



## Le transfert de gènes : un des moteurs essentiels de l'évolution

Yves Chupeau

Directeur de Recherches - Institut Jean-Pierre Bourgin, INRA Versailles  
Correspondant national de l'Académie d'agriculture de France

Manuscrit révisé le 10 février 2013 - Publié le 24 septembre 2013

**Résumé :** *La domestication des processus de transferts de gènes par l'homme, et surtout leurs utilisations pratiques dans les plantes transgéniques, alimentent des controverses multiformes. Le motif principal, et global, de rejet invoque les dangers potentiels de ces novations biologiques. Or les nombreuses informations, fournies par les séquençages d'organismes divers, révèlent l'extraordinaire dynamique naturelle des transferts de gènes, totalement insoupçonnée jusque vers le début des années 1980. Pour l'évolution des génomes des plantes, ces informations vérifient les hypothèses prémonitoires sur l'origine bactérienne des plastides et des mitochondries, mais révèlent également et surtout que les transferts de gènes chez les plantes se produisent toujours avec des fréquences très importantes.*

### L'extraordinaire souplesse des génomes

Contrairement à la notion intuitive, renforcée par l'enseignement des vues fixistes d'Aristote dans nos humanités depuis le moyen-âge, les génomes des organismes ne sont pas fixes. Tardivement redécouvertes, les notions si lumineuses et si fructueuses de G. Mendel ont constituées un saut conceptuel et théorique important. Cependant, l'esprit humain, toujours tenté par le « système définitif » les a érigées en dogme, en les contraignant, contribuant ainsi à imposer une vision statique du fonctionnement des génomes, en rejetant les données « hors dogme », telles par exemple les révélations trop précoces (1950) de Barbara Mac Lintock concernant les transposons du maïs...

Les développements progressifs des outils de la génomique (Chupeau, 2012) révèlent aujourd'hui l'extraordinaire souplesse des génomes, dont les modifications et les remaniements résultent de nombreux mécanismes.

Les plus connus, et les plus simples, résultent de mutations, qui peuvent être ponctuelles (ne concernent qu'une seule base de l'ADN). On sait aujourd'hui que l'on peut détecter une mutation toutes les milles bases dans le génome humain, donc qu'au moins 3 millions de paires de bases distinguent les génomes de deux individus non apparentés, et que de l'ordre de 300 mutations différencient les génomes de jumeaux.

Mais il existe également des mutations plus complexes, telles que les délétions ou les duplications de portions d'ADN, qui peuvent concerner des segments de génome de tailles variables. Des modifications plus profondes encore, surtout chez les plantes, résultent soit de modifications complètes du génome, par duplication, voire triplication, du nombre de chromosomes, soit de l'hybridation entre deux espèces par des gamètes non réduits, qui génèrent des hybrides qui additionnent les nombres diploïdes des chromosomes des deux

parents. Ces importants bouleversements des génomes sont généralement suivis de réarrangements multiples. Un bon exemple de ces profonds chamboulements est fourni par le séquençage des génomes de deux espèces de tomates, qui révèle un événement de triplication des génomes il y a environ 60 millions d'années suivis de nombreux remaniements de ces génomes complexes (*The tomato genome Consortium*, 2012). L'explosion diversifiée des génomes des Poacées (ou Graminées, qui comportent les plantes alimentaires les plus importantes) est aujourd'hui assez bien connue (Salse, 2012).

*Le rôle des transposons* a longtemps été sous-estimé, en dépit de leur caractérisation précoce (Mac Lintock, 1950). Les transposons, éléments mobiles de différentes natures, présents dans de nombreux génomes, sont des acteurs essentiels de la plasticité des génomes (Kazazian, 2004). Leurs insertions provoquent des mutations, bien que la majorité des organismes en contrôle l'expression, et donc la transposition, la génomique permet aujourd'hui d'en détecter les effets chez les plantes cultivées. Par exemple, la mutation du gène *tb1*, responsable de la modification de l'architecture des plantes de maïs (embranchements modifiés en inflorescences femelles), résulte de l'insertion d'un transposon dans un élément important de la séquence du promoteur d'un gène régulateur (Studer et al. 2011). La mutation spontanée des choux fleurs orange détectée dans les années 70, est également due à l'insertion d'un transposon dans le gène *Or* qui contrôle la formation des chromoplastes responsables de l'accumulation de  $\beta$ -carotène (Lu et al. 2006). Enfin la richesse en anthocyanes des oranges dites sanguines est également due à l'insertion d'un transposon à proximité d'un facteur de transcription activateur de la synthèse d'anthocyanes (Butelli et al. 2012). Ce ne sont que quelques exemples de génie génétique naturel provoqués par des insertions de transposons dans des plantes consommées, mais on peut parier que les démarches de génomique en révéleront progressivement de plus nombreuses.

