers et des cubes de 8 cellules pour les seconds.

Le mécanisme déterminant le choix de l'axe de ségrégation des chromosomes et du plan de division reste encore très mal connu chez les coques. Plusieurs des protéines du cytosquelette décrites plus haut leur font défaut. Ils ne contiennent pas de MreB ou d'analogues ni de protéines Min. Les seuls qui en synthétisent sont des organismes tels que les cyanobactéries et les chlamydiés qui présentent deux morphologies. Il n'y a pas non plus de mécanisme d'occlusion chez les entérocoques et les streptocoques. Par contre, il semble que tous les coques possèdent une protéine FtsZ et une protéine DivIVA. La première forme normalement un anneau à l'équateur des cellules. Enfin, si, en l'absence de DivIVA, *Streptococcus pneumoniae* et *Enterococcus faecalis* ont une division et une morphologie aberrantes, *Staphylococcus aureus* ne montre aucun défaut.

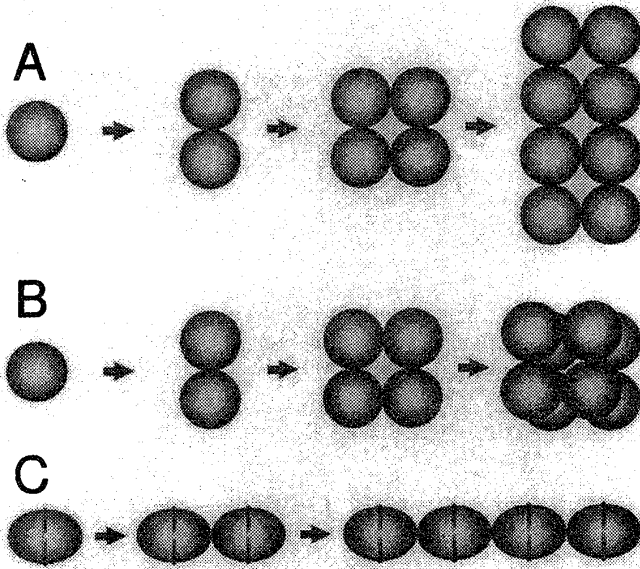


Figure 11. Mode de division des coques. Les coques utilisent un, deux ou trois plans de division. Avec deux plans de division perpendiculaires (A), il se forme au bout de trois divisions des tapis de 8 cellule ; avec trois plans perpendiculaires (B), il se forme des cubes de 8 cellules et avec un seul plan (C), il se forme des chaînettes.

Ces observations indiquent que le choix du plan de division des coques repose sur un mécanisme différent de ceux connus chez les bacilles. Certains indices font penser que les coques n'ayant qu'un seul plan de division gardent sur leur paroi une trace de la division suivante. Toutes ces cellules portent, en effet, un anneau équatorial à la surface externe de la paroi, à hauteur du site d'initiation du futur septum. Dès le début de la septation, cet anneau se divise en deux. Les deux nouveaux anneaux marquent la séparation entre l'ancien hémisphère et le nouveau en formation. A la fin de la séparation des deux cellules filles, chaque anneau réoccupe une position équatoriale. Les relations pouvant exister entre cet anneau équatorial et les protéines du divisome ou la protéine DivIVA sont encore inconnues.

4. La génétique des bactéries

Certaines bactéries se différencient en cellules végétatives et en cellules « dormantes » (spores, endospores, akinètes, cystes, etc) pour mieux se propager ou résister aux effets de l'environnement. Les bactéries sont haploïdes (ne contiennent qu'une seule copie du génome) et asexuées. Elles ne peuvent se reproduire par un mécanisme sexué comme les cellules ou organismes eucaryotes. Chez ces derniers, deux cellules haploïdes fusionnent pour donner une cellule zygotique diploïde (contenant la copie du génome de chacune des cellules haploïdes). Certaines bactéries, comme par exemple les

streptomycètes, possèdent plusieurs nucléoïdes, mais ce sont toujours plusieurs exemplaires du même ADN.

La diploïdie des eucaryotes explique leur plus grande stabilité génétique et la lenteur de leur évolution. L'haploïdie augmente l'instabilité génétique mais cette particularité peut souvent être mise à profit par les bactéries. Elles sont, en effet, capables de développer des populations importantes en très peu de temps à partir d'une seule cellule. Si cette cellule porte une mutation permettant une meilleure adaptation à l'environnement, la bactérie mutante pourra donner une descendance qui supplantera rapidement le groupe de cellules dont elle dérive. L'évolution chez les bactéries est un processus très rapide.

