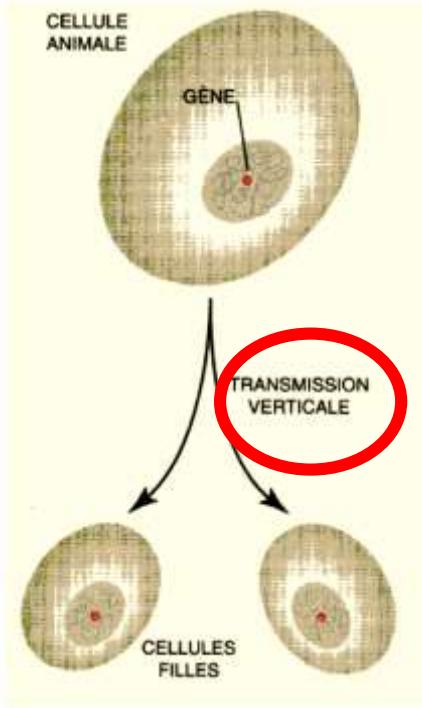


# Chapitre 2 : Transferts génétiques horizontaux

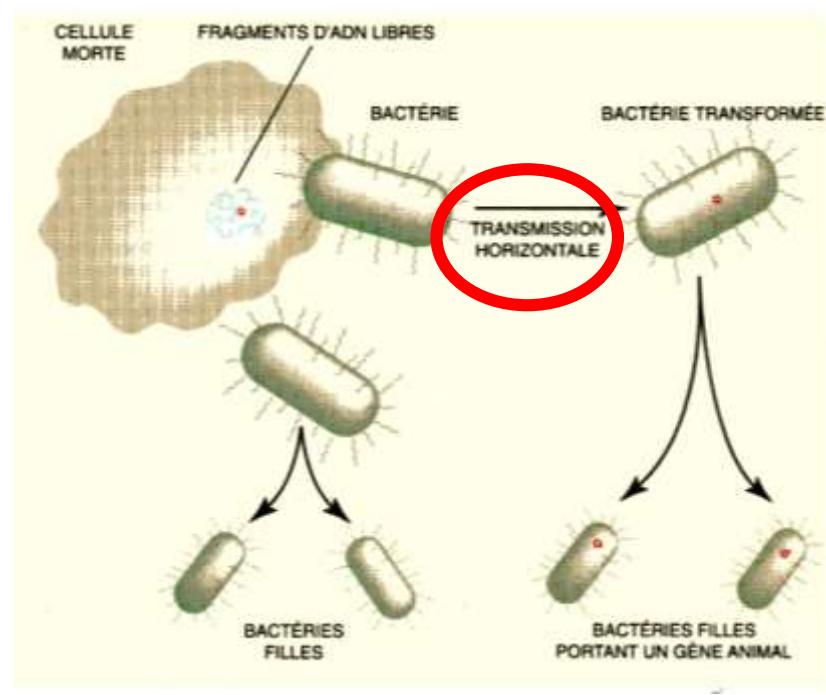
# Introduction

La génétique bactérienne se fonde sur trois phénomènes ou mécanismes naturels permettant, chez les bactéries, l'entrée d'ADN exogène venant compléter ou remplacer localement l'information endogène.

Dans la nature, il existe deux moyens pour les microorganismes de transférer le patrimoine génétique



Transfert vertical de gènes

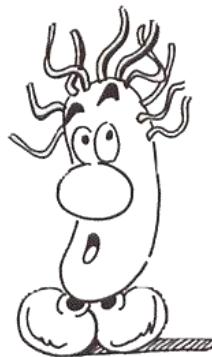


Transfert horizontal de gènes

- **le transfert « vertical » de gènes** qui **se fait entre un « parent » et sa descendance**.
- **le transfert « horizontal » de gènes** qui **a lieu entre deux organismes distincts**.

## ● les transferts de gènes :

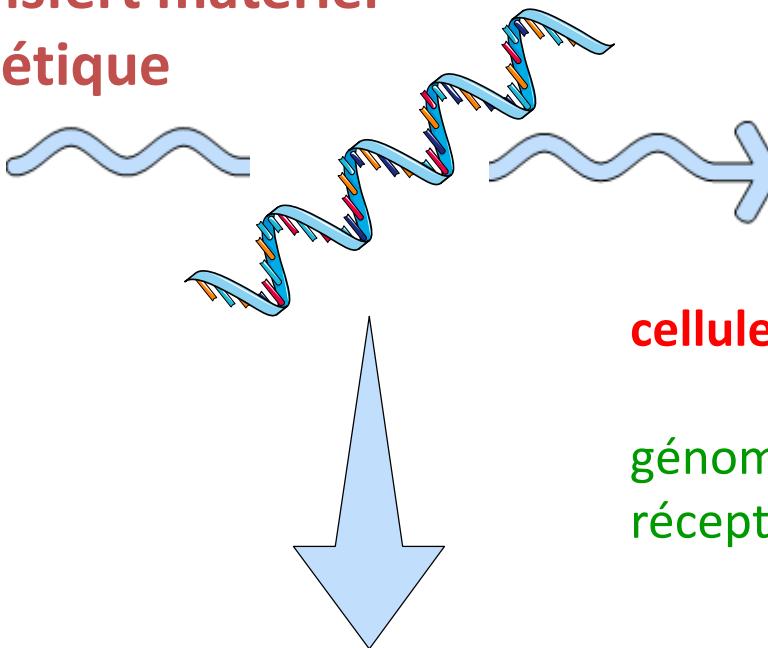
phénomènes rares chez les bactéries



cellule donatrice

génome de la cellule  
donatrice = **exogénote**

Transfert matériel  
génétique



cellule réceptrice

génome de la cellule  
réceptrice = **endogénote**

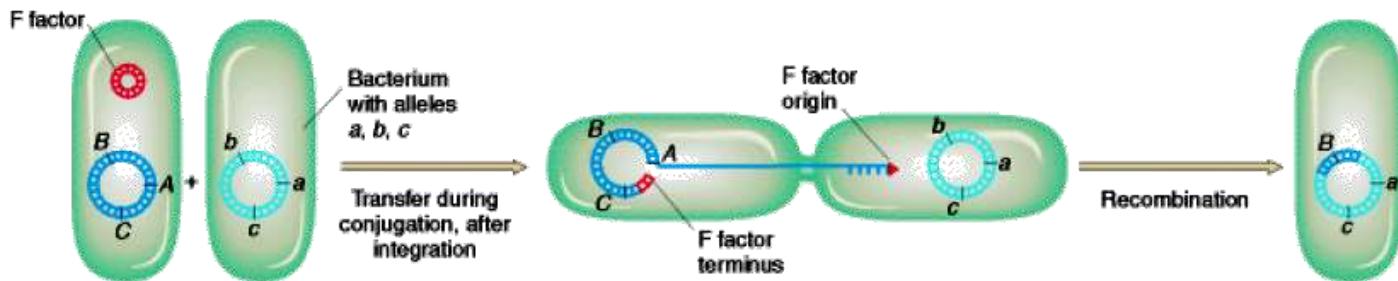
Il existe : **3 grands mécanismes**

d'échanges d'ADN entre bactéries donatrices et bactéries réceptrices

# Les différents transferts horizontaux de gènes

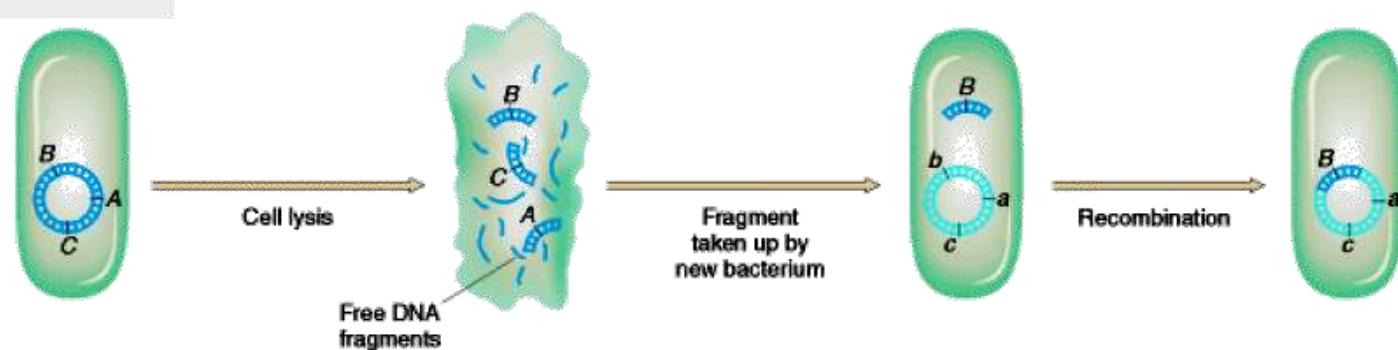
## Conjugaison:

Bactérie + bactérie



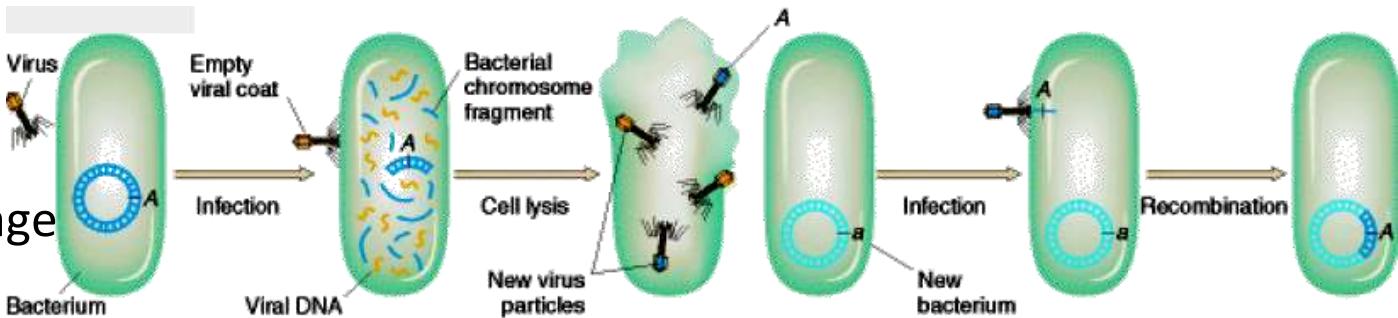
## Transformation:

Bactérie + ADN libre

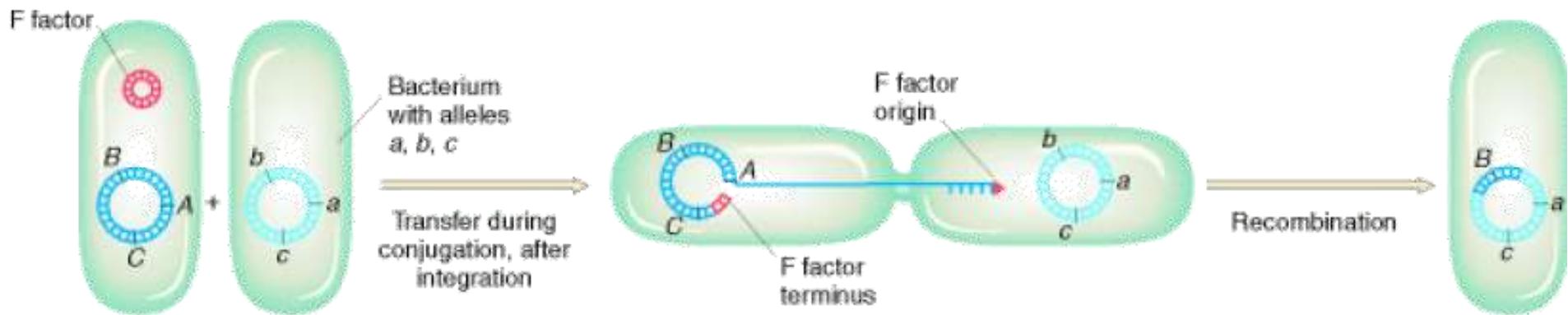


## Transduction:

Bactérie + bactériophage

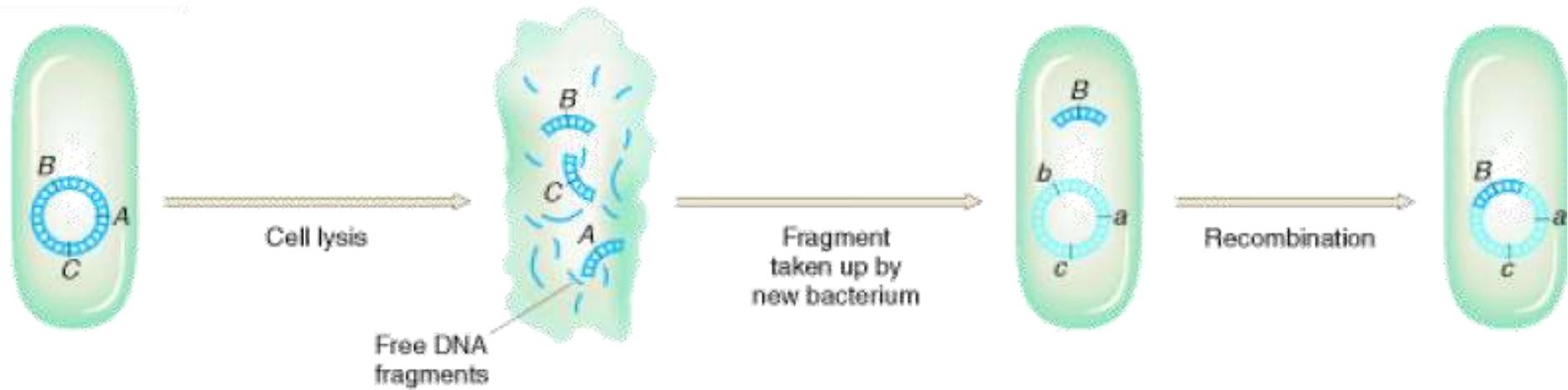


# La conjugaison



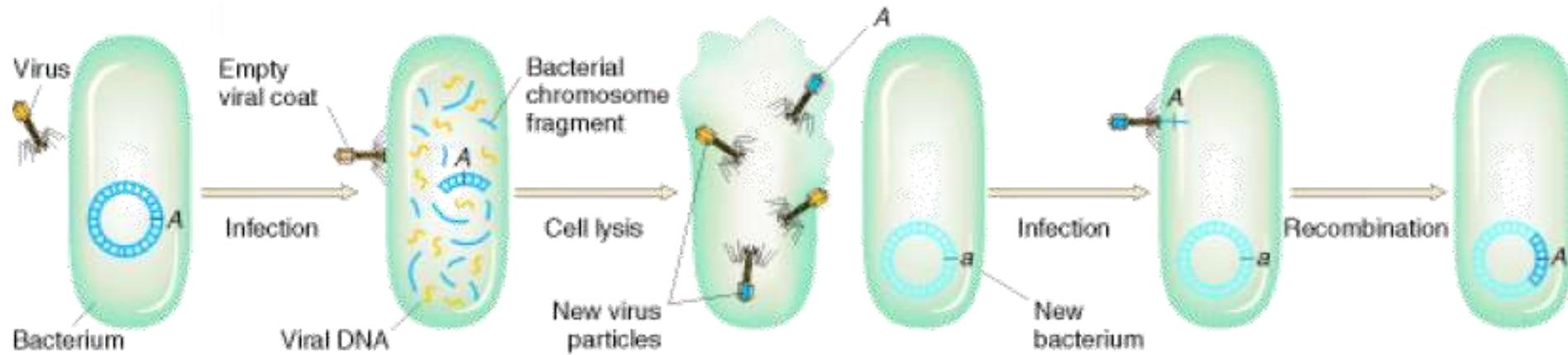
transfert génétique **unidirectionnel**  
d'un **fragment d'ADN chromosomique ou plasmidique**  
par **contact direct** entre **deux bactéries « sexuellement » différenciée** :  
une donatrice = **mâle** et une réceptrice = **femelle**

# La transformation



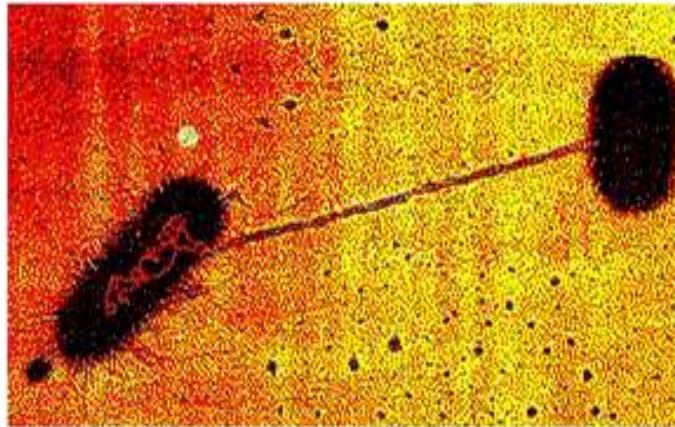
transfert génétique au cours duquel **un fragment d'ADN bicaténaire, libre, nu, en solution**  
**est capté par une bactérie réceptrice**  
avant d'être éventuellement **intégré au chromosome**

# La transduction



transfert génétique d'un **fragment d'ADN chromosomique ou extrachromosomique d'une bactérie à une autre** effectué par des **bactériophages** dits **transducteurs**

