

GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION

Thème

Thème 1 - La Terre, la vie et l'organisation du vivant

Note d'intention

Cette fiche a pour objectif de préciser le sens qu'il est possible d'attribuer aux différentes parties du programme. Cette contribution au sens repose notamment sur les liens avec des enjeux éducatifs, la cohérence avec les programmes des autres niveaux, l'identification des fondamentaux à construire, des problématisations possibles pour contextualiser.

Mots-clés

Clone, brassage génétique inter- et intrachromosomique au cours de la méiose, diversité des gamètes, stabilité des caryotypes, distinction reproduction et sexualité, diversification génomique, transferts génétiques horizontaux versus verticaux, endosymbiose, hérédité cytoplasmique, phylogénies, mutation, sélection, dérive, évolution, hérédité non fondée sur l'ADN, transmission et évolution culturelles.

SOMMAIRE

Enjeux éducatifs	2
Enjeux	2
Finalités	2
Problématiser	3
Vision synoptique du sous-thème	4
Place du sous-thème dans les programmes de SVT du secondaire	4
Notions à consolider, notions à construire, limites	4
Le sous-thème en quatre tableaux synthétiques	7
Ressources	11
Le point sur la loi de Hardy-Weinberg	11
Le point sur les transferts horizontaux	12
Le point sur les endosymbioses	17
Sitographie : ressources scientifiques et pédagogiques	19
Bibliographie	19

Enjeux éducatifs

Ce thème s'inscrit dans la continuité de l'étude de l'évolution biologique commencée au collège et poursuivie dans l'enseignement de spécialité du cycle terminal. Il est l'occasion d'approfondir la compréhension des mécanismes contribuant à la diversification du vivant. Cette logique d'approfondissement des acquis ne se centre pas uniquement sur des connaissances fondamentales en termes de mécanismes liés à la reproduction sexuée et à la diversification des génomes.

On se place ici dans une perspective évolutive permettant aux élèves d'identifier une diversité de mécanismes impliqués dans l'évolution du vivant et de relier ces mécanismes à leurs conséquences évolutives à l'échelle des individus, des populations et des écosystèmes. Il ne s'agit donc pas d'étudier les mécanismes génétiques et non génétiques pour eux-mêmes.

Enjeux

Plusieurs enjeux éducatifs, susceptibles d'être problématisés, sont à considérer.

Des enjeux de santé individuelle et de santé publique

- Les connaissances relatives aux transferts horizontaux, aux virus vecteurs, à l'évolution des résistances bactériennes, aux microbiotes, sont des axes très concrets de la recherche en médecine (cancer, lutte contre les maladies infectieuses...).
- Les pratiques de santé humaine sont concernées.
- Les tests génétiques et dépistage des maladies génétiques / test hérédité.

Des enjeux de formation scientifique et de formation du citoyen

- Les élèves ont une nouvelle fois l'occasion de discuter des limites d'un modèle (loi Hardy Weinberg) et donc d'identifier ce que sont des opinions, des faits, des théories.
- La connaissance du génome pose de façon toujours plus aiguë la question des différents dépistages et renvoie à des débats en bioéthique.
- Les élèves intègrent que les avancées technologiques permettent une avancée fulgurante de nos connaissances (il ne faut maintenant que 44 heures pour séquencer la totalité du génome humain d'un individu), mais posent également des débats éthiques.
- La génomique, la bio-informatique sont des voies professionnelles en plein essor.

Des enjeux en éducation au développement durable :

- Par les applications de la génomique en agriculture (domestication des plantes...).
- Par des applications dans la conservation et la restauration de milieux naturels.

Finalités

Cette partie du programme peut contribuer à :

- la formation de l'esprit critique et scientifique au regard du négationnisme de l'évolution, et leur permettre d'établir une relation scientifique avec les phénomènes naturels et biologiques ;
- la construction d'un projet d'orientation (parcours avenir) par la découverte des métiers émergents (recherches, biotechnologie, génie génétique, modélisation numérique des systèmes biologiques, ingénierie environnementale, géomatique, etc...) en lien avec les

Retrouvez éduscol sur

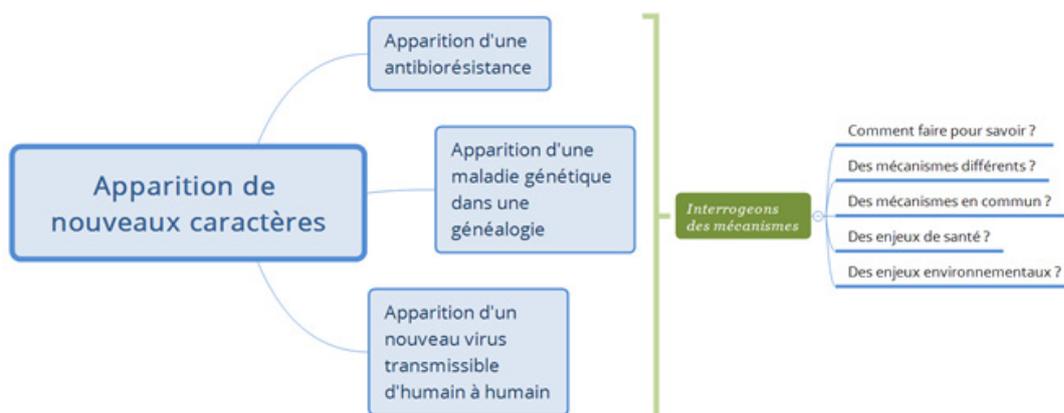


enjeux écosystémiques, économiques, de santé, de la protection de la biodiversité ;

- à développer chez eux les connaissances et compétences nécessaires pour réaliser des choix éclairés en matière d'**aménagement du territoire**, de développement durable et de santé en abordant par exemple la question de la propagation des résistances bactériennes aux antibiotiques étroitement liés aux habits individuels de consommation d'antibiotiques.

Problématiser

L'exemple d'heuristique ci-dessous part d'une problématisation possible, prenant appui sur des constats de caractères qui « apparaissent ».



Une démarche scientifique de recherche de preuves nécessitant de convoquer plusieurs parties peut s'engager.

Les méthodologies de recherche sont bien souvent communes pour l'étude scientifique des trois cas évoqués : observations diverses en microscopie, séquençage, etc.