Leurs influences sur le génome hôte résultent également du fait que les dispositifs de contrôle de la transposition (les méthylations) entraînent également des modifications de la régulation des gènes à proximité de leur insertion et que les mécanismes de méthylation de l'ADN débordent souvent assez largement les sites d'insertion des transposons.

Les transposons actifs sont également responsables de la formation de gènes chimériques (Wang et al. 2006) que l'on trouve fréquemment dans les génomes.

Ces éléments mobiles, de différents types, et leurs dérivés inactifs, représentent souvent plus de 50% des génomes des plantes cultivées, et même 85% dans le cas du maïs (Schnable et al. 2009). Une revue récente et très complète fait le point sur le rôle des transposons dans l'évolution (Fedoroff, 2012).

## **1- Evolution des micro-organismes, le rôle essentiel des transferts de gènes**

Les processus de transfert de gènes chez les microorganismes, connus depuis les années 1960 et 70, sont relativement connus de nos concitoyens, tandis que l'étendue et la fréquence des transferts de gènes chez les organismes supérieurs ne sont pas connues car très peu vulgarisées.

Comme pour la très grande majorité des espèces, la sexualité des bactéries leur permet d'échanger et de mélanger leurs génomes, cependant, le génome des bactéries peut également se modifier par acquisition de portions de génomes « étrangers » selon différents mécanismes.

Le *premier mécanisme* implique les **virus de bactéries**. Ces virus à ADN, dont l'exemple type est le phage  $\lambda$  constitué de 49 000 paires de bases, pénètrent les bactéries pour s'y multiplier, puis détruire (on dit "lyser") les bactéries infectées afin de libérer des particules virales infectieuses, ce qui constitue le cycle biologique normal pour un virus !

Cependant, sous certaines conditions, l'infection proprement dite ne se produit pas car le génome du virus s'intègre dans le chromosome bactérien, et protège la bactérie, devenue ainsi "transgénique" (c'est-à-dire lysogénique), de nouvelles infections par le même virus. Lorsque cette bactérie est soumise à un stress, le génome du phage peut se détacher du génome de la bactérie, mais pas toujours précisément, ce qui lui fait prélever une portion de génome bactérien adjacente au site d'insertion du phage. Cette portion peut représenter jusqu'à cent pour cent de son propre génome, soit de l'ordre de 50 000 paires de bases, sans que le cycle viral n'en soit altéré. Ces phages modifiés sont toujours capables d'infecter d'autres bactéries ; ils se comportent donc naturellement comme des vecteurs de gènes entre bactéries.

De l'ordre de dix milliards de virus sont détectables dans un litre d'eau de mer, et parfois davantage dans les eaux douces, ce qui peut donner lieu à  $10^{23}$  infections de bactéries par seconde (Hendrix, 2003), ce qui laisse imaginer le nombre de transferts de gènes qui s'opère à chaque seconde dans tous les milieux aquatiques !

Les rôles biologiques de ces transferts de gènes sont considérables. Un exemple révélateur concerne les *Prochlorococcus*, petites bactéries photosynthétiques que l'on rencontre dans tous les océans. Les tailles de leurs différentes populations sont telles que l'on s'accorde aujourd'hui sur leur rôle prépondérant puisque les estimations actuelles les rendent responsables de près de la moitié de la fixation photosynthétique du gaz carbonique ! Or, les phages qui infectent plus spécifiquement ces bactéries comportent pratiquement tous un gène de synthèse de chlorophylle, et la moitié de ces phages comportent deux gènes de photosynthèse (Sullivan et al. 2006). Ces gènes, initialement prélevés des génomes des bactéries et conservés par les virus, leur confèrent un avantage sélectif vis à vis d'autres virus. Ils servent de réservoir génétique capable d'assurer les fonctions de photosynthèse chez leur hôte, au moins pendant les phases d'infection.

Cette co-évolution par échange de gènes, source de diversité génétique des phages, contribue également, et en retour, à la diversité des gènes de bactéries, donc à l'évolution des capacités de photosynthèse des bactéries. Le rôle biologique des phages marins est donc beaucoup plus complexe que le simple contrôle des populations de bactéries photosynthétiques !

Les co-évolutions de leurs génomes par le biais de ces échanges de gènes naturels constituent un domaine de recherche désormais très actif en raison de leurs implications notamment dans la régulation de la captation de  $\text{CO}_2$  par les océans ...