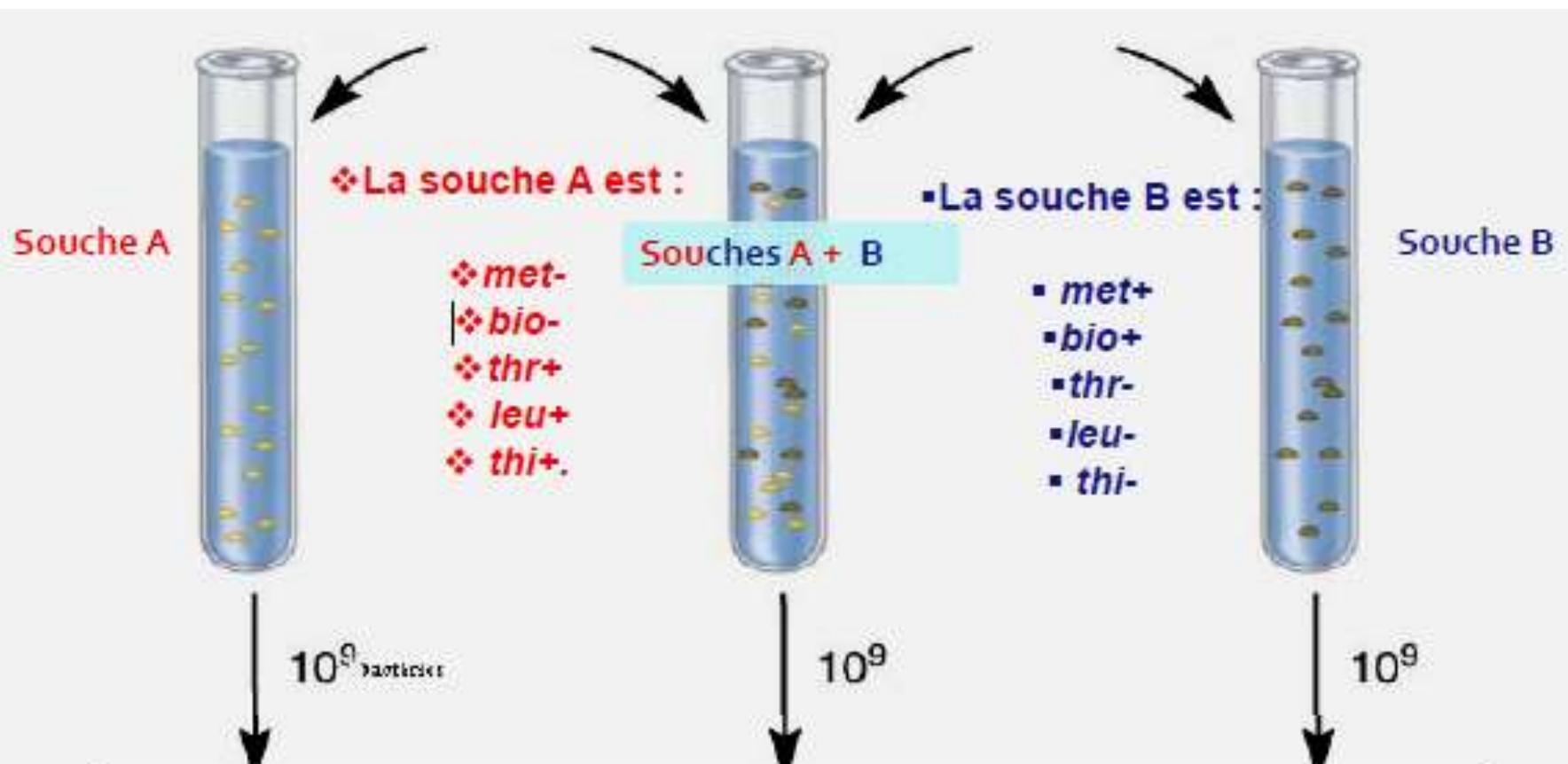
# 1. LA CONJUGAISON



transfert génétique **unidirectionnel** d'un fragment d'ADN **chromosomique ou plasmidique** par **contact direct** entre deux bactéries « **sexuellement** » différenciée :  
une donatrice = **mâle** et une réceptrice = **femelle**

## 1.1. Mise en évidence et caractéristiques de la conjugaison

- **La conjugaison implique un transfert de gènes et un phénomène de recombinaison**
- **La conjugaison exige un contact physique direct entre les souches**
- **La conjugaison implique une différence sexuelle entre les souches**



*Joshua Lederberg et Edward Tatum (1946)*



Pas de colonies

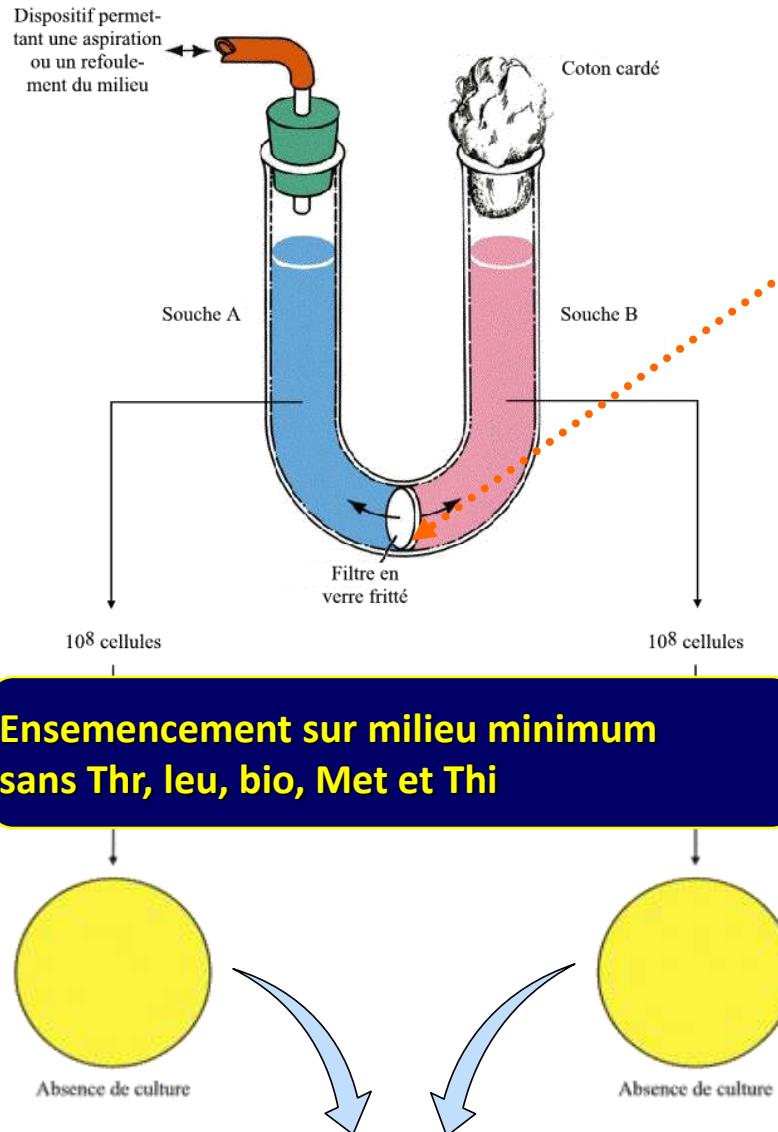


Colonies bactériennes



Pas de colonies

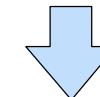
# Bernard Davis ➔ a utilisé : l'expérience du tube en U



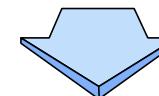
un tube en U séparé à la base par une **membrane en verre poreuse** (0.2µm)



empêche un contact direct entre les souches  
laisse passer l'ADN libre, les phages ou les  
substances solubles (ADN)



Les souches A et B sont placées chacune dans une branche du tube, puis le milieu est aspiré et refoulé plusieurs fois

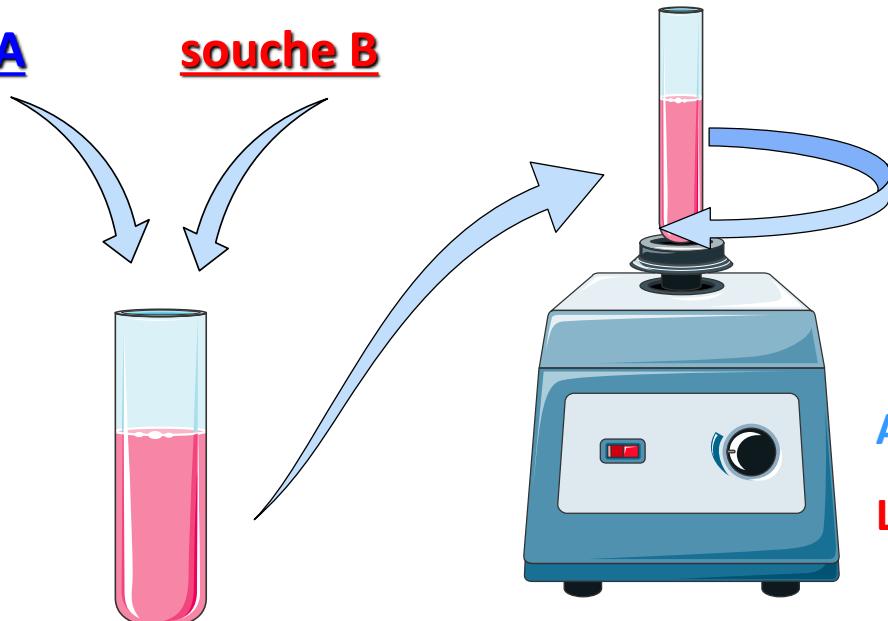


Il y a donc nécessité d'un contact direct entre les souches A et B pour qu'il y est transfert du matériel génétique