Les bactéries ne se contentent pas d'introduire des modifications ponctuelles dans leur ADN. Elles ont développé des mécanismes de transfert horizontal (latéral) de gènes c'est-à-dire de passage d'un ou de plusieurs gènes d'un organisme indépendant à un autre. Ce transfert de l'ADN peut se faire de trois manières (Fig. 12) : par conjugaison au cours d'un contact temporaire des cellules ; par transformation ou capture d'un fragment d'ADN de l'environnement ; par transduction ou acquisition d'un ADN bactérien porté par un virus bactérien. L'ADN acquis peut être reconnu comme étranger à la cellule et, dans ce cas, détruit. S'il est accepté, il peut s'intégrer (se recombiner) dans le génome s'il est suffisamment homologue ; se répliquer de manière autonome pour donner éventuellement une cellule partiellement diploïde ; être incapable de s'intégrer ou de se répliquer. Seules les cellules ayant intégré ou répliqué l'ADN étranger donneront naissance à une population différente de la population mère. Cette nouvelle population peut avoir acquis une ou plusieurs propriétés nouvelles. Par contre, la cellule contenant un ADN exogène non recombiné ou répliqué ne pourra pas transmettre cet ADN à sa descendance. Elle sera rapidement « diluée » dans la nombreuse descendance.

L'ADN exogène provient souvent de bactéries de la même espèce que la cellule receveuse ou d'espèces différentes, parfois très éloignées, ou encore, plus rarement, de cellules eucaryotes. Les tailles de ces fragments peuvent être différentes. Les souches entéropathogènes de *E. coli* portent des fragments de 35 à 170.000 paires de nucléotides, contenant plusieurs gènes de virulence, absents chez les souches commensales non pathogènes. On a trouvé des exemples de même type chez de nombreuses bactéries pathogènes et chaque fois on soupçonne que les fragments ont été transmis d'une autre bactérie.

L'ADN exogène peut être également un plasmide, un minichromosome qui se réplique de manière autonome en petit ou grand nombre de copies dans la bactérie. Ils ont des tailles différentes et portent souvent plusieurs gènes. Les plus communs sont des gènes de résistance aux antibiotiques. Il n'est pas rare que ces ADN exogènes portent aussi d'autres petits éléments d'ADN, des transposons, capables de se déplacer dans le génome et/ou les plasmides grâce à l'action de leurs propres gènes. Les transposons servent parfois à véhiculer un ou plusieurs gènes de résistance aux antibiotiques ou responsables d'autres propriétés. En se déplaçant d'une cellule à une autre, les transposons apportent de nouvelles caractéristiques chez le receveur. Leur insertion dans un même génome inactive parfois un ou plusieurs gènes et provoque ainsi la disparition de certaines fonctions.

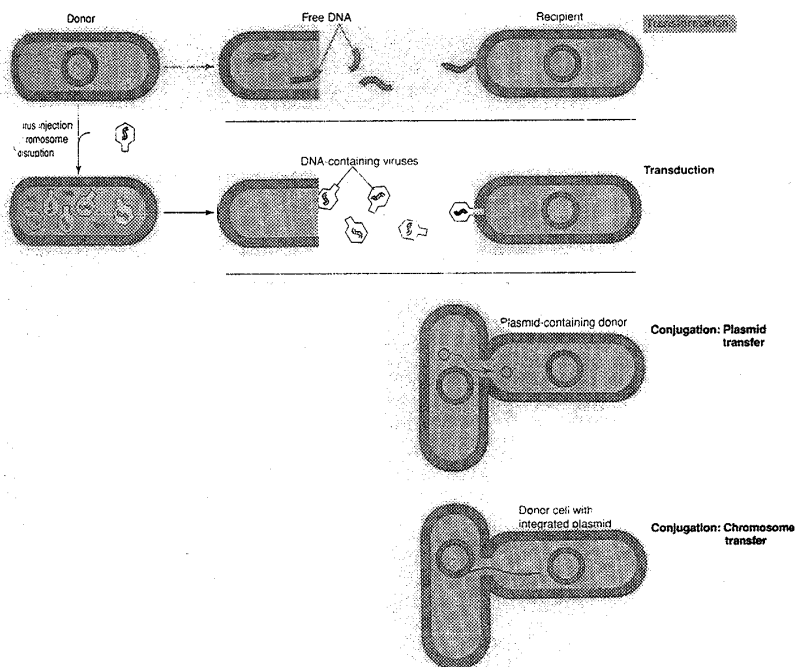


Figure 12. Schémas des trois principaux moyens de transfert vertical ou horizontal de l'ADN chez les bactéries. Lors de sa formation une particule virale capture parfois un fragment d'ADN de l'hôte bactérien. En infectant une nouvelle bactérie, ce virus « hybride » y introduit le fragment capturé et enclenche la transduction. Un plasmide libre ou intégré dans l'ADN de la cellule donneuse est responsable de la conjugaison.