Plus généralement, des portions de génomes de nombreux virus sont intégrées dans le génome de leurs hôtes (revue générale pour les plantes voir Talianova et Janousek, 2011). Ces transferts peuvent d'ailleurs se révéler durablement fonctionnels, comme celui de l'ARN polymérase de phage dans les mitochondries humaines (Ringel et al. 2011).

Le *second mécanisme* essentiel chez les micro-organismes met en jeu les **plasmides**, petites entités d'ADN bactériens en dehors des chromosomes, qui peuvent être échangés entre

bactéries très rapidement. Le transfert de gènes est ainsi à l'œuvre tant pour les individus que pour les populations de bactéries, et même pour les espèces voisines dans l'environnement immédiat. Cette « invention » des bactéries est ancestrale : les bactéries font du génie génétique depuis des milliards d'années, ce qui leur permet de partager des capacités d'adaptation de façon beaucoup plus rapide que par les processus sexuels.

Enfin, une autre particularité des micro-organismes est leur **capacité de transformation**, c'est à dire d'acquisition d'un fragment d'ADN, et d'intégration dans leurs chromosomes. Pour que ce processus fonctionne, il faut que les bactéries soient dans un état physiologique particulier, la "compétence", terme qui désigne les modifications de la paroi et de la membrane des bactéries facilitant l'absorption d'ADN. Certaines espèces sont naturellement compétentes en permanence.

Ces processus d'échange d'ADN chez les microorganismes se produisent à des fréquences parfois très élevées, qui dépendent essentiellement de l'environnement. La caractérisation des échanges entre les bactéries qui colonisent différentes régions du corps humain en fournit un exemple remarquable (Smillie et al. 2011).

Chez les bactéries, les transposons peuvent s'insérer dans n'importe quelle molécule réceptrice d'ADN à partir d'une molécule donatrice : chromosomes, phages, plasmides. De sorte que l'activité de ces éléments potentialise et élargit les échanges et les recombinaisons entre les différents génomes des espèces, par exemple en favorisant l'intégration dans le chromosome d'un gène de résistance initialement véhiculé par un plasmide, puis en le réinsérant dans un autre plasmide...

*Ainsi, les transferts de gènes peuvent se produire entre espèces éloignées de façon rapide et parfois coordonnée.*

Cette capacité se vérifie par exemple pour les multi-résistances aux antibiotiques : en cas de recours massif aux antibiotiques, les bactéries subissent une forte pression de sélection, et rapidement se constituent des transposons qui véhiculent plusieurs gènes de résistance à différents antibiotiques (Szczepanowski et al. 2004).

Ces différents processus et leurs combinaisons chez les micro-organismes ont favorisé et provoquent toujours des transferts de gènes à des fréquences importantes. Aujourd'hui, plus on séquence de génomes d'isolats différents de la même espèce de bactérie, plus on trouve de nouveaux gènes venant d'autres bactéries et acquis par transferts de gènes (Tettelin et al. 2005). La majorité des gènes dont la présence est variable n'ont pas encore de fonction connue et sont associés à des séquences d'éléments mobiles. Les modélisations mathématiques indiquent que trente-trois gènes nouveaux seront découverts pour chaque nouveau génome séquencé !

Les fréquences et l'étendue des transferts de gènes chez les microorganismes sont pris en compte dans les analyses de phylogénie (Abby et al. 2011).

## **2- Les transferts de gènes se révèlent spécialement actifs lors des symbioses**

Aujourd'hui, on peut aisément concevoir que la proximité, voire l'intimité d'organismes différents, facilitent des transferts de gènes successifs au cours de longues périodes de symbiose. Ce sont probablement les symbioses les plus efficaces (conférant des avantages sélectifs décisifs) qui constituent les « paliers » successifs des formes de vie sur la terre.

La phylogénie moléculaire révèle des associations « fécondes » chez les procaryotes (organismes sans noyau), pour lesquels on distingue cinq taxons : les Archées, les Actinobactéries, les Bacilles, les Clostridia et les procaryotes à double membrane. Ce dernier taxon résulte probablement d'une symbiose entre des ancêtres des Actinobactéries et des anciennes Clostridia, et même probablement d'une endosymbiose entre une Clostridia photosynthétique dans une Actinobactérie, ce qui a généré la double membrane (Lake, 2009). Ce nouvel organisme procaryote comporte davantage de gènes que chacun de ses « parents » résultat du transfert d'un grand nombre de gènes de l'endosymbionte vers le génome de l'hôte. Cet organisme a dû bénéficier d'avantages sélectifs décisifs, puisqu'il a permis une diversification extraordinaire de différents groupes de bactéries photosynthétiques, dont les populations ont conduit à la modification de l'atmosphère terrestre, qui de réductrice a atteint une teneur de 21% en oxygène.