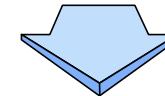
Aucune bactérie prototrophe

souche A

souche B

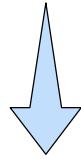


agitation vigoureusement

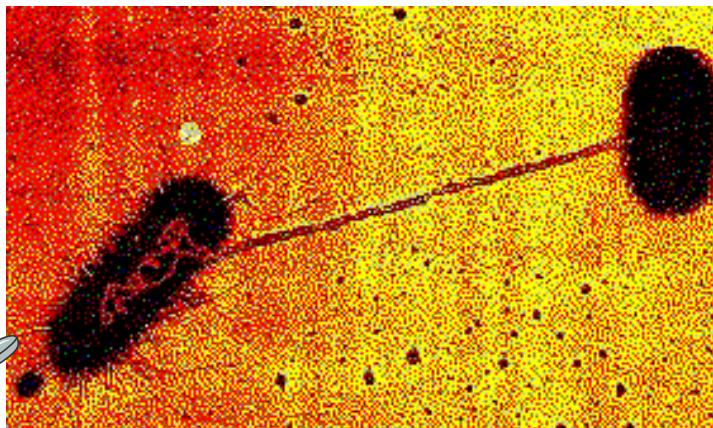
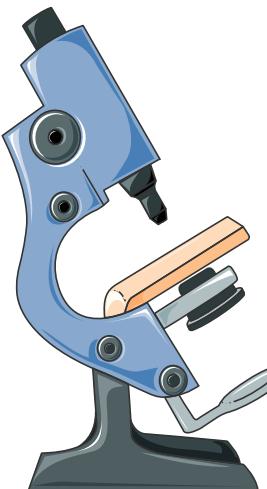


Aucune bactérie prototrophe

**L'agitation rompt le contact**



Au **microscope électronique**, on observe le phénomène :



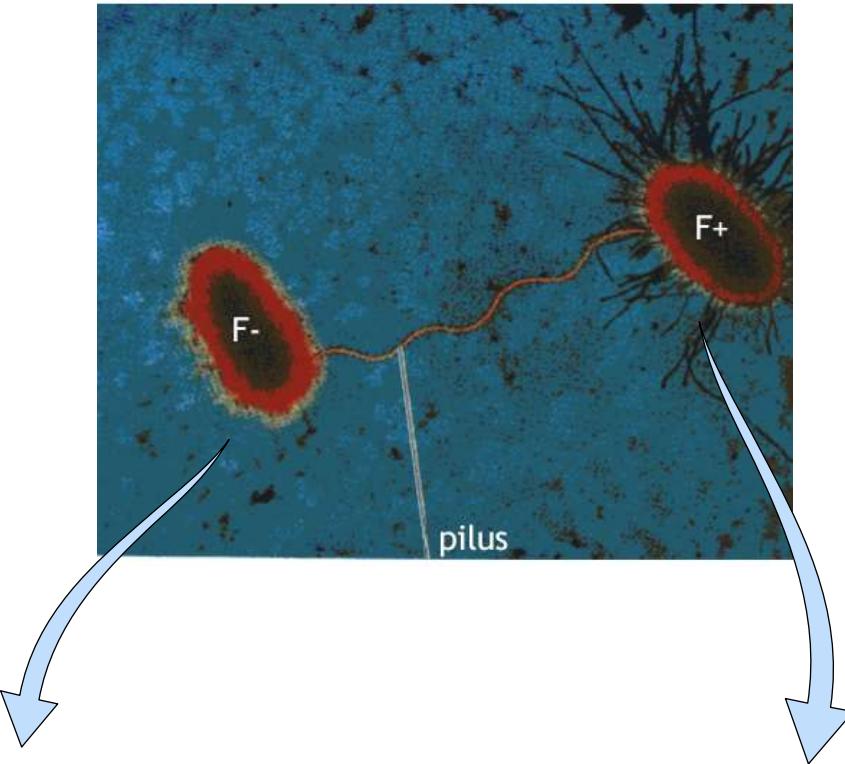
il y a **contact direct entre les deux bactéries**,

un **pont cytoplasmique**

est établit **entre les bactéries conjugantes**

grâce au **pili sexuel**

**réceptrice de gènes**  
= bactéries **femelle**



**donatrice de gènes**  
= bactéries **mâles**

**bactéries réceptrices de gènes**  
= **F-**  
car dépourvues de facteur F

**bactéries donatrices de gènes**  
= **F+**  
possèdent un **facteur de fertilité**  
ou **facteur F**

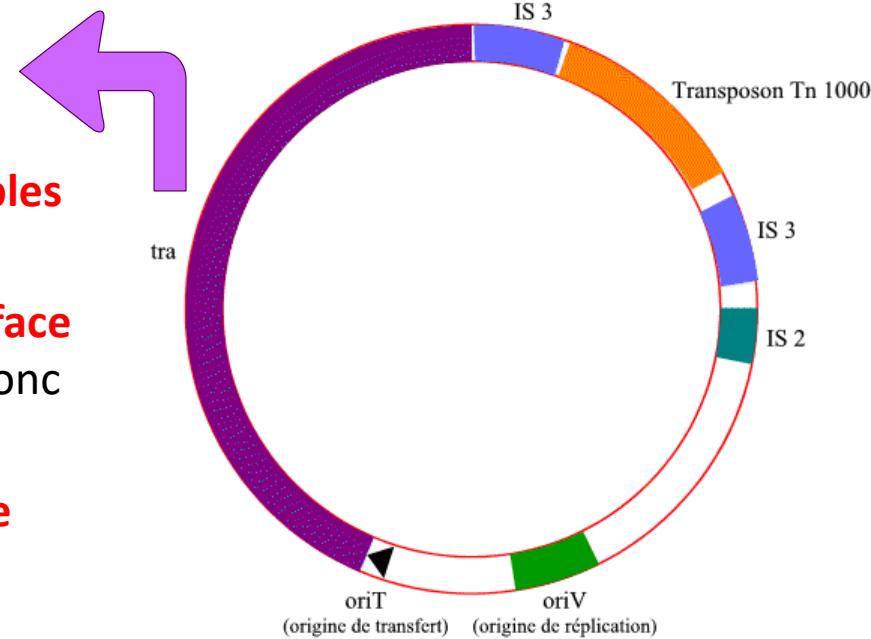
## 1.2. Le facteur F

Le facteur F = gros **plasmide conjugal** (94 500 pb) qui contrôle :

- sa propre réplication,
- son nombre de copies,
- la répartition des copies dans les cellules filles
- son transfert

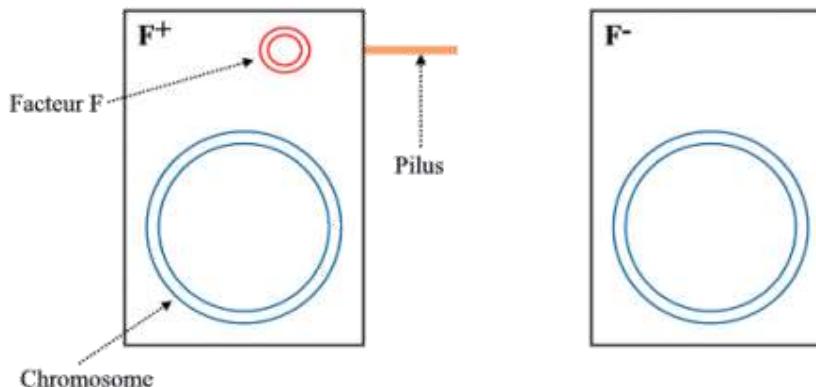
Les nombreux gènes gouvernant le transfert sont situés dans l'**opéron tra** :

- **13 gènes** codent la **synthèse de pili sexuels** = **câbles d'amarrage** (2-3 pilis par F+)
- **2 gènes** codent des **protéines d'exclusion de surface** qui empêchent l'attachement des pili sexuels et donc l'appariement de deux bactéries F+.
- **5 gènes** permettent **la synthèse et le transfert de l'ADN.**
- **3 gènes** sont des **gènes régulateurs**



# 1.3. La conjugaison entre bactéries F+ et F-

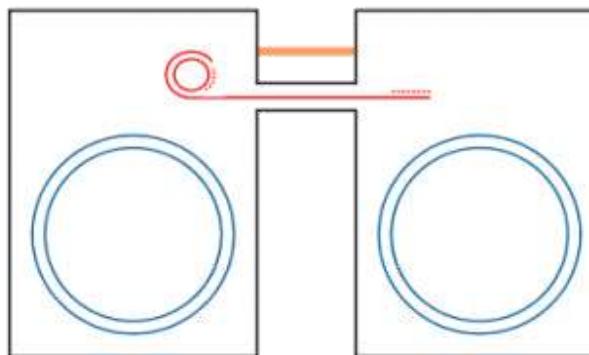
Union F+/F- grâce aux  
**pili sexuels**



