

> primitifs (ancestraux) des caractères, ce qui permet d'orienter l'arbre dans le temps. L'aile des oiseaux, par exemple, dérive du membre antérieur des dinosaures. L'avantage de la phylogénie moléculaire, qui examine non pas les traits morphologiques, mais les gènes, est qu'elle permet de comparer l'ADN d'organismes difficilement comparables dans leur morphologie. Son inconvénient, en revanche, est qu'il est en général impossible d'orienter dans le temps les changements survenus au niveau moléculaire. Des quatre nucléotides constituant l'ADN, aucun ne peut être *a priori* considéré comme primitif ou dérivé. Les phylogénies moléculaires ne sont donc pas naturellement orientées dans le temps et, pour donner un point de départ à l'histoire, on

recourt à des espèces qui doivent être à la fois proches et, sans ambiguïté, externes au groupe étudié. Deux conditions qui sont parfois difficiles à concilier.

Le transfert horizontal, s'il est modélisé et pris en compte dans les méthodes phylogénétiques, est utilisable comme toute autre mutation de l'ADN pour construire l'arbre. Mais contrairement aux autres mutations, il implique une direction particulière de l'histoire : le receveur est l'ancêtre du groupe d'espèces qui possèdent le gène acquis.

Grâce au transfert, on dispose par conséquent d'une nouvelle source d'information pour orienter les phylogénies, sans faire appel à d'autres données que les génomes dont on veut décrire l'histoire. Nous avons validé cette

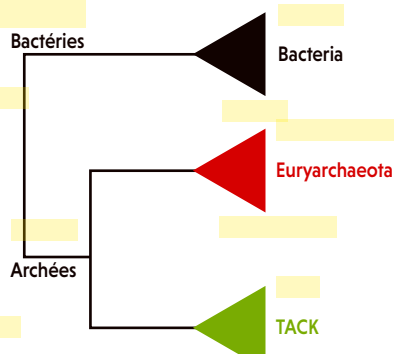
LES ARCHÉES : UN ARBRE MOUVANT

Les archées sont un des trois grands domaines du vivant, aux côtés des bactéries et des eucaryotes (les organismes dont les cellules ont un noyau, comme les animaux et les plantes). On prenait ces microorganismes pour des bactéries jusqu'à ce que l'étude des séquences de leur ADN les apparentent plutôt aux eucaryotes. Depuis,

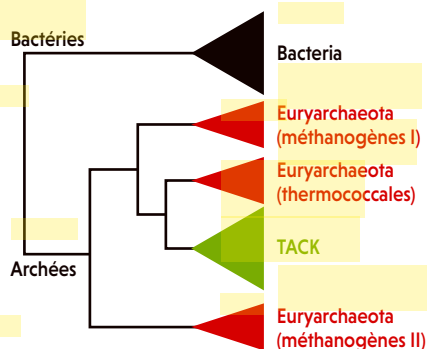
plusieurs équipes ont construit des arbres de parenté des archées, notamment en 2015 (ci-dessous à gauche), mais comme on découvre encore régulièrement de nouvelles sortes d'archées, leur classification évolutive est toujours en construction et ne cesse... d'évoluer. En 2017, une phylogénie

(à droite) prenant en compte le transfert de gènes et deux autres familles d'archées, les DPANN et les archées d'Asgård (les plus proches parentes des eucaryotes dans l'arbre du vivant), a permis de dresser un premier portrait de l'ancêtre des archées : la racine du groupe serait située entre les archées DPANN et les autres.

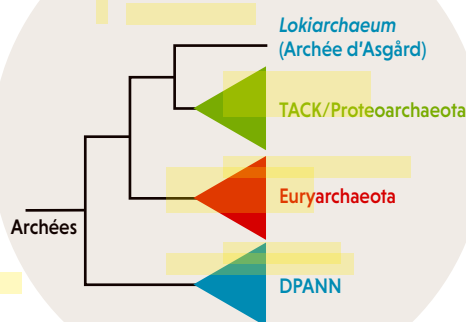
a Arbre 1 de 2015



b Arbre 2 de 2015



c Arbre de 2017



Dans les phylogénies de 2015 (a et b), les biologistes ont construit la racine de l'arbre à l'aide d'éléments hors du groupe : des bactéries. En comparant les séquences d'ADN de différentes archées et de bactéries, Céline Petitjean, de l'université Paris-Sud, à Orsay, et ses collègues ont abouti à un arbre à deux grandes familles d'archées, les Euryarchaeota et les TACK (a), tandis que Kasie Raymann, à l'institut Pasteur, à Paris, et ses collègues, ont obtenu un arbre où les Euryarchaeota sont scindés (b). Cependant, l'arbre de 2017, de Tom Williams (c), à l'université de Bristol, et ses collègues, construit à l'aide du transfert de gènes, suggère que les Euryarchaeota ne sont pas scindés. Or seules des archées de cette famille produisent du méthane (archées méthanogènes). L'ancêtre de toutes les archées n'était donc pas forcément méthanogène...