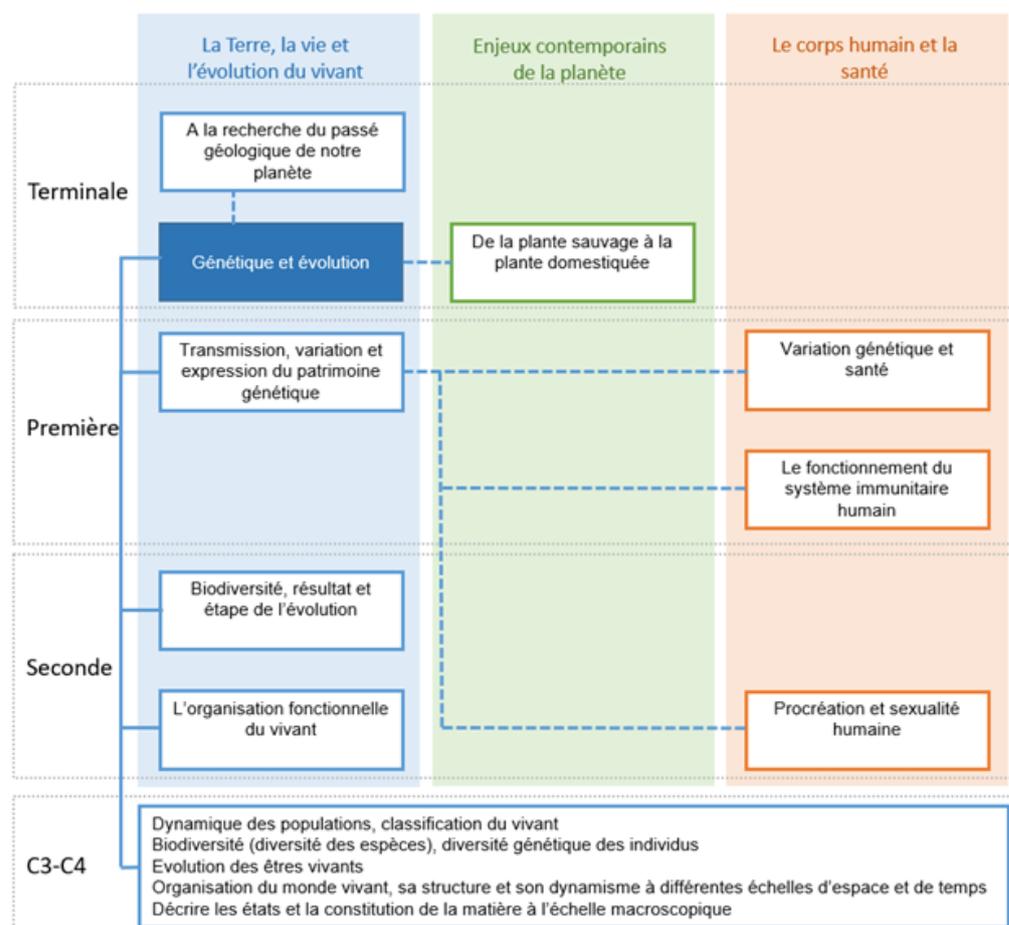
Mais des mécanismes différents sont impliqués :

- les brassages expliqueront en partie la transmission de maladies génétiques ;
- les transferts horizontaux expliqueront en partie l'apparition de résistances chez des souches de bactéries ;
- etc.

Ces exemples sont pris indépendamment les uns des autres mais dans une vision globale et complexe de l'évolution, on comprend qu'un génotype actuel est le résultat d'une histoire évolutive pouvant intégrer tous ces mécanismes (et d'autres encore).

Vision synoptique du sous-thème

Place du sous-thème dans les programmes de SVT du secondaire



Remarque : un autre lien existe avec la thématique 3 du programme d'enseignement scientifique de tronc commun en classe de terminale « Une histoire du vivant ».

Notions à consolider, notions à construire, limites

Cohérence avec les programmes précédents

Les élèves abordent l'évolution du vivant depuis le cycle 3 au cours duquel les liens de parenté ainsi que la reproduction sexuée sont abordés. Au cycle 4 la transmission des caractères, les bases de la mitose, de la méiose, les mutations sont ensuite abordées et mises en lien avec la notion de programme génétique. Au-delà de ces approches à l'échelle de l'individu, la macro-évolution est également abordée en intégrant la sélection naturelle et l'évolution des êtres vivants au cours des temps géologiques.

En seconde ces points sont repris et approfondis. On enrichit les concepts en intégrant la dérive génétique : cela implique principalement de se situer à l'échelle populationnelle et d'avoir abordé plus en avant la structure de l'ADN avec la transmission des allèles.

Retrouvez éducol sur



En classe de première, d'un côté la nature et la fréquence des mutations ont été identifiés (en lien avec la réplication de l'ADN), ainsi que leurs effets sur la santé humaine (aspect « variabilité »). Mitose et méiose ont été abordées en tant que mécanismes liés à la « stabilité » du patrimoine génétique.

Parties du sous-thème	des acquis...
L'origine du génotype des individus	<p>Des acquis à consolider¹</p> <ul style="list-style-type: none"> • Mécanismes en lien avec la méiose. • Mécanismes associés à la reproduction sexuée. • Une succession de mitoses produit un clone.
	<p>Des acquis nouveaux à bâtir</p> <ul style="list-style-type: none"> • La diversité génétique dans un clone résulte de l'accumulation de mutations successives dans les différentes cellules. Conservation d'une génération à l'autre des mutations. • Le brassage des génomes à chaque génération : la reproduction sexuée des eucaryotes. • Les accidents génétiques de la méiose : crossing-over inégaux et duplications de gènes à l'origine de familles multigéniques et de l'augmentation de la taille des génomes. • L'interprétation des résultats de croisements avec transmission de deux paires d'allèles.
La complexification des génomes : transferts horizontaux, endosymbioses	<p>Des acquis à consolider</p> <ul style="list-style-type: none"> • Le Microbiote et les symbioses. • Les organites : chloroplastes, mitochondries. • La théorie cellulaire abordée en enseignement scientifique. • Code génétique et universalité de l'ADN.
	<p>Des acquis nouveaux à bâtir</p> <ul style="list-style-type: none"> • Des échanges génétiques entre organismes non nécessairement apparentés. Attention aux confusions possibles entre transferts dirigés par l'homme (transgénèse) et transferts horizontaux. • Les endosymbioses jouent un rôle important dans l'évolution des eucaryotes. Attention à bien distinguer gènes de l'hôte / gènes de l'endosymbiote. <p>Remarques :</p> <ul style="list-style-type: none"> • bien différencier transferts horizontaux et endosymbioses ; • ne pas se limiter aux mécanismes mais les envisager dans le cadre d'une histoire évolutive.