**Facteur F libre  
dans cellule  
donatrice**

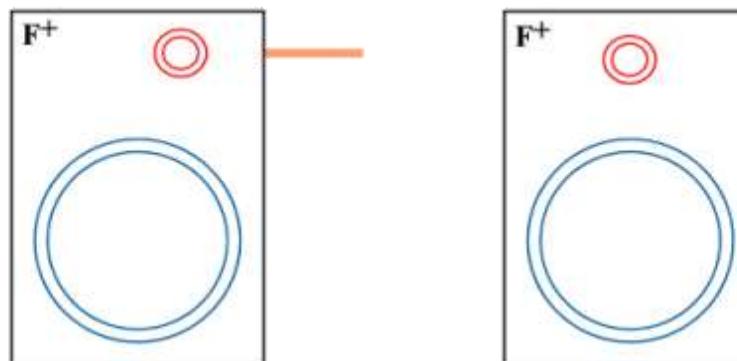
Création d'un **pont  
cytoplasmique**

Permettant le **transfert  
de l'ADN**



**Transfert de l'ADN à  
partir de l'origine de  
transfert (ori T) et  
selon le modèle du  
 cercle roulant**

**Le facteur F  
persiste dans la  
bactérie donatrice  
qui reste F+**



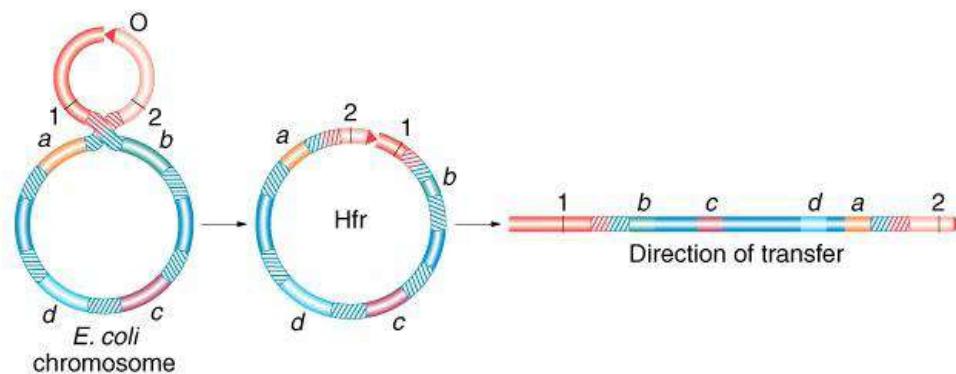
**La bactérie  
réceptrice à acquis  
une copie du  
facteur F elle  
devient F+**

On isole très peu de recombinants  $10^{-6}$

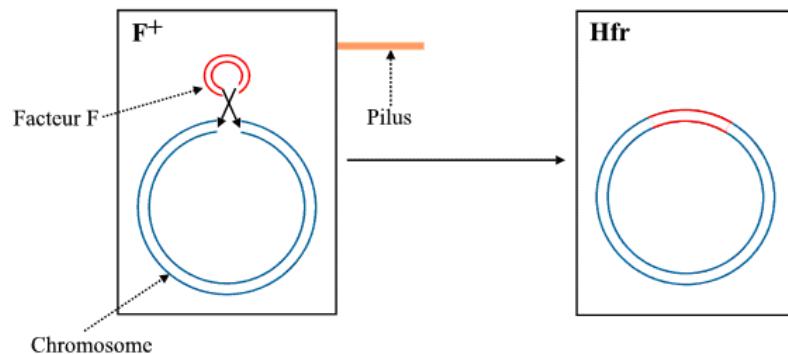
## 1.4. Les souches Hfr et la conjugaison entre bactéries Hfr et bactéries F-

### 1.4.1. Les souches Hfr et transfert d'ADN chromosomique

### 1.4.2. La chronologie du transfert des gènes chromosomiques : conjugaison interrompue



# Formation d'une bactérie Hfr

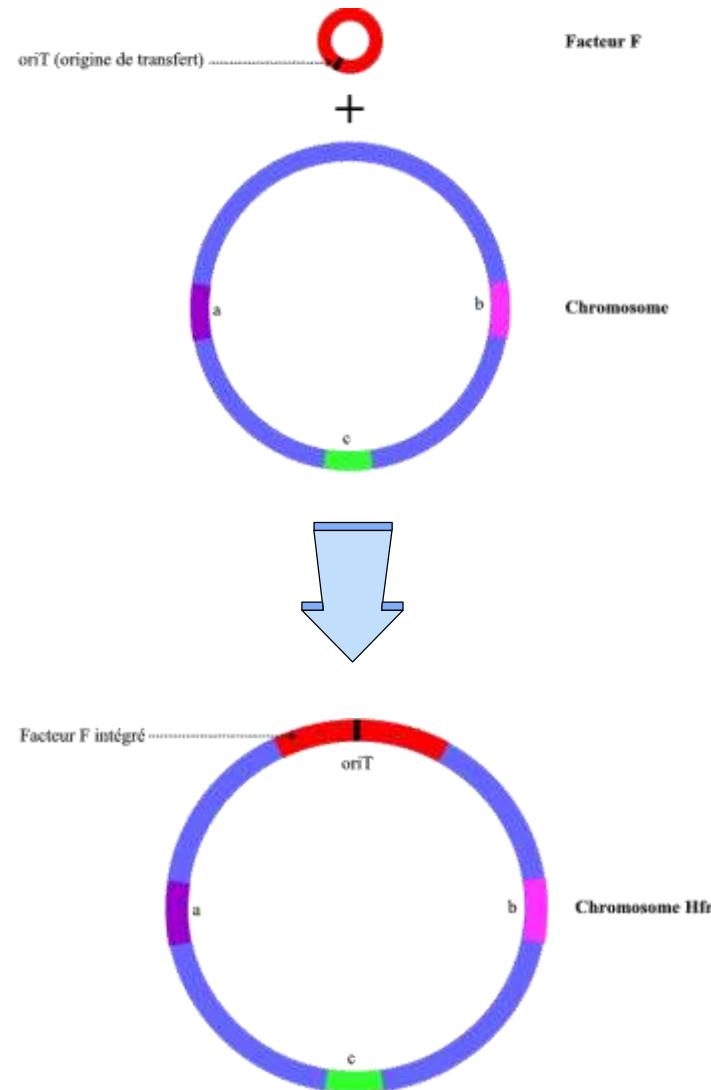


Les bactéries Hfr dérivent de bactéries F+, le **facteur F n'est plus autonome**, il est **intégré au chromosome bactérien**, on parle d'**épisome**.

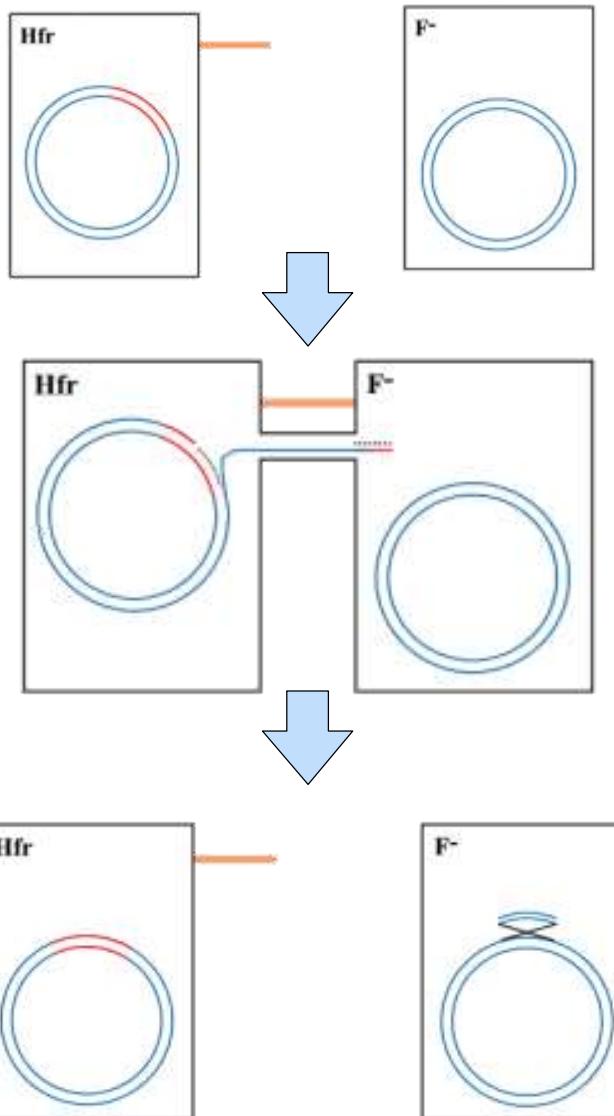
**Hfr** pour **Haute fréquence de recombinaison**  
car elles sont capables de **transférer des marqueurs chromosomiques avec une fréquence 1000 fois plus importante**.

Le facteur F et le chromosome de *Escherichia coli* contiennent des **transposons** et des **séquences d'insertion** capables de **recombinaison**.

L'intégration du facteur F dans le chromosome peut se faire à **différents endroits** et **dans différentes orientations**.