La publication d'un nombre de plus en plus grand de génomes bactériens a bien démontré qu'ils ne sont pas aussi statiques qu'on le pensait. Ils sont, au contraire, étonnamment fluides et sont le résultat du transfert d'une partie importante du génome. Les modifications observées touchent jusqu'à 50% du génome. La génomique a également permis de constater que le transfert horizontal de gènes a traversé non seulement la barrière des espèces mais également celle des règnes et domaines. *Agrobacterium tumefaciens* a développé un mécanisme lui permettant d'injecter des gènes vers le noyau de végétaux supérieurs. *Bradyrhizobium japonicum* est un symbiote de légumineuses. Elle possède deux gènes de glutamine synthétase, l'un est similaire à ceux d'autres bactéries et l'autre a 50% d'identité avec les enzymes de végétaux supérieurs. De nombreux endosymbiotes bactériens d'insectes ont perdu quelques uns de leurs gènes au profit de leur hôte. L'association est parfois tellement poussée que les micro-organismes

ont perdu leur autonomie et sont incapables de se multiplier en l'absence de l'hôte. Le niveau d'intégration est tel que l'endosymbiote est devenu un organite. Ces endosymbiotes se situeraient à un stade intermédiaire dans l'évolution qui a conduit vers l'intégration des organites eucaryotes comme les mitochondries. Le cas le plus spectaculaire, décrit en 2006, est celui de *Carsonella ruddii*. Cette bactérie, très étroitement associée à un insecte suceur, a le plus petit génome connu. Avec ses 182 gènes, il a une taille très inférieure (2 à 3 fois) à celle qui était considérée comme requise pour permettre une vie normale à une bactérie.

Conclusion

Les découvertes concernant les mécanismes de la division de quelques bactéries se sont accélérées ces 10 dernières années. On commence à mieux les comprendre mais de très nombreuses questions doivent encore être résolues. Qu'est-ce qui rend les pôles des bactéries si particuliers et permet d'orienter un certain nombre de processus ? Quel rôle exact a le cytosquelette dans la division et plus largement dans la morphogenèse ? Quels sont les moyens pour l'organiser et l'orienter ? Quelles sont les fonctions des différentes protéines du divisome ? Quelle structure a ce dernier ?

L'examen d'un plus grand nombre des quelques milliers d'espèces bactériennes identifiées actuellement devrait nous en apprendre plus sur les mécanismes de division des bactéries. Comme on estime que nous connaissons à peine 1% des procaryotes existant sur la planète Terre, on peut s'attendre à trouver d'autres modes et d'autres mécanismes de division.

Remerciements

Je tiens à adresser mes remerciements les plus vifs aux trois personnes qui ont fait en sorte que cette contribution soit terminée dans les délais. Il s'agit de Monsieur Xavier Henry, et Mesdemoiselles Séverine Hubert et Julie Gielis.

Références bibliographiques

- Briegel A., Prabha Dias D., Li Z., Jensen R.B., Frangakis A.S. et Jensen G.J. (2006) Multiple large filament bundles observed in *Caulobacter crescentus* by electron cryotomography. *Mol. Microbiol.* **62** : 5-14.
- Carballido-Lopez R. (2006) Orchestrating bacterial morphogenesis. *Mol. Microbiol.* **60** : 815-819.
- Carballido-Lopez R. (2006) The bacterial actin-like cytoskeleton. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **70** : 888-909.
- den Blaauwen T., de Pedro M., Nguyen-Distèche M. et Ayala J. Morphogenesis of the rod shaped sacculus. *FEMS Microbiol. Rev.* Sous presse.
- Ebersbach G. et Jacobs-Wagner C. (2007) Exploration into spatial and temporal mechanisms of bacterial polarity. *Trends in Microbiol.* **15** : 101-108.

- Garner E.C., Campbell C.S., Weibel D.B. et Mullins R.D. (2007) Reconstitution of DNA segregation driven by assembly of a prokaryotic actin homolog. *Science* **315** : 1270-1274.
- Lutkenhaus J. (2007) Assembly dynamics of the bacterial MinCDE system and spatial regulation of the Z-ring. *Ann. Rev. Biochem.* **76** : 539-562.
- Matsumoto K., Kusaka J., Nishibori A. et Hara H. (2006) Lipid domains in bacterial membranes. *Mol. Microbiol.* **61** : 1110-1117.
- Rothfield L. Taghbalout A. et Shih Y-L. (2005) Spatial control of bacterial division-site placement. *Nature Reviews Microbiol.* **3** : 959-968.
- Shih Y-L. et Rothfield L. (2006) The bacterial cytoskeleton. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **70** : 729-754.
- Thanbichler M. et Shapiro L. (2006) Chromosome organization and segregation in bacteria. *J. Struct. Biol.* **156** : 292-303.
- Vollmer W., Blanot D. et de Pedro M. Peptidoglycan structure and architecture. *FEMS Microbiol. Rev.* Sous presse.
- Wiley J.M., Sherwood L.M. et Woolverton C.J. (2008) Prescott, Harley and Kleins's *Microbiology 7th ed.* Mc Graw-Hill companies, Inc, New-York.
- Zapun A., Vernet Th. et Pinho M. The different shapes of cocci. *FEMS Microbiol. Rev.* Sous presse.

Coordonnées de l'auteur

J. Coyette
Centre d'Ingénierie des Protéines
Institut de Chimie, B6a
Université de Liège, Sart Tilman,
4000 Liège