1. À considérer comme des prérequis, indispensables pour aborder le programme : ils peuvent être réexpliqués, remobilisés, mais ne doivent pas faire l'objet de démarches spécifiques pour être redémontrés.

Parties du sous-thème	des acquis...
L'inéluctable évolution des génomes au sein des populations	<p>Des acquis à consolider</p> <ul style="list-style-type: none"> • Mutations, sélection naturelle, dérive génétique. • Dynamique des populations. • L'histoire humaine lue dans son génome.
	<p>Des acquis nouveaux à bâtir</p> <ul style="list-style-type: none"> • Aborder un modèle mathématique (modèle de Hardy-Weinberg) et le critiquer en lien avec des données réelles sur certaines populations. Il s'agit de montrer l'importance du modèle dans la compréhension des phénomènes biologiques en veillant à lui donner du sens (modèle mathématique / histoire évolutive) tout en se préservant de tout finalisme. • Cette partie précise ce qui est également abordé en Enseignement Scientifique et a donc un rôle intégrateur. • En se situant une nouvelle fois sur une échelle populationnelle il s'agira de réinterroger la notion d'espèce abordée au collège et enrichie en classe de seconde : une espèce peut être considérée comme une population d'individus suffisamment isolée génétiquement des autres populations.
D'autres mécanismes contribuent à la diversité du vivant	<p>Des acquis à consolider</p> <ul style="list-style-type: none"> • L'existence de comportements liés à la reproduction (seconde). • Le microbiote, endosymbioses. • L'hérédité.
	<p>Des acquis nouveaux à bâtir</p> <ul style="list-style-type: none"> • La diversification phénotypique repose aussi sur des associations non héréditaires (microbiote...), des comportements acquis eux-mêmes « évoluant ». <p>Il s'agit bien ici de sortir du « tout génétique » tout en évitant certaines simplifications :</p> <ul style="list-style-type: none"> • le concept de « phénotype étendu » est intéressant mais ne peut être réduit à du « non génétique » ; • les endosymbioses sont également transmises par voie héréditaire ; • une partie du microbiote peut être considérée comme acquise au cours de la vie mais pas une autre partie ; • attention à l'anthropocentrisme. Les aspects culturels peuvent être abordés chez de nombreux animaux ; • l'épigénétique ne figure pas dans les programmes.

Le sous-thème en quatre tableaux synthétiques

L'origine du génotype des individus	
Concepts fondamentaux	
<p>Toutes les cellules d'un organisme possèdent le même génome et le même génotype. Pour autant, il peut exister une variabilité des génotypes entre les populations clonales.</p>	<p>On réactive les acquis de seconde et de première : ADN, gène, allèle, séquence de nucléotides, mitose, mécanisme des mutations.</p> <ul style="list-style-type: none"> Les mécanismes de la mitose, et de la réplication permettent de conserver le génome et le génotype d'une génération cellulaire à la suivante (Mobilisation des connaissances). Les mutations ponctuelles expliquent la diversité des allèles, et sont héritées par les cellules des lignées issues de cellules mutantes.
<p>La diversité des génomes des cellules-œuf issues d'une reproduction sexuée par le brassage des génomes à chaque génération. Les brassages inter et intra-chromosomiques au cours de la méiose, et l'aléa de la fécondation expliquent la variabilité génétique des descendants d'autant plus élevée que le nombre de gènes à l'état hétérozygote est grande chez les parents On crée du nouveau à partir de l'existant.</p>	<ul style="list-style-type: none"> Le suivi de caractères déterminés par des gènes indépendants (cas de dihybridisme), construction de la notion de brassage interchromosomique expliquant une diversité de génotypes gamétiques équiprobables. Suivi de caractères déterminés par des gènes liés (cas de dihybridisme), construction de la notion de brassage intrachromosomique expliquant l'apparition de génotypes recombinants non équiprobables. Etude d'arbres généalogiques ou les techniques de séquençage permettant de déterminer le génotype de chaque individu ⇒ acquisition par l'élève de principes de base simples d'analyse génétique.
<p>Des crossing over-inégaux et des migrations anormales de chromosomes ou de chromatides engendrent des caryotypes anormaux ou modifient le niveau de ploïdie.</p>	<ul style="list-style-type: none"> Quelques conséquences évolutives des anomalies de méiose et de fécondation (duplications de gènes, aneuploïdie, polyploïdie) à l'origine de la complexification des génomes (réorganisation des génomes, familles multigéniques), et jouant un rôle essentiel dans l'évolution biologique (spéciation ; gain, altération ou perte de fonctionnalités...). Nouvelles fonctionnalités possibles.

La complexification des génomes : transferts horizontaux, endosymbioses

Concepts fondamentaux

Des échanges de matériel génétique, hors de la reproduction sexuée, constituent des transferts horizontaux.
Les conséquences : complexification des génomes, l'évolution des populations et des écosystèmes au regard des interactions existantes entre organismes.

- Des transferts génétiques sont autorisés au regard de l'universalité de l'ADN dans le monde vivant (Nature, Structure, codage).
- Des gènes acquis par transferts horizontaux peuvent être hérités verticalement par mitose dans le cadre d'une reproduction asexuée ou par méiose et fécondation si ces mutations affectent le génome de cellules germinales.

On peut profiter de ce moment pour contribuer à l'éducation à la santé par l'étude des propagations des résistances aux antibiotiques et impacts en termes de santé humaine).

Les endosymbioses sont des associations entre organismes (bactéries ou eucaryotes). Le transfert de certains gènes de l'organisme intégrés dans le génome de l'hôte contribue à sa complexification.
Les endosymbioses transmises entre générations.

- Possibilité d'appui sur la théorie de l'endosymbiose primaire et secondaire expliquant l'existence de chloroplastes et de mitochondries dans la cellule eucaryote impliqués dans la diversité des métabolismes cellulaires.

L'inéluctable évolution des génomes au sein des populations

Concepts fondamentaux

Comprendre la biologie évolutive c'est comprendre ce qui se passe à l'échelle des populations (modèle mathématique Hardy-Weinberg).