# La conjugaison entre bactérie Hfr et bactérie F-



Transfert linéaire d'un des brins d'ADN en partant de l'origine de transfert

sans interruption **durée transfert 120 minutes**

Très rare, interruptions fréquentes

On obtient 1000 fois plus de recombinants mais peu de bactérie F- deviennent mâle

RéPLICATION de l'ADN monocaténaire transféré selon le modèle du « cercle roulant »

Incorporation des gènes par « crossing over » (recombinaison homologue entre deux molécules d'ADN) dans le chromosomes de la bactéries réceptrice

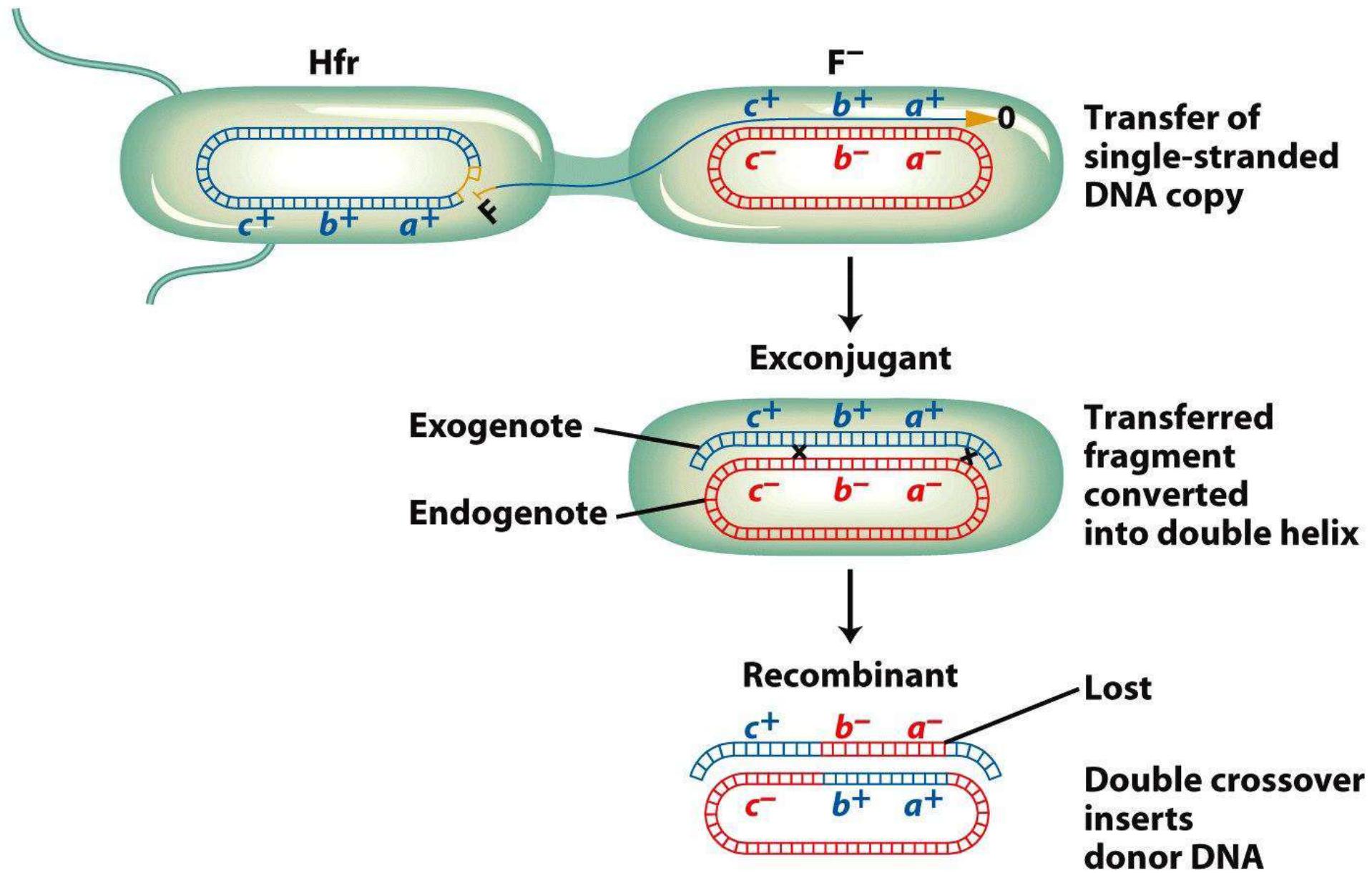
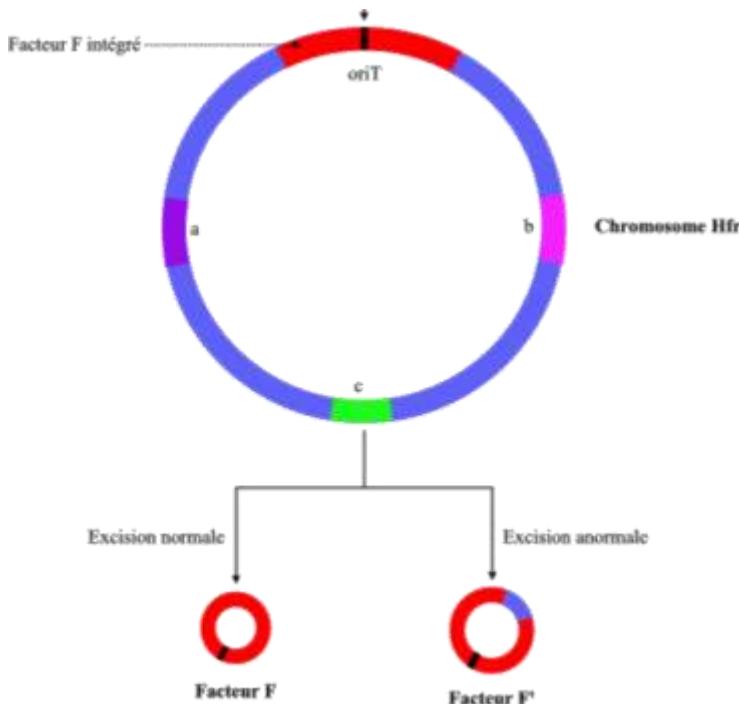


Figure 5-11  
*Introduction to Genetic Analysis, Ninth Edition*  
 © 2008 W.H. Freeman and Company

## 1.5. La sexduction et le facteur F'



### Excision normale ou anormale du facteur F

Intégration facteur F dans chromosome = **événement réversible**, le **facteur F peut retrouver son indépendance**.

2 possibilités lors de l'excision :

- excision correcte
- **excision incorrecte => le facteur F emporte avec lui une fraction du chromosome**

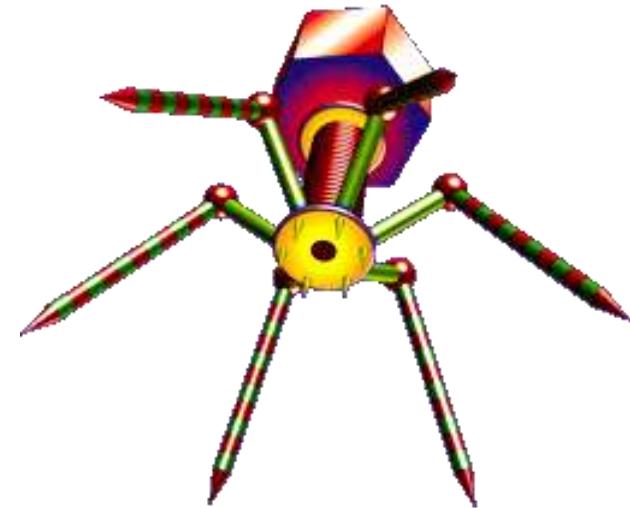
Le facteur F possède alors toute **l'information génétique nécessaire à la conjugaison** et en plus, il porte **un ou quelques marqueurs chromosomiques**.

Un facteur F ainsi modifié est appelé **facteur sexuel de substitution : F'**.

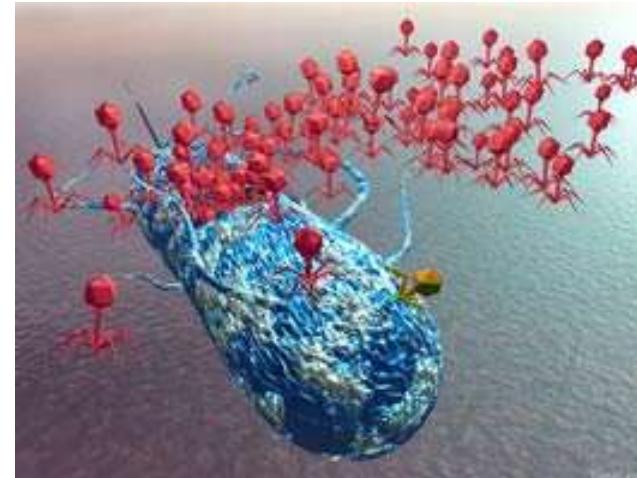
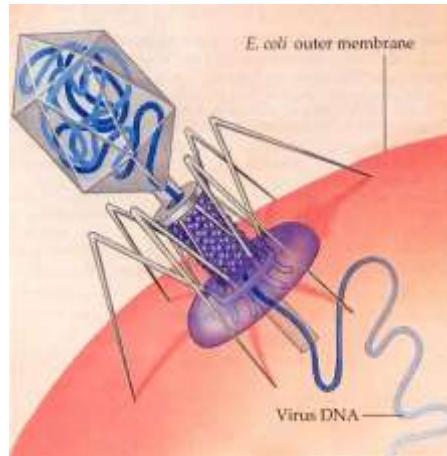
Lors d'une conjugaison **F' x F-** le facteur **F'** est **transmis à haute fréquence** à la bactérie réceptrice qui acquiert avec le plasmide un ou quelques gènes chromosomiques. On parle de **sexduction**.