Une association symbiotique entre deux bactéries (Archée + Eubactérie) est généralement considérée comme l'origine des eucaryotes, organismes dont les cellules comportent un noyau : le matériel héréditaire est localisé dans un compartiment délimité par la membrane nucléaire. L'origine de cette compartimentation n'est pas totalement élucidée aujourd'hui. Elle pourrait résulter soit d'une endosymbiose, soit d'une autoformation, ainsi que cela semble le cas chez les Planctomycetes (Fuerst, 2010). Cette origine des eucaryotes est validée par la génomique qui distingue, jusqu'au génome humain, les gènes hérités des Archées et ceux hérités des Eubactéries (Alvarez-ponce et Mc Inerney, 2011).

Il y a deux milliards d'années, une endosymbiose majeure et son cortège de transferts de gènes a façonné l'évolution des génomes des eucaryotes. La métagénomique permet aujourd'hui de caractériser dans les zones supérieures (oxygénées) des océans des Alphaproteobactéries autonomes (Brindefalk et al. 2011) proches des anciennes bactéries capables d'utiliser l'oxydation comme source d'énergie, qui ont du coloniser durablement le cytoplasme des cellules de l'ancêtre des eucaryotes.

Au cours de cette longue vie commune, des gènes de ces bactéries ont progressivement été transférés au génome nucléaire, et les bactéries « dégénérées » sont progressivement devenues les mitochondries, qui sont le siège des mécanismes de respiration (oxydation cellulaire) des cellules eucaryotes. Cette évolution s'est accomplie plus tôt chez les animaux, il ne reste que trente-sept gènes dans les mitochondries animales. Chez les plantes, il reste en moyenne une centaine de gènes dans le génome des mitochondries. Mais le processus de transfert de gènes mitochondriaux est toujours à l'œuvre, avec des vitesses différentes selon les familles botaniques (Adams et Palmer, 2003).

De l'ordre de mille à deux mille gènes, désormais nucléaires, sont indispensables au fonctionnement correct des mitochondries. Les insertions dans le génome nucléaire ont lieu au cours des mécanismes de réparation de l'ADN de l'hôte. Ce processus implique de très nombreux transferts, réitérés, de nombreuses portions d'ADN. Ce ne sont donc pas quelques milliers de transferts d'ADN bactériens qui rendent compte de cette évolution, mais probablement des milliards de milliards de milliards, dont la grande majorité n'ont pas conduit à des transferts fonctionnels, et ont donc été ultérieurement perdus. Seuls les très rares transferts fonctionnels qui confèrent un avantage sélectif ont été conservés au cours de l'évolution et sont donc détectables aujourd'hui.

### 3- L'évolution initiale du génome des végétaux, un deuxième train de transferts symbiotiques

Une deuxième endosymbiose, il a 1,5 milliard d'années, a puissamment façonné le génome des plantes. Un processus de transfert de gènes analogue a présidé à la formation des chloroplastes, conséquence d'une symbiose durable avec des ancêtres des Cyanobactéries, bactéries photosynthétiques descendantes des Planctophytes. En moyenne, il reste dans les chloroplastes autour d'une centaine de gènes, un très grand nombre ayant été transférés au génome nucléaire des cellules hôtes, devenues cellules végétales (Timmis et al. 2004).

L'analyse du génome d'une algue unicellulaire actuelle (*Cyanophora paradoxa*) confirme l'origine bactérienne (cyanophycées) des chloroplastes, qui s'accompagne des transferts de gènes d'une bactérie parasite (type Chlamydia) pour l'export des photo-assimilats (Price et al. 2012). Ce processus de transfert progressif de gènes des bactéries symbiotiques est validé par l'étude d'une symbiose photosynthétique plus récente chez une amibe (Nowack et al. 2012).

Ces transferts de gènes, provoquant de multiples insertions aléatoires dans le génome nucléaire, se sont manifestés depuis des centaines de millions d'années, cependant la majorité de ceux qui ne conféraient pas d'avantage sélectif ont été perdus au cours de l'évolution (Huang et al. 2005). Seuls les gènes fonctionnels conservés ont été initialement détecté, soit parce qu'ils ont contribué à diversifier les métabolismes cytoplasmiques, soit parce qu'ils sont ré-adressés aux chloroplastes. Cependant, le répertoire des gènes conservés et identifiables comme provenant de Cyanophycées est impressionnant, plus de 4 000 sur les 25 000 gènes nucléaires d'*Arabidopsis*, par exemple (pour revue voir Boch et Timmis, 2008).