- Le modèle numérique de Hardy Weinberg permet de prévoir et simuler les fréquences des génotypes sur plusieurs générations.
- Les limites de ce modèle théorique par l'identification des écarts entre les résultats théoriques et mesurés à partir d'études statistiques des fréquences des génotypes sur des populations réelles. Détermination de quelques facteurs influençant l'évolution des génotypes pouvant conduire à la transformation d'une espèce (sélection naturelle, isolement de populations, effet fondateur, homogamie, migrations...).

Seule l'échelle populationnelle permet de montrer et de comprendre les mécanismes micro-évolutifs (une évolution en action « ici et maintenant »). Les conséquences évolutives de quelques mécanismes génétiques (transformations des espèces, disparition d'espèces, émergence de nouvelles espèces).

- La dérive génétique et le crible de la sélection naturelle influent sur l'évolution des fréquences alléliques au sein des populations et donc des génotypes.
- Des populations isolées ont des évolutions génétiques indépendantes et par conséquent sont hétérogènes.
- Le concept biologique de l'espèce dans sa dimension spatio-temporelle ; c'est à dire considérée comme un ensemble de populations hétérogènes qui co-évoluent dans le temps et entre lesquelles des échanges génétiques sont permis.
- L'isolat de populations pouvant conduire ou non à spéciation si le flux de gènes est rendu impossible.
- Toute barrière reproductive naturelle ou anthropique (génétique, géographique, comportementale, fragmentation des habitats, pollution sonore, lumineuse) pouvant rompre les flux de gènes peut être responsable de la disparition de populations, d'espèces ou au contraire d'évènements de spéciation.

Des exemples possibles dans les populations humaines
(Les difficultés liées à la vie en haute altitude et l'origine génétique de l'adaptation des Tibétains. La tolérance au lactose après sevrage, son évolution au cours du temps...).

Des exemples dans des populations d'autres métazoaires (l'Homme en voulant « conserver » les busards cendrés constitue une pression de sélection sur le comportement de ces derniers...).

Des exemples dans des populations d'angiospermes
(Evolution rapide des modalités de dispersion du fruit de la crépide en milieu urbain...).

Des exemples dans les populations de « micro-organismes » (Comment chez la drosophile la bactérie Spiroplasma protégeant son hôte des effets stérilisants d'un nématode augmente en fréquence dans les populations américaines...).

D'autres mécanismes contribuent à la diversité du vivant**Concepts fondamentaux**

Étudier un exemple de diversification du vivant sans modification du génome. Extraire, organiser et exploiter des informations pour :

- appréhender la notion de phénotype étendu ;
- appréhender la notion d'évolution culturelle et ses liens avec celle d'évolution biologique.

- La réalisation du phénotype résulte de l'expression de deux génotypes associés de façon durable ou transitoire. Le phénotype développé ne correspond pas à la somme des deux phénotypes associés mais permet le développement de potentialités qui n'existent pas chez les deux partenaires isolément.
- La théorie de l'holobionte peut être appréhendée en discutant le concept de symbiose. La non-symbiose n'existe pas. Au concept d'organisme isolé, il faut préférer le concept d'holobionte, c'est-à-dire l'organisme adjoint de son microbiote, et l'ensemble des interactions écologiques et fonctionnelles.
- Le concept de phénotype étendu. L'expression d'un génome se traduit par un ensemble de comportements exploitant les ressources inertes de l'environnement (constructions, parures) qui influent sur l'évolution de l'espèce elle-même mais aussi sur la diversité des populations d'espèces à l'échelle d'un écosystème.
- Les comportements sont transmis entre individus d'une même génération ou de façon verticale (par l'éducation notamment). Ils peuvent être sélectionnés au regard de la valeur sélective qu'ils confèrent aux populations, contre sélectionnés ou perdus.
- On peut s'appuyer sur l'exemple de l'espèce humaine dont la valeur sélective est considérablement augmentée par les apprentissages et le développement de technologies.

Ressources

Le point sur la loi de Hardy-Weinberg

Proposée en 1908 indépendamment par le mathématicien anglais Hardy et le médecin allemand Weinberg, la loi de Hardy-Weinberg se définit ainsi : dans une population de grand effectif, où les unions se font au hasard (= panmixie), où il n'existe ni migration, ni sélection naturelle, et où le taux de mutations est constant, les proportions des différents génotypes restent constantes d'une génération à l'autre. Autrement dit : la diversité génétique de la population considérée se maintient et doit tendre versus équilibre stable de la distribution génotypique.

Soient p la fréquence de l'allèle A et q la fréquence de l'allèle a : $p+q=1$
(q est en général utilisé pour désigner l'allèle récessif).

	Gamètes mâles		
	A (p)	a (q)	
Gamètes A (p)	AA (p^2)	Aa (pq)	<ul style="list-style-type: none"> • Fréquence du génotype AA : p^2 • Fréquence du génotype aa : q^2 • Fréquence du génotype Aa : $2pq$
Gamètes a (q)	Aa (pq)	aa (q^2)	

• $f(A) = p^2 + pq = p(p+q) = p$
• $f(a) = q^2 + pq = q(p+q) = q$

Dans une population telle que définie précédemment, évolution de la fréquence des gènes d'une génération à l'autre :

Unions possibles	AA	Aa	aa	On obtient une fréquence des mariages $aa \times Aa = 2pq^3 + 2pq^3 = 4pq^3$
AA	p^4	$2p^3q$	p^2q^2	
Aa	$2p^3q$	$4p^2q^2$	$2pq^3$	
aa	p^2q^2	$2pq^3$	q^4	

Type d'union	Fréquence	Génotypes des enfants		
		AA	Aa	aa
AA X AA	p^4	p^4		
AA X Aa	$4p^3q$	$2p^3q$	$2p^3q$	
Aa X Aa	$4p^2q^2$	p^2q^2	$2p^2q^2$	p^2q^2
aa X aa	q^4			q^4
aa X Aa	$4pq^3$		$2pq^3$	$2pq^3$
AA x aa	$2p^2q^2$		$2p^2q^2$	

Total :

$$AA : p^2 (p^4 + 2p^3q + p^2q^2) = p^2 (p^2 + 2pq + q^2) = p^2$$

$$Aa : 2pq (p^4 + 2p^3q + p^2q^2) = 2pq(p^2 + 2pq + q^2) = 2pq$$

$$aa : q^2 (p^4 + 2p^3q + p^2q^2) = q^2 (p^2 + 2pq + q^2) = q^2$$

La proportion des génotypes reste donc inchangée à la deuxième génération, c'est l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Retrouvez éducol sur



Les conséquences du modèle :

- les relations de dominance entre allèles n'ont pas d'effet sur l'évolution des fréquences alléliques ;
- les fréquences alléliques restent stables au cours du temps; les fréquences génotypiques aussi ;
- la ségrégation aléatoire des chromosomes préserve la variabilité génétique des populations ;
- « l'évolution » étant définie par un changement des fréquences alléliques, une population diploïde idéale n'évolue pas ;
- seules les violations des propriétés de la population idéale permettent le processus évolutif.