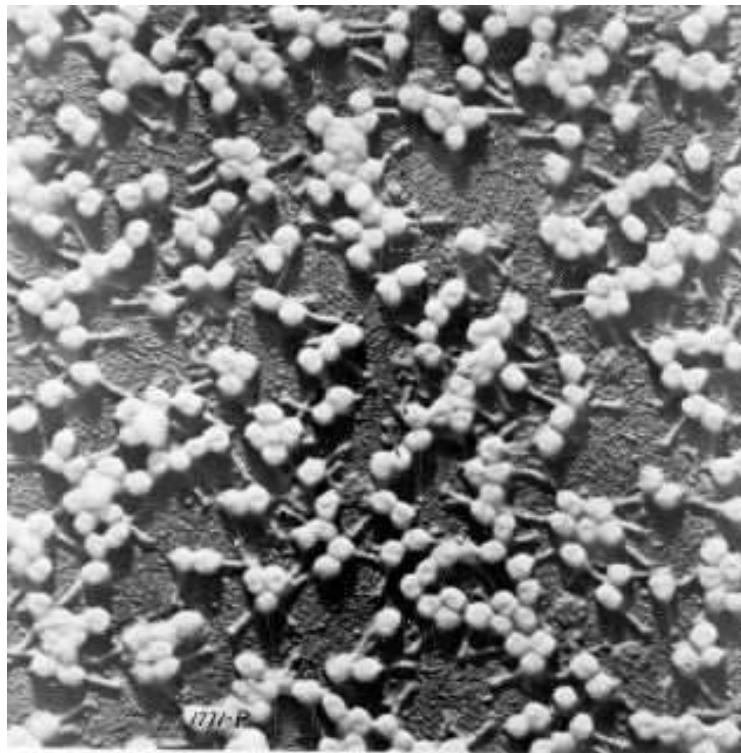
## 2. LA TRANSDUCTION



transfert génétique d'un **fragment d'ADN chromosomique ou extra-chromosomique d'une bactérie à une autre** effectué par des **bactériophages** dits **transducteurs**



Les bactériophages sont des **virus de bactéries**, qui existent sous la forme **virulente** ou **tempérée**.

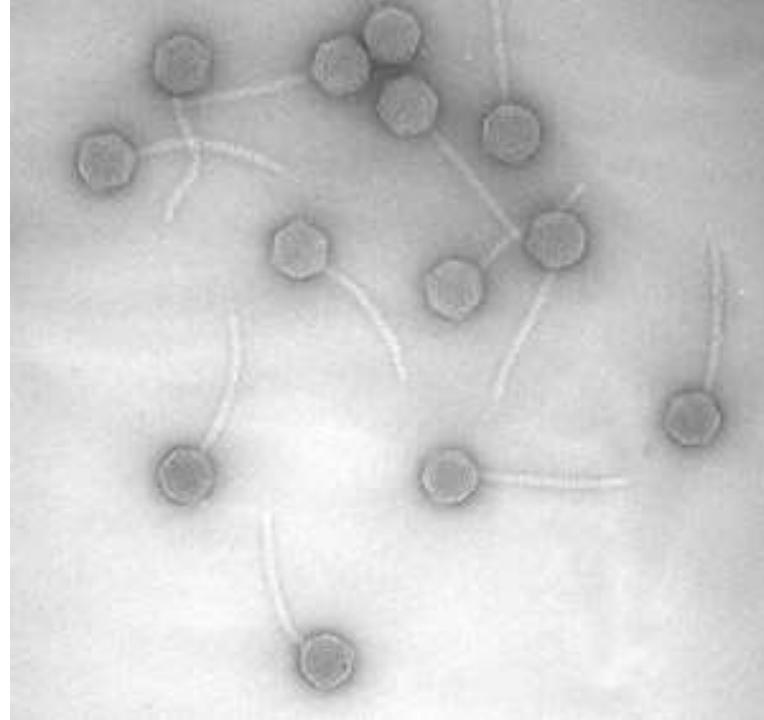


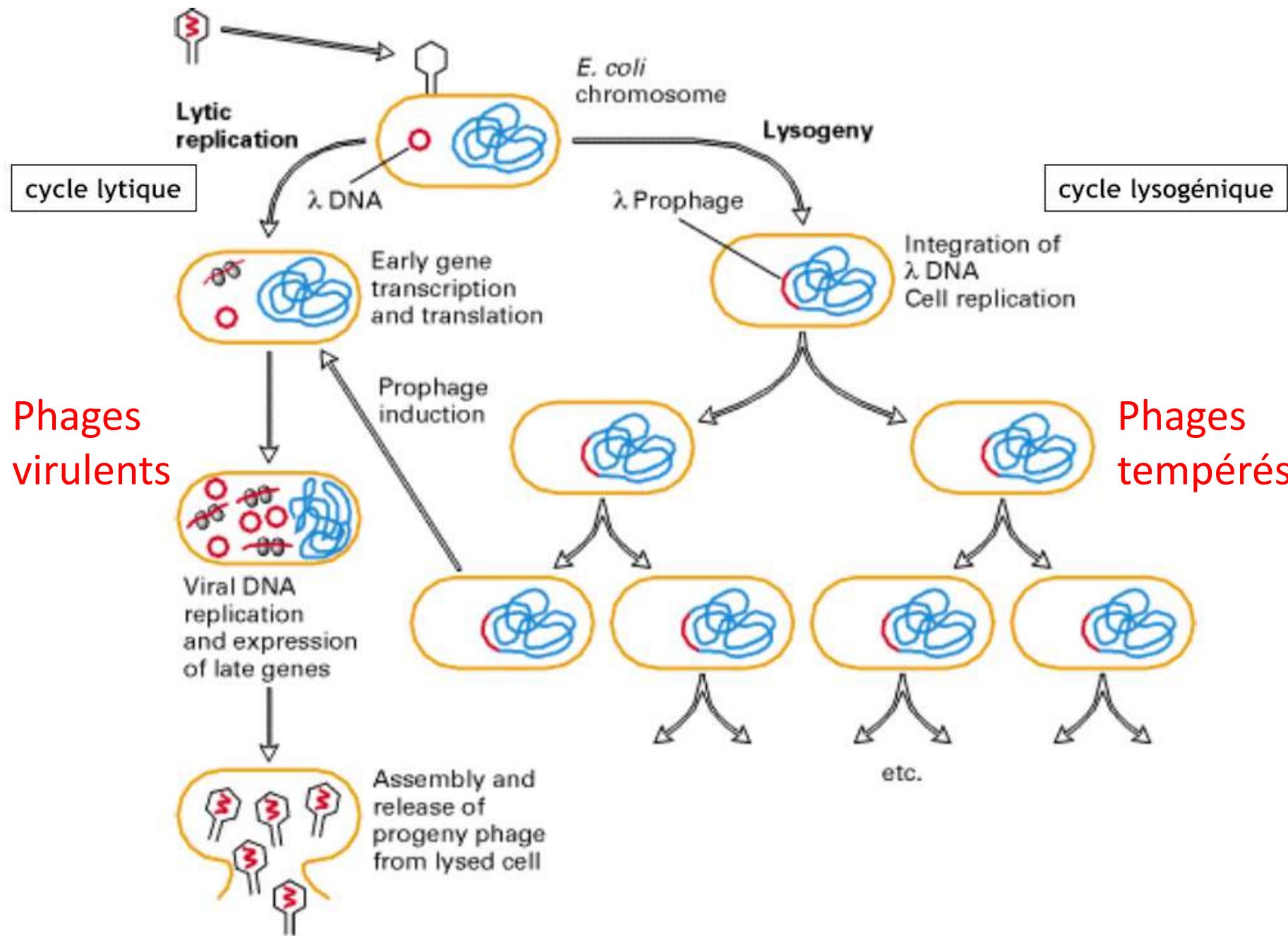
Group of sperm-like elementary particles of Colon  
Bacillus Bacteriophage, type T-4

**bactériophage virulent** (lyse) ex:  $T_4$ ,  $T_2$ , etc...

**bactériophage tempéré** (lysogénie) ex:  $\lambda$ , Mu,  $P_1$ , etc...

Phage dont l'infection ne conduit pas forcément à une lyse





## **2.1. Mise en évidence de la transduction**

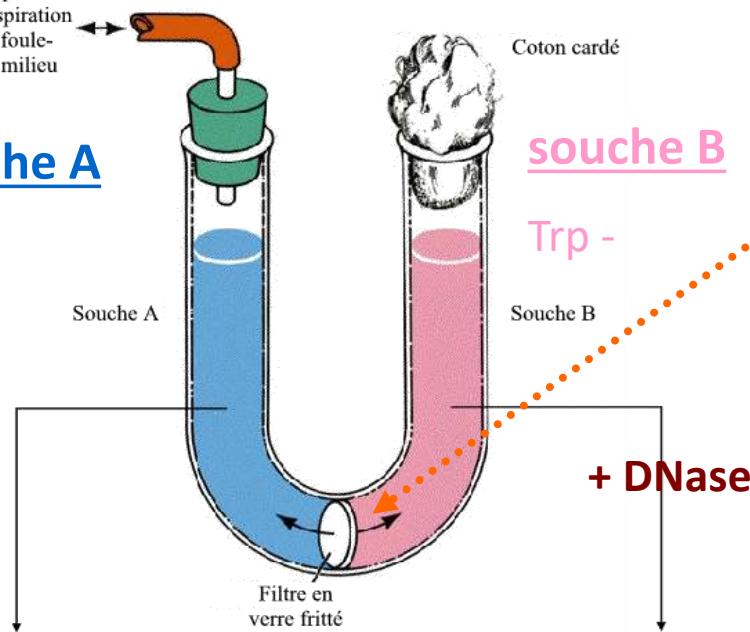
# 1951 : Lederberg et Zinder $\Rightarrow$ a utilisé : l'expérience du tube en U