nouvelle approche sur la plupart des grandes lignées de bactéries en montrant qu'elle permet de retrouver les mêmes résultats qu'avec les espèces externes. Pour des cas où c'était notoirement difficile, la méthode a permis de proposer une nouvelle manière d'interpréter l'histoire des organismes. C'est le cas notamment pour les archées (le troisième grand domaine du vivant aux côtés des bactéries et des eucaryotes), ce qui a permis à Tom Williams et ses collègues, de l'université de Bristol, au Royaume-Uni, en collaboration avec l'un de nous (Bastien Boussau), de proposer en 2017 que l'ancêtre des archées était anaérobie (voir l'encadré page ci-contre). Nous travaillons actuellement à étendre cette approche à l'arbre du vivant, qui, par définition, contient toutes les espèces connues, ce qui rend impossible l'utilisation d'espèces externes.

DATER L'ARBRE DU VIVANT

Le transfert contient même une information chronologique beaucoup plus précise : l'organisme receveur a nécessairement vécu soit en même temps que le donneur, soit après lui. Habituellement, les informations temporelles sur l'histoire de la vie viennent principalement des fossiles, datés à l'aide des méthodes issues de la géologie. Si besoin, on complète l'étude avec des méthodes d'horloge moléculaire, fondées sur le nombre de mutations dans l'ADN (on suppose que les mutations aléatoires surviennent à une certaine fréquence). Toutefois, cette stratégie a des limites.

Certes, le registre fossile est abondant pour les organismes macroscopiques, comme les animaux et les plantes, mais même en présence d'un fossile daté, relier ce dernier à un groupe particulier de l'arbre du vivant peut se révéler compliqué. La situation est pire pour les organismes microscopiques, car leurs fossiles sont soit inexistants, soit très difficiles à comparer aux organismes actuels sur la base des seules caractéristiques morphologiques. Il est donc souvent impossible de les rattacher à des groupes d'organismes connus.

Le transfert, lui, est ubiquitaire, et abondant principalement chez les microbes, ceux-là mêmes chez qui manquent les fossiles pour avoir des informations chronologiques. Chaque transfert repéré est l'équivalent de la découverte d'un fossile, directement placé sur l'arbre du vivant. En 2018, notre équipe a ainsi montré, dans des groupes d'organismes aussi divers que des cyanobactéries, des archées ou des champignons, que le signal de datation associé au transfert est abondant et qu'il permet d'établir une chronologie complète de la diversification des espèces. Les informations temporelles restent relatives (un groupe est plus ancien qu'un autre) et difficiles à ancrer dans une échelle de temps >

DATER L'ARBRE DES CYANOBACTÉRIES

Traquer les transferts de gènes au sein d'un groupe d'organismes peut aider à dater les différentes branches de l'arbre qui le décrit, les unes par rapport aux autres. En 2018, les auteurs et leurs collègues ont utilisé cette méthode pour étudier la phylogénie des cyanobactéries. À partir de quarante génomes de ces bactéries, ils ont examiné la probabilité de chaque gène de s'être dupliqué, transféré ou d'avoir disparu. Ils ont ainsi abouti à un arbre où les dates relatives de diversification donnent des informations sur

l'histoire des cyanobactéries et leur rôle dans la composition de l'atmosphère terrestre (ci-dessous). Les dégradés de rouge représentent l'incertitude sur l'ordre chronologique des embranchements. Moins le rouge est intense, plus l'incertitude est grande. Le groupe des *Prochlorococcus* et *Synechococcus* (en bleu), l'un des plus abondants aujourd'hui dans les océans, serait ainsi apparu il y a environ 860 millions d'années, soit tardivement par rapport aux autres groupes de cyanobactéries comme celles (en vert) capables de former des cellules dormantes ou akinètes.