L'intérêt réside donc dans la comparaison entre des fréquences issues du modèle et celles mesurées réellement. Tout écart significatif permettra d'interroger les hypothèses de départ non connues (mutations ? sélection ? migrations ? choix des partenaires ?...)

Le point sur les transferts horizontaux

Quelques définitions

Source : « L'évolution par fusion » – Marc-André SELOSSE – Pour la science n°400, février 2011

Fusion

Terme proposé pour réunir l'ensemble des mécanismes évolutifs qui regroupent dans une même lignée des gènes issus de lignées différentes : endosymbioses, hybridation et transferts de gènes.

Endosymbiose

Symbiose où l'un des partenaires vit dans les cellules de l'autre. Si elle peut être transmise à la génération suivante, c'est une fusion évolutive.

Hybridation

Résultat de la fécondation entre gamètes issus de lignées différentes. L'hybride formé peut être viable ou non. S'il est fertile il peut constituer une espèce nouvelle.

Allopolyploïdie

Hybridation où l'organisme contient non pas un jeu de chromosomes de chaque parent, mais deux. Les organismes qui en sont issus constituent une espèce nouvelle, car ils ne se croisent plus avec l'espèce des parents.

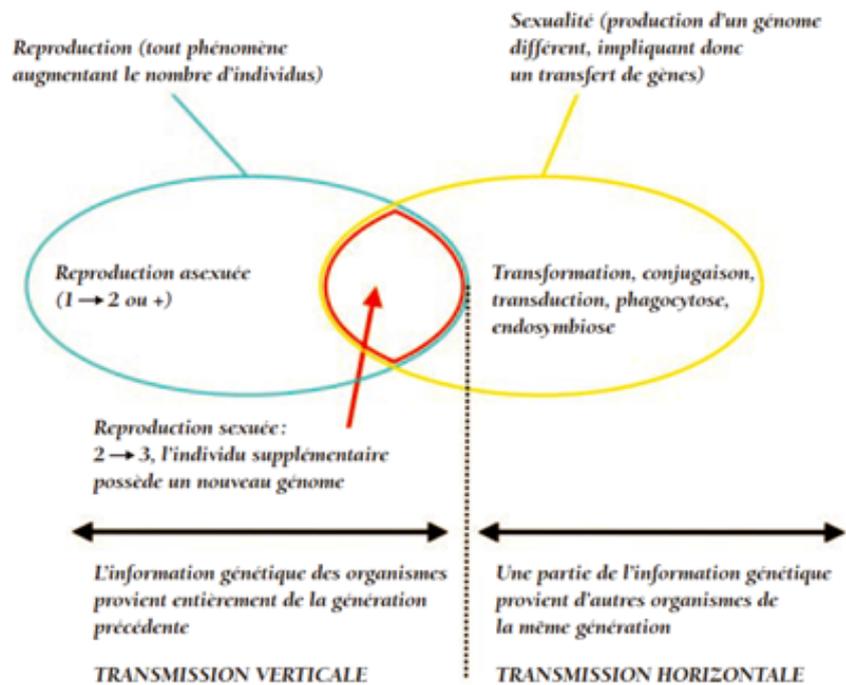
Transfert de gène

Passage d'un gène d'un organisme à un autre, d'espèce différente. Mécanisme fréquent chez les bactéries, il existe aussi chez les organismes plus complexes.

Retrouvez éducol sur



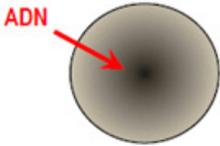
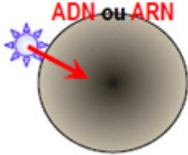
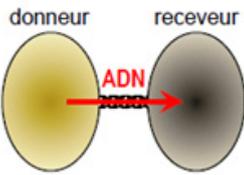
Les modes de transmissions en lien avec la reproduction et la sexualité



Source : Marc-André SELOSSE, Des organismes chimériques : le sexe « lent » des eucaryotes

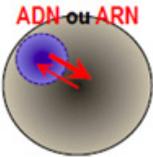
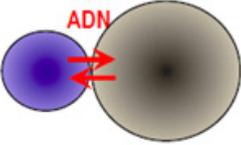
Les principaux types de mécanismes de transfert de gènes

Source : Bernard DUJON « Quand l'acquis devient héritable : la leçon des génomes »

<p>Transformation</p> 	<p>Des transferts issus du voisinage ou via des virus (a, b) : Une cellule vivante procaryote ou eucaryote (cercle grisé avec la zone centrale foncée symbolisant le génome) peut recevoir de l'ADN de son environnement immédiat (sous forme simple brin ou double brin) par un processus de transformation ou recevoir un acide nucléique (ADN ou ARN) par l'intermédiaire d'un virus. Dans ce dernier cas, l'acide nucléique peut porter les gènes du virus seul ou ceux d'autres organismes transportés par les virus à partir des cycles infectieux précédents.</p>
<p>Transfection ou transduction</p> 	
<p>Conjugaison</p> 	<p>(c) : Certaines cellules bactériennes (ovale jaune) développent des mécanismes de conjugaison au cours duquel elles injectent leur ADN à une autre cellule bactérienne (ovale grisé), ou parfois à une cellule eucaryote, par l'intermédiaire de tubes protéiques spécialisés (pointillés) produits par des plasmides conjugatifs qu'elles portent.</p>

Retrouvez éducol sur



<p>Endosymbiose</p> 	<p>(d) : Dans les cellules eucaryotes, la présence d'endosymbiontes permanents issus de phagocytoses ou d'infections facilite le transfert d'acides nucléiques entre l'endosymbionte (cercle bleu dégradé) et l'hôte. Les endosymbiontes peuvent être eucaryotes ou procaryotes et avoir des degrés très divers de spécificité d'hôte.</p>
<p>Parasitisme, commensalisme ou symbiose</p> 	<p>(e) : Les associations stables entre organismes distincts facilitent également le transfert d'ADN entre les cellules en contact prolongé.</p>