### 4- De nombreux transferts de gènes accompagnent l'adaptation terrestre des plantes

La sortie de l'eau des algues vertes (Charophyceae), il y 500 millions d'années, résulte d'un large éventail d'évolutions génétiques, bases d'innovations physiologiques adaptatives et d'architecture chez les bryophytes (Graham et al. 2000), qui ont présidé à la vie sur terre et dont les évolutions ultérieures ont conduit aux diverses familles de plantes.

Une première analyse de la séquence complète du génome de la mousse modèle, *Physcomitrella patens*, révèle que de l'ordre de 128 gènes (57 familles) ont été acquis par transfert de gènes de virus, de bactéries et de champignons (Yue et al. 2012). Compte tenu des précautions prises par les auteurs, il faut d'ailleurs imaginer que ce nombre de gènes est assez largement sous estimé.

Sur l'ensemble de ces gènes, 18 familles étaient acquises par les algues vertes, donc avant la colonisation terrestre, et 19 familles sont spécifiques de *P. patens* donc acquises plus récemment.

Les analyses phylogéniques révèlent que 35 familles de gènes transférées chez *P. patens* ont été conservées au cours de l'évolution, car elles sont également présentes chez les plantes supérieures.

Il faut donc imaginer que ces différentes acquisitions procuraient des avantages sélectifs importants. C'est certainement le cas, par exemple, pour des gènes de réplication et de

réparation de l'ADN, qui ont procuré des capacités de maintien des fonctionnalités du génome sous le rayonnement ultra-violet à la surface de la terre.

Il faut attendre de plus amples validations, par l'analyse des génomes d'autres bryophytes, mais d'ores et déjà ces résultats démontrent l'importance des transferts de gènes naturels dans l'évolution des plantes, qui se poursuivent donc et façon plus large que lors de symbioses entre procaryotes.

#### **5- Les génomes nucléaires des plantes sont naturellement multi-transgéniques.**

Les techniques de la génomique moderne, permettent de démontrer que ces processus se poursuivent (Boch et Timmis, 2008). Il est possible de détecter de nombreux transferts de portions de tailles variables d'ADN chloroplastiques, ou mitochondriaux, de les quantifier (Stegemann et al. 2003), et même de prouver, par la conservation de sites d'épissages, qu'il s'agit bien de transferts direct d'ADN (Fuentes et al. 2012).

Ces transferts se révèlent si fréquents que l'on peut considérer qu'ils sont mutagènes et qu'ils contribuent à la variabilité des génomes entre lignées de la même espèce ou variété, comme chez les maïs (Lough et al. 2008). Tellement fréquents dans le cas de l'ADN mitochondrial de la levure, qu'ils jouent un rôle dans le vieillissement cellulaire (Cheng et Ivesa, 2010).

Les fréquences de transferts d'ADN chloroplastique augmentent avec le nombre de chloroplastes donc de génomes chloroplastiques par cellule (Lane, 2011).

L'ensemble des données, que nous venons de survoler, indique que les génomes nucléaires des plantes sont soumis en permanence à de nombreuses insertions de portions de tailles variables d'ADN de type bactérien (mitochondries et chloroplastes). Dans le cas de transferts de gènes de chloroplaste, les insertions sont aléatoires et souvent complexes, avec des répétitions en tandem (Huang et al. 2004). Pour bien comprendre, il faut réaliser que de nombreuses angiospermes transmettent les organites essentiellement par le gamète femelle. Au cours de la formation du pollen, les chloroplastes des microspores sont dégradés, avant les deux divisions successives produire les spermatozoïdes.

Comme il y a environ 10 000 génomes chloroplastiques par cellule, leur dégradation dans les microspores provoque des situations propices au transfert de portions d'ADN. Ce qui se vérifie expérimentalement : 1 pollen sur 10 000 comporte une séquence fonctionnelle de génome chloroplastique (donc  $10^8$  transgéniques sur les  $10^{12}$  pollens potentiellement produits par un hectare de tabac par exemple). Mais surtout la fréquence de transfert de séquences plus courtes, non fonctionnelles, est sans doute beaucoup plus élevée (Boch et Timmis, 2008)

Ces insertions massives et réitérées à chaque générations, résultent de la promiscuité des différents génomes des cellules végétales, sortes de super-symbioses. Cependant, la génomique révèle également des transferts de gènes entre différents végétaux (Richardson et Palmer, 2007). Par exemple, les analyses de séquences des gènes de mitochondries d'un arbuste tropical, *Amborella*, montrent que sur trente et un gènes des mitochondries de cet arbuste, vingt proviennent de mitochondries d'autres espèces de plantes. Mais, de façon encore plus

inattendue, sur ces vingt gènes, six proviennent de mitochondries de mousse. L'environnement tropical favorise en effet l'accrochage et le développement des mousses et des fougères à la surface des feuilles de l'arbuste. Ainsi, une simple confrontation avec des épiphytes semble une proximité suffisante pour faciliter le transfert de gènes, au moins dans le cas des mitochondries.