Extrait de l'article

Il est maintenant clair que le transfert horizontal de gènes joue un rôle majeur dans le monde des procaryotes (bactéries et archées) où ils accélèrent considérablement l'adaptation aux conditions changeantes auxquels ces organismes doivent faire continuellement face. Le développement des résistances aux antibiotiques illustre ce phénomène. Les résistances sélectionnées dans une espèce peuvent se propager rapidement à d'autres espèces. L'intensité des échanges génétiques horizontaux entre procaryotes est telle que, dans nombre d'espèces bactériennes, la part des gènes commune à tous les membres de l'espèce (*core-genome*) est plus petite que la part des gènes variable entre les génomes individuels suite à ces échanges horizontaux (Hall *et al.*, 2017).

Plusieurs mécanismes sont responsables du transfert horizontal des gènes chez les procaryotes. D'abord, la *transformation* des bactéries par l'ADN présent dans le milieu. La généralité de ce mécanisme - à l'origine de la découverte du rôle de l'ADN comme déjà mentionné - a été reconnue à partir des années 1950. Les détails moléculaires de la pénétration de l'ADN extérieur dans les cellules peuvent varier selon les espèces mais, dans tous les cas, l'ADN finit par s'intégrer dans le génome de la cellule hôte, devenant ainsi transmissible à sa descendance. Vers la même époque, étaient également découverts les phénomènes de *conjugaison* bactérienne et de *lysogénie*. La conjugaison bactérienne est le fait que certaines bactéries peuvent transmettre des fragments de leurs chromosomes à d'autres bactéries plus ou moins apparentées par simple contact. On sait maintenant que l'ADN transite d'une bactérie à l'autre par l'intermédiaire de tubes protéiques spécialisés dont les éléments sont codés par des plasmides portés par les bactéries capables de conjugaison. La lysogénie bactérienne est due au fait que certains virus bactériens - les *bactériophages tempérés* - au lieu de se multiplier immédiatement après infection intègrent leur génome dans celui de la cellule hôte où il devient silencieux. Les bactéries deviennent alors lysogènes, c'est-à-dire capables de perpétuer le génome viral silencieux pendant un nombre illimité de générations sans jamais produire de bactériophages sauf si des conditions particulières réactivent accidentellement le génome viral. Dans ce cas, une lointaine bactérie descendante produira de nombreux bactériophages infectieux qui lysent la cellule alors que celle-ci n'a jamais été infectée elle-même.

Un autre exemple intéressant d'hérédité de séquences acquises d'acides nucléiques chez les bactéries est fourni par le système d'immunité bactérienne CRISPR-Cas maintenant très utilisé comme outil moléculaire d'édition des génomes (Makarova *et al.*, 2015). Dans ce cas, une région particulière du chromosome bactérien faite de répétitions de séquences palindromiques courtes sert de réservoir pour intégrer des courts fragments d'ADN de virus ou de plasmides étrangers ayant pénétré la cellule qui ont été découpés par l'endonucléase Cas. Ces fragments sont ainsi perpétués à l'identique de génération en génération par les bactéries, leur offrant les traces des rencontres accidentelles ancestrales sous forme de petits ARN car le réservoir est transcrit et l'ARN produit est redécoupé au niveau des répétitions palindromiques. Si un ADN étranger qui pénètre une cellule bactérienne de cette lignée porte une séquence correspondant à l'un de ces petits ARN, il sera immédiatement clivé par l'endonucléase Cas et détruit.

On notera que, dans tous les phénomènes précédents où des caractères acquis deviennent héréditaires, les mécanismes moléculaires qui permettent le phénomène sont préexistants aux événements d'acquisitions qui, eux, sont basés sur des rencontres aléatoires (ADN environnemental, bactériophage, partenaire de conjugaison). C'est une caractéristique générale des transferts génétiques horizontaux.

(...) on trouve des traces de transferts horizontaux dans pratiquement tous les génomes d'organismes unicellulaires étudiés qui appartiennent aux différentes branches phylogénétiques connues d'eucaryotes (Keeling and Palmer, 2008). Plusieurs dizaines ou même centaines de gènes par génome proviennent de ce mécanisme chez les *Chromalveolata* (ciliés, algues brunes, diatomées, *Plasmodium*, ...), les *Amoebozoa* (amibes, ...) ou les *Excavata* (*trypanosomes*, *leishmanies*, *trichomonas*, ...). Ils sont particulièrement nombreux chez les parasites ou chez les ciliés de la panse des ruminants qui cohabitent avec une abondante flore microbienne dans un environnement riche en ADN et en carbohydrates (Ricard *et al.*, 2006).

Il n'est pas toujours facile de déterminer la fonction des gènes acquis par transfert horizontal dans leur nouvel hôte. Certains (la majorité ?) n'ont peut-être aucune action et ne sont présents dans la lignée évolutive que de manière temporaire. Mais dans d'autres cas, les gènes acquis confèrent un important avantage aux organismes receveurs par l'émergence immédiate de nouvelles fonctions. On trouve, par exemple, dans les génomes de certaines levures comme les *Saccharomyces* capables de fermenter en anaérobiose stricte un gène d'origine bactérienne, *URA1*, pour la dihydro-orotate déshydrogénase (DHODase) nécessaire à la biosynthèse d'uracile. Or, il existait un autre gène, *URA9*, pour le même enzyme chez les levures ancestrales (perdu chez les *Saccharomyces*). Mais alors que l'enzyme eucaryote ancestral nécessite l'oxygène atmosphérique pour fonctionner (excluant la vie en anaérobiose), son remplaçant bactérien s'en dispense. Ici, l'acquisition du gène bactérien, probablement à partir d'un *Lactococcus*, a permis à certaines levures de vivre en anaérobiose (et donc de produire vins et bières !), alors que leurs ancêtres en étaient incapables. On peut également mentionner l'acquisition par certaines levures, comme *Candida parapsilosis*, de gènes bactériens pour une proline racémase qui leur confèrent la capacité de métaboliser l'isoschizomère D de l'acide-aminé et donc d'avoir un avantage nutritionnel (le phénomène d'acquisition de gènes de racémases est fréquent chez les eucaryotes unicellulaires). On pourrait multiplier les exemples, mais évidemment chez les organismes unicellulaires, l'acquisition d'une nouvelle fonction est directement transmissible à leur descendance. Qu'en est-il des eucaryotes pluricellulaires avec lignées germinales différenciées ?

Des exemples remarquables montrent que le phénomène d'acquisition génétique horizontal existe aussi dans les lignées d'eucaryotes pluricellulaires comme les plantes, les animaux, les algues ou les champignons. La présence de gènes bactériens dans les chromosomes de plantes n'est pas limitée aux OGM artificiels, la nature produit l'équivalent. La patate douce, par exemple, *Ipomoea batatas* une *Convolvulaceae* dont les racines se gonflent de réserves, porte dans son génome un ensemble de gènes provenant d'un plasmide de la bactérie *Agrobacterium* (Kyndt *et al.*, 2015). Cette bactérie est normalement symbiotique des *Fabaceae* (pois, haricots, soja, ...) avec lesquels elle forme des nodules fixateurs d'azote atmosphérique. Toutes les variétés d'*I. batatas* naturelles ou cultivées étudiées (près de 300 au total) portent des gènes d'*Agrobacterium* mais l'omniprésence de certains gènes particuliers dans les variétés cultivées suggère que ce sont ces gènes acquis naturellement qui ont conféré à la plante un caractère utile à sa domestication.

Les transferts de gènes aux eucaryotes ne se limitent pas à l'intégration de gènes bactériens. Des gènes de champignons se retrouvent fonctionnels chez des animaux. Par exemple, alors que la plupart des pucerons, comme *Acyrtosiphon pisum*, *Myzus persicae* ou *Chaitophorus populifolii* (des insectes hémiptères), sont verts on en trouve certains dont le corps est rouge-orange car ils produisent des caroténoïdes colorés (tolurène, lycopène, carotènes) à partir des caroténoïdes végétaux incolores qu'ils consomment. L'examen de leurs génomes montre la présence de gènes provenant de champignons dont les produits (phytoène désaturase, lycopène cyclase / phytoène synthase) sont responsables de la synthèse de ces dérivés colorés (Inter.nalAphidGenomics Consortium, 2010). Ces gènes d'origine fongique se comportent comme de parfaits facteurs mendéliens chez ces pucerons. Le même phénomène se retrouve chez divers autres arthropodes comme les mouches *Mayetiola destructor* ou *Asteromyia carbonifera* (des insectes diptères) ou le tétranyche, *Tetranychus urticae*, un arachnide. Ils ont peut-être hérité des mêmes événements de transferts horizontaux que les pucerons à partir de leurs lointains ancêtres communs ou, plus vraisemblablement, témoignent d'événements récurrents de capture des mêmes types de gènes fongiques (Cobb *et al.*, 2013).

Réciproquement, on peut trouver des espèces fongiques qui ont acquis du matériel génétique provenant d'autres lignées eucaryotes. Par exemple, il existe des lignées de champignons filamenteux et de levures capables d'assimiler les nitrates comme le font les plantes, ce qui est inhabituel dans le monde fongique. Ils portent dans leur génome des groupements de gènes typiquement végétaux produisant perméase, nitrate réductase et nitrite réductase nécessaires à ce métabolisme. On pourrait multiplier les exemples parmi les grands groupes d'eucaryotes pluricellulaires (Soucy *et al.*, 2015). Les éperlans ont reçu le gène de la protéine antigène AFP de type II (qui leur permet de fréquenter les eaux glacées) à partir d'autres poissons comme les harengs (Graham *et al.*, 2012). Des insectes survivent au cyanure produit par les plantes dont ils se nourrissent grâce à un gène de détoxification acquis de bactéries (Wybouw *et al.*, 2014), etc.

Le point sur les endosymbioses

Source : Marc-André SELOSSE « Des organismes chimériques : le sexe « lent » des eucaryotes »

Extrait de l'article

À la différence de ce qui se passe chez les eucaryotes, ce sexe bactérien n'est ni régulier (il n'est pas cyclique) ni lié à la reproduction. Bien au contraire ! Dans les cas de transformation et de transduction, l'ADN ou les particules virales sont libérés à la mort d'une cellule : il y a donc finalement moins de cellules qu'au début... Une différence majeure en résulte : chez les eucaryotes, l'information génétique des organismes provient entièrement de la génération précédente (les parents). On parle alors de transmission verticale, car les gènes « descendent » littéralement dans l'arbre généalogique. À l'inverse, chez les bactéries, l'information génétique peut provenir d'organismes voisins de la même génération (qui meurent parfois) : elle se transmet alors de façon horizontale, entre organismes de même échelon dans l'arbre généalogique. Selon une idée reçue, seules les bactéries connaîtraient des transferts horizontaux, alors que la transmission de l'information génétique serait strictement verticale chez les eucaryotes. S'il est vrai que les enfants ressemblent souvent à leurs parents, cela occulte le fait que, à l'égal des bactéries, les eucaryotes renouvellent parfois leur génome en recrutant des gènes dans le milieu... Nous verrons qu'ils connaissent eux aussi des transformations et des transductions, et surtout une acquisition de gènes par un processus qui leur est propre : l'endosymbiose.

(...) Diversité des endosymbioses chez les eucaryotes

On objectera qu'il s'agit là d'événements rares ; ce n'est pas si vrai, et, de plus, ils n'en sont pas moins fondateurs de lignées très diversifiées. Considérons l'origine de l'ensemble des eucaryotes eux-mêmes : on sait maintenant que leur ancêtre commun possédait des mitochondries, même si elles ont été modifiées dans certaines lignées. Les eucaryotes sont donc par essence des organismes chimériques, alliant au moins deux lignées cellulaires. Certes, celles-ci se révèlent très interdépendantes : par exemple, quand je dis « je », sont-ce ces bactéries (mes mitochondries) ou un eucaryote qui parle ? Il existe d'autres endosymbioses. L'ensemble des eucaryotes photosynthétiques possède, en plus, des plastes qui sont apparus lors de plusieurs endosymbioses plus tardives. Chez les algues rouges, comme le nori (*Porphyra*), fréquemment servi dans les restaurants japonais, les algues vertes, comme la laitue de mer, et les végétaux terrestres, le plaste provient d'une cyanobactérie présente dans les cellules de leur ancêtre commun (c'est le cas du maïs). D'autres groupes d'eucaryotes photosynthétiques ont acquis un plaste d'une façon secondaire, en incorporant une algue verte ou rouge unicellulaire ! C'est le cas d'algues unicellulaires comme l'euglène ou l'amibe (lire l'encadré p. 52), et d'algues pluricellulaires comme les fucus et les laminaires de nos côtes. Il existe au moins trois origines secondaires des plastes, toutes fondatrices de lignées diversifiées. D'ailleurs, des algues endosymbiotiques bien reconnaissables existent dans les cellules de divers autres eucaryotes : c'est en particulier le cas chez les cnidaires comme les coraux ou les anémones de mer ou chez des unicellulaires comme certaines paramécies. Parfois, ces algues intracellulaires sont réacquises à chaque génération, par phagocytose, à partir du milieu. D'autres espèces les transmettent à la génération suivante par le biais des ovules : c'est sans doute ce qui a conduit, au cours de l'évolution, à l'apparition de plastes.