Une pratique ancestrale, le greffage, qui conduit justement à établir une promiscuité entre deux plantes, provoque aussi des transferts d'ADN et de gènes du porte-greffe au greffon (Liu et al. 2010), et même des transferts de chloroplastes entiers (Stegemann et Bock, 2009).

## **6- Le rôle des transferts de gènes est toujours très largement sous estimé**

Il n'est pas possible, dans ce rapide survol des processus naturels de transfert de gènes chez les végétaux, d'en dresser le panorama complet, mais plus les techniques d'analyse se raffinent, plus il est clair que ces processus jouent un rôle important dans l'évolution. Ainsi, la généralisation à différentes Poacées des mécanismes complexes de photosynthèse en C4 résulterait de transfert de gènes successifs (Christins et al. 2012). La photosynthèse en C4 par fixation du CO<sub>2</sub> sur des molécules à 4 carbones est plus complexe, mais plus efficace que la fixation sur des molécules à 3 carbones (mécanisme C3). De façon plus large, ces transferts existent entre plantes parasites et plantes hôtes (Xi et al. 2012), entre bactéries symbiotiques des animaux et génome animal (Dunnin-Hotopp et al. 2007), entre bactéries du tube digestif et animal (Acuna et al. 2012).

La génomique moderne révèle également des transferts de gènes entre génomes végétaux et animaux. L'exemple le plus documenté concerne un gastéropode marin *Elysia chlorotica* capable de photosynthèse. Cet organisme, qui se nourrit d'algues, est capable de faire fonctionner durablement des chloroplastes phagocytés dans certaines cellules du tube digestif. Le génome nucléaire de cette limace renferme de l'ordre de 60 gènes d'origine végétale dont certains concernent les composantes nucléaires des protéines des photosystèmes (Pierce et al. 2012).

Enfin, une excellente illustration du rôle des transferts de gènes dans les processus d'adaptation et d'évolution vient d'être révélée avec l'étude des génomes des Rotifères. Ces petits animaux du plancton, donc majoritairement aquatiques, sont dotés remarquables capacités d'adaptation. Ils survivent dans des conditions extrêmes et supportent la dessiccation ou encore des niveaux faramineux de radiations ionisantes. Ces capacités semblent dues au fait que 10% de leurs gènes ont été acquis d'organismes divers (bactéries, champignons, protistes et algues), dont 80% codent des enzymes qui renforcent le métabolisme de ces animaux (Boschetti et al. 2012).

## **7- Conclusion**

L'ensemble des données accumulées par la génomique confirment pleinement le rôle des transferts de gènes dans l'évolution des formes de vie, et tout particulièrement pour les végétaux. De nombreux éléments vérifient les théories symbiotiques énoncées de façon prémonitoire dès le début du siècle dernier (Mereschkowsky, 1905), mais difficilement admises et redécouvertes (Margulis, 1970), toujours réfutées par certaines idéologies...

Malheureusement, les données récentes ne sont pas encore vulgarisées. De fait elles généralisent et confirment ce que la génomique végétale avait révélé dès le début des années 1980 : la souplesse et la mobilité naturelle des génomes des cellules végétales (Timmis et Scott, 1983), qui étaient tenues pour acquises par les quelques équipes qui s'intéressaient à la mise au point des techniques de transferts de gènes expérimentaux. Cependant, ces premières preuves de la souplesse des génomes végétaux, assez « révolutionnaires », n'ont pas été vulgarisées du tout par les organismes de recherche.

Ce manque de communication s'est révélé particulièrement délétère et même suicidaire pour les dispositifs de recherche européens, lorsque les opposants à l'utilisation du génie génétique en amélioration des plantes ont choisi le “*danger biologique*” comme principal argument repoussoir... et ont réussi à l'imposer.

Il semble important que l'Académie d'Agriculture de France contribue à la vulgarisation de l'importance et de la prévalence des mécanismes naturels de transfert de gènes ou d'ADN chez les végétaux, afin de tenter d'établir un climat plus serein dans les discussions sur les modalités pratiques du recours aux plantes transgéniques.