Enfin, des bactéries transmissibles sont présentes chez de très nombreux eucaryotes. Chez des unicellulaires, en particulier, ces bactéries se transmettent simplement lors de

Retrouvez éducol sur



la division cellulaire et contribuent à des fonctions variées. Des bactéries productrices de méthane rendent possible le métabolisme énergétique d'eucaryotes fermentaires ; des bactéries responsables d'un effet toxique sur les compétiteurs existent chez divers unicellulaires (comme certaines paramécies). Chez les insectes, des bactéries transmises à la descendance par voie maternelle sont fréquentes dans certains cas, jusqu'à six espèces bactériennes intracellulaires différentes coexistent ! Ces bactéries sont étroitement liées à la spécialisation écologique et jouent un rôle de détoxification et/ou de complément alimentaire. Par exemple, les insectes suceurs de sève subissent une carence en acides aminés essentiels, compensée par des bactéries endosymbiotiques : les *Buchnera* de certains pucerons aphidoïdes synthétisent par exemple du tryptophane ; certaines cigales possèdent des *Baumannia* synthétisant de l'histidine.

Une endosymbiose héréditaire est donc la façon dont les cellules eucaryotes s'adjoignent les gènes d'autres lignées, bactériennes ou eucaryotes. Le partenaire internalisé doit pouvoir se reproduire à l'intérieur de son hôte. L'*hatena* nous fournit un exemple inverse : cet unicellulaire est capable de phagocyter et de conserver une algue unicellulaire (*Nephroselmis*), mais celle-ci ne se divise pas dans l'hôte. Chaque division cellulaire de l'*hatena* produit donc une cellule dotée de l'algue et une autre incolore, qui devra phagocyter une nouvelle algue dans le milieu.

Cependant, dès lors que le génome acquis se reproduit et se transmet à la génération suivante, ses gènes se retrouvent durablement alliés à ceux de la cellule hôte – un cas d'hérédité de caractère acquis. À première vue, cela constitue plus une juxtaposition qu'un réel nouveau génome, car les gènes acquis restent situés hors du noyau.

On pourra objecter que ces génomes demeurent indissociablement liés... mais, surtout, le transfert de gènes n'a fait que commencer à cette étape, comme va nous le montrer ce qui suit !

En résumé, la capacité des eucaryotes à effectuer la phagocytose leur confère une acquisition de gènes originale, par le processus de l'endosymbiose. Les mitochondries et les plastes sont d'anciennes bactéries (voire, dans le second cas, d'anciennes algues eucaryotes) acquises dans le milieu puis transmises de génération en génération. Les eucaryotes réalisent donc de cette façon de nouveaux génomes par association cellulaire : la phagocytose fait d'eux de véritables « prédateurs de génomes ».

Sitographie : ressources scientifiques et pédagogiques

Évolution de l'espèce humaine

- « [Le séquençage des génomes](#) » du site PlanetVie
- Biologie moléculaire et cellulaire « [Émergence de la paléogénétique](#) » du site acces.ens-lyon.fr

Croisement de regards sur l'Évolution.

- [Conférences de Pierrick Labbé](#) sur le site de l'académie de Montpellier

Évolution of life

(attention aux erreurs de traduction potentielle)

- [Découvrir les principes de l'évolution grâce aux films, animations et simulations](#) – du site evolution-of-life.com

Le vivant et son évolution

- [Dossier et articles](#) sur le site PlanetVie

Évolution du niveau de ploïdie et anomalie de mitose ou de méiose

- [Évolution de la taille des génomes : expansion et/ou contraction ?](#) médecine/sciences 2000 ; 16 : 814-5

Le concept de phénotype

- Le concept de phénotype étendu défini comme « [l'expression de ses gènes au-delà de son corps](#) » – Théorie de Richard Dawkins sur le site leblob.fr

Symbiose et transfert horizontaux de gènes (activité pédagogique)

- Génétique moléculaire et évolution « [Symbiose et transfert horizontaux de gènes](#) » du site acces.ens-lyon.fr

Expliquer l'évolution des génomes

- [Quelques vidéo](#) du site du collège de France pour expliquer l'évolution des génomes

Bibliographie

- **Le guide critique de l'évolution** – Guillaume LECOINTRE – Édition Belin – Parution du 2 janvier 2019.
- **Génétique moléculaire et évolutive** – Myriam HARRY – 2^{ème} édition du 4 septembre 2008 – Édition Maloine. Un livre à destination des étudiants et professeurs de SVT.
- **Biologie évolutive** - THOMAS, LEFEVRE, RAYMOND, De Boekedition.
- **Génétique**, 8^{ème} édition, W. KLUG, M. CUMMINGS, C.SPENCER – Édition Pearson, 2006.
- **Classification phylogénétique du vivant** Tome 1 et 2 – Hervé LE GUYADER et Guillaume LECOINTRE – Édition Belin.
- **L'évolution** – Hervé LE GUYADER – Bibliothèque Pour la Science – Juin 1998.
- **Faits et mécanismes de l'évolution biologique** – Louis ALLANO et Alex CLAMENS - Édition Ellipses.
- **Pour la science Hors-série** N°105 novembre décembre 2019 : qui sommes-nous ? – les nouvelles réponses de la génétique.
- **L'évolution par fusion** – Marc-André SELOSSE – Pour la science n°400, février 2011. Un article très complet et illustré sur les fusions évolutives (endosymbioses, hybridations et transferts de gènes).