## Bibliographie

- Abby S, Tannier E, Gouya M, and Daubina V. (2012) Lateral gene transfer as a support for the tree of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 4962-4967.
- Acuña R, Padilla BE, Flórez-Ramos CP, Rubio JD, Herrera JC, Benavide P, Leeb SJ, Yeats TH, Egan As, Doyle JJ, Rose JKC. (2012) Adaptive horizontal transfer of a bacterial gene to an invasive insect pest of coffee. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1121190109](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1121190109)
- Adam KL, Palmer JD. (2003) Evolution of mitochondrial gene content: gene loss and transfer to the nucleus. *Mol. Phylogenet. Evol.* 29, 380-395.
- Alvarez-Ponce D, McInerney JO. (2011) The human genome retains relics of its prokaryotic ancestry: human genes of archaeobacterial and eubacterial origin exhibit remarkable differences. *Gen Biol Evol*, 3, 782-790.
- Bergthorsson U, Richardson AO, Young GJ, Goertzen LR, Palmer JD. (2004) Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 17747-17752.
- Bock R, Timmis J.N. (2008) Reconstructing evolution: gene transfer from plastids to the nucleus. *BioEssays* 30, 556-566.
- Boschetti C, Adrian Carr A, Crisp A, Eyres I, Wang-Koh Y, E Lubzens E, Barraclough TG, Micklem G, Alan Tunnacliffe A. (2012) Diversification through foreign gene expression in Bdelloid Rotifers. *PLoS Genet.* 8, e1003035.
- Brindefalk B, Ettema TJG, Viklund J, Thollesson M, Andersson SGE. (2011) Phylometagenomic exploration of oceanic Alphaproteobacteria reveals mitochondrial relatives related to the SAR11 Clade. *PLoS ONE* 6, e24457
- Butelli E, Licciardello C, Zhang, Y, Liu J, Mackay S, Bailey P, Reforgiato-Recupero G, and Martina C. (2012) Retrotransposons Control Fruit-Specific, Cold-Dependent Accumulation of Anthocyanins in Blood Oranges. *Plant Cell* 24, 1242-1255.
- Cheng X, Ivessa AS. (2010) The migration of mitochondrial DNA fragments to the nucleus affects the chronological aging process of *Saccharomyces cerevisiae*. *Aging Cell* 9, pp919-923.
- Chupeau Y (2012) Les outils de la génomique renouvellent la biologie. Acad Agric France, in Comptes rendus sur les potentiels de la science pour l'avenir de l'agriculture, de l'alimentation et de l'environnement.
- Christin PA, Edwards EJ, Besnard G, Boxall SF, Gregory R, Elizabeth A. Kellogg EA, James Hartwell J, Osborne CJ. (2012) Adaptive evolution of C4 photosynthesis through recurrent lateral gene transfer. *Current Biology* doi: 10.1016/j.cub.2012.01.
- Ignacia Fuentes, I, Daniel Karcher D, and Ralph Bock R. (2012) Experimental Reconstruction of the functional transfer of intron- containing plastid genes to the nucleus. *Current Biology* doi:10.1016/j.cub.2012.03.005.

- Fedoroff NV. (2012) Transposable elements, epigenetics, and genome evolution. *Science* 338, 758-767.
- Fuerst JA. (2010) Beyond Prokaryotes and Eukaryotes : Planctomycetes and Cell Organization. *Nature Education* 3, 44.
- Dunning Hotopp J, et al. (2007) Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes. *Science* 317, 1753-1756.
- Graham LE, Cook ME, Busse JS. (2000) The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97 , 4535-4540.
- Hendrix R. (2003) Bacteriophages genomics . *Cur. Opin. Biol.* 6, 506-511.
- Huang CY, Ayliffe MA, Timmis JN. (2004) Simple and complex nuclear loci created by newly transferred chloroplast DNA in tobacco. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 9710-9715
- Huang C, Grünheit N, Ahmadinejad N, Timmis NJ, Martin W. (2005) Mutational decay and age of chloroplast and mitochondrial genomes transferred recently to angiosperm nuclear chromosomes. *Plant Physiol.* 138, 1723-1733.
- Kazazian HH. (2004) Mobile Elements: Drivers of Genome Evolution. *Science* 303, 1626-1032.
- Lake JA. (2009) Evidence for an early prokaryotic endosymbiosis. *Nature* 469 (20) 967-971.
- Lane N. (2011) Plastids, Genomes, and the Probability of Gene Transfer. *Genome Biol. Evol.* 3, 372-374.
- Liu Y-S, Q-L Wang Q-L, Li B-Y . (2010) Gene exchange between cell by graftings. New insights into plant graft hybridization. *Heredity* 104, 1-2; doi:10.1038/hdy.2009.115
- Lough AL, Roark LM, Kato A, Ream TS, Lamb JC, Birchler JA, Newton KJ. (2008) Mitochondrial DNA Transfer to the Nucleus Generates Extensive Insertion Site Variation in Maize. *Genetics* 178, 47-55.
- Lu S, Van Eck J, Zhou X, Lopez AB, O'Halloran DM, Cosman KM, Conlin BJ, Paolillo DJ, Garvin DF, Vrebalov J, Kochian LV, Küpper H, Earle ED, Cao J, and Lia L. (2006) The cauliflower Or gene encodes a DnaJ cysteine-rich domain-containing protein that mediates high levels of  $\beta$ -carotene accumulation. *Plant Cell* 18, 3594-3605.
- Mac Lintock B. (1950) The origin and behavior of mutable loci in maize. *PNAS* 36, 344-355.
- Margulis L. (1970) Origin of Eukaryotic Cells. *Yale University Press*.
- Mereschkowsky, C. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. *Biol. Centralbl.* 25, 593-604 (1905). traduction anglaise *Eur. J. Phycol.* 34, 287-295, 1999.
- Nowack ECM, Grossman AM. (2012) Trafficking of protein into the recently established photosynthetic organelles of *Paulinella chromatophora*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1118800109](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1118800109)
- Pierce et al. (2012) Transcriptomic evidence for the expression of horizontally transferred algal nuclear genes in the photosynthetic sea slug, *Elysia chlorotica*. *Mol. Biol. Evol.* doi:10.1093/molbev/msr316
- Price DC et al. (2012) *Cyanophora paradoxa* Genome Elucidates Origin of Photosynthesis in Algae and Plants. *Science* 335, 843-847.
- Richardson AO, Palmer JD. (2007) Horizontal gene transfer in plants. *J. Experimental Bot.* 58 (1), 1-9.
- Ringel R, Sologub M, Morozov Y I, Litonin D, Cramer P, Temiakov D. (2011) Structure of human mitochondrial RNA polymerase. *Nature* 248, 269-273.
- Salse J. (2012) La paléogénomique des plantes pour l'amélioration des plantes. Acad Agric France, in Comptes rendus sur les potentiels de la science pour l'avenir de l'agriculture, de l'alimentation et de l'environnement.
- Smillie CS, Smith MB, Friedman J, Cordero OX, David LA, J. Alm EJ. (2011) Ecology drives a global network of gene exchange connecting the human microbiome. *Nature* doi:10.1038/nature10571.
- Schnable, P.S. (2009) The B73 maize genome complexity, diversity and dynamics. *Science* 326, 112-1115.
- Stegemann S, Hartmann S, Ruf S, Bock R. (2003) High-frequency gene transfer from the chloroplast genome to the nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100 (15) 8828-8833.
- Stegemann S, Bock R. (2009) Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts. *Science* 324, 649-651.
- Stegemann S, Keuthe M, Greiner S, Bock R (2012) Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant

- Studer A, Zhao Q, Jeffrey Ross-Ibarra J, Doebley J. (2011) Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *tb1*. *Nature Genetics* 43, 1160 -1163.
- Sullivan M, et al. Prevalence and evolution of core photosystem II genes in marine cyanobacterial viruses and their hosts. *PLOS Biol*, 8, 2006,e234.
- Szczepanowski R, Krahn I, Linke B, Goesmann A, Pühler A, Andreas S. (2004) Antibiotic multiresistance plasmid pBSB101 isolated from wastewater treatment plant is related to plasmids residing in phytopathogenic bacteria and carries eight different resistant determinants including a multidrug transport system. *Microbiology* 150, 3613-3630.
- Talianova M, Janousek B. (2011) What can we learn from tobacco and other solanaceae about horizontal gene transfer ? *Am. J. Bot.* 98, 1231-1242. 2011.1
- Tettelin, H et al. (2005) Genome analysis of multiple pathogenic isolates of *Streptococcus agalactiae* : implications for the microbial pan genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 13950-13955.
- The Tomato Genome Consortium (2012) The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature* 485, 635-641.
- Timmis JN, Scott NS. (1983) Sequence homology between spinach nuclear and chloroplast genomes. *Nature* 305, 65-67.
- Timmis JN, Ayliffe MA, Huang CY, Martin W. (2004) Endosymbiotic gene transfer : organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nature Rev. Genet.* 5, 123-135.
- Wang W, et al. (2006) High rate of chimeric gene originating by retroposition in plant genomes. *Plant Cell* 17, 1791-1802.
- Xi Z, et al. (2012) Horizontal transfer of expressed genes in a parasitic flowering plant. *BMC Genomics* 2012, 13:227 doi:10.1186/1471-2164-13-227.