## Avec des souches de *Salmonella typhimurium*

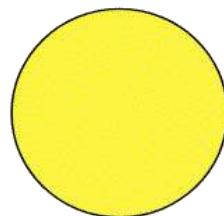
Dispositif permettant une aspiration ou un refoulement du milieu

souche A

his -



Ensemencement sur milieu minimum sans Trp et His



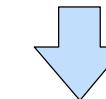
Absence de culture

bactéries prototrophe + fréquence  $10^{-5}$

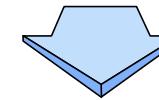
un tube en U séparé à la base par une **membrane en verre poreuse** (0.2 $\mu$ m)



empêche un contact direct entre les souches, laisse passer les phages et l'ADN libre qui est détruit par DNase



Les souches A et B sont placées chacune dans une branche du tube, puis le milieu est aspiré et refoulé plusieurs fois



Ce n'est pas une mutation, ni de la conjugaison, ni de la transformation car DNase n'empêche pas le phénomène  $\Rightarrow$  il s'agit d'un bactériophage ici le P22

## **2.2. Caractéristiques de la transduction**

### **2.2.1. La transduction généralisée**

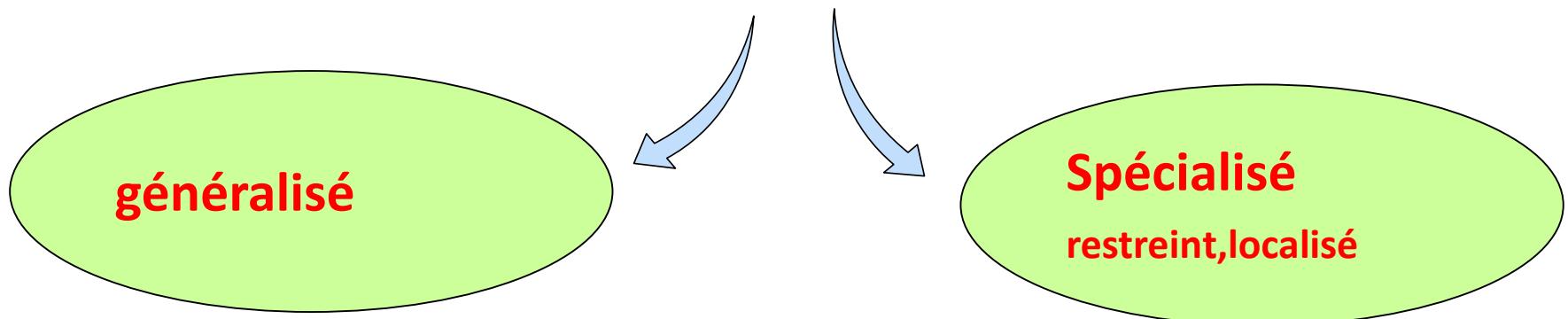
### **2.2.2. La transduction spécialisée ou restreinte**

## La transduction résulte d'une **erreur d'encapsidation** :

Lors de l'assemblage des virions **un fragment de génome bactérien est encapsidé à la place de l'ADN viral**.

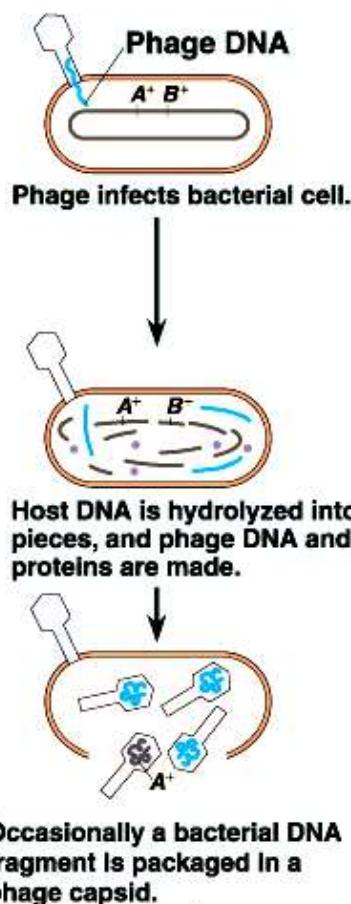
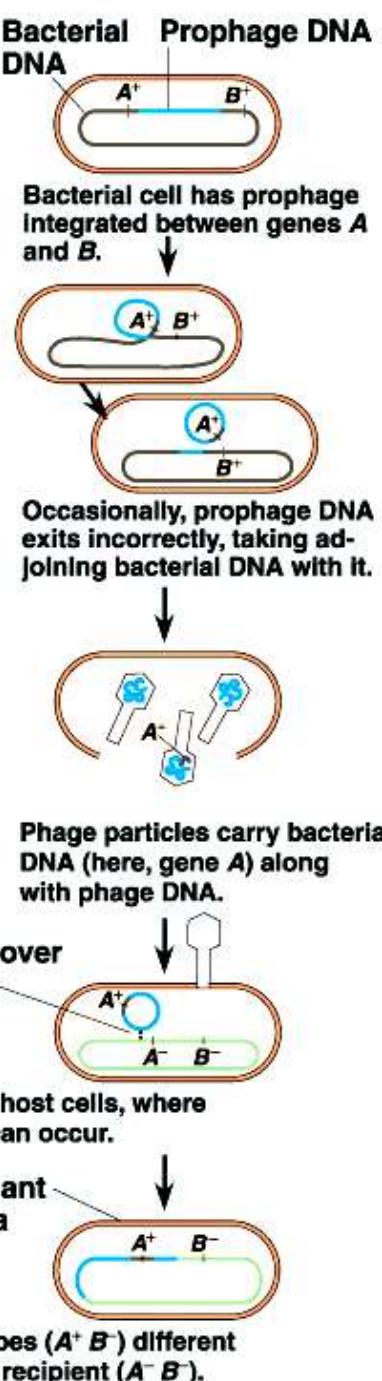
Le phage devient **transducteur**, il est libéré lors de la lyse de la bactérie et pourra injecté de l'ADN bactérien dans une autre bactérie.

Selon les bactériophages, la transduction est un phénomène :



n'importe quel gène bactérien est susceptible d'être transféré à une bactérie réceptrice

le transfert ne concerne que quelques gènes bactériens dont la nature est variable selon le bactériophage

**(a) Generalized transduction****(b) Specialized transduction**

A l'aide du document ci-contre et de vos connaissances sur les phages répondre aux questions suivantes

*-A quel type de phage correspond la transduction généralisée ? justifier ?*

un **phage virulent**,  
car il réplique son génome dans la bactérie et provoque la lyse en fin de cycle, libérant les nouveaux virions = **cycle lytique**

*-A quel type de phage correspond la transduction spécialisée ? justifier ?*

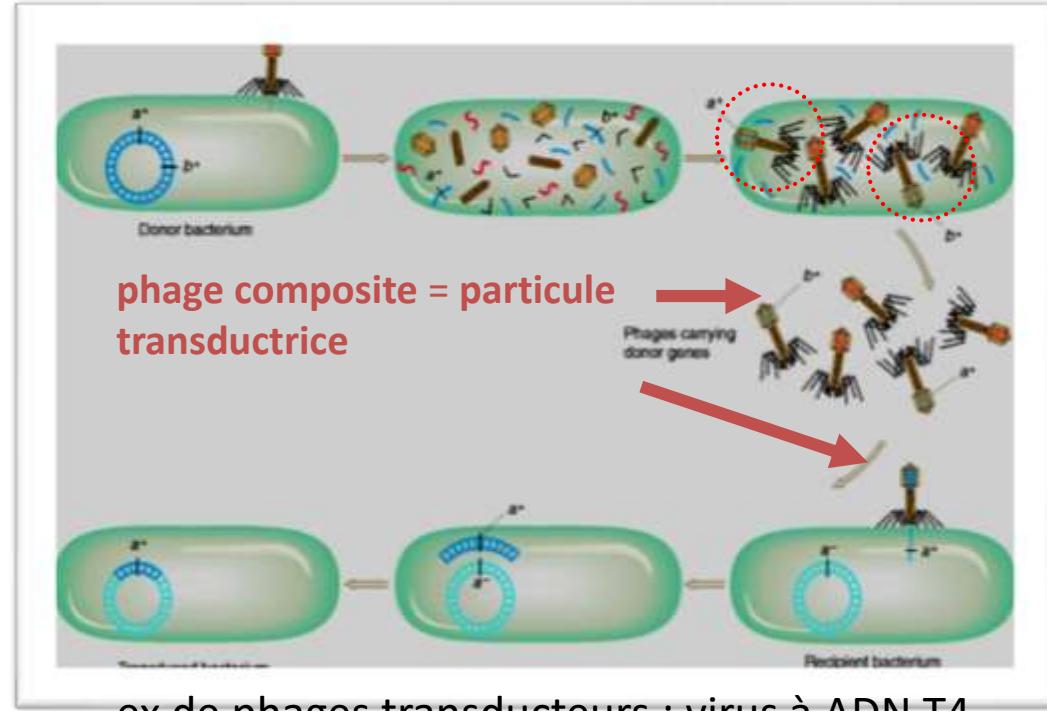
Un **phage tempéré**,  
car il intègre son génome dans le génome de la bactérie sous forme de prophage cette dernière devient lysogène = **cycle lysogénique** l'ADN viral est répliqué en même temps que le chromosome bactérien.

The recombinants have genotypes (A<sup>+</sup> B<sup>-</sup>) different from either the donor (A<sup>+</sup> B<sup>+</sup>) or recipient (A<sup>-</sup> B<sup>-</sup>).

## 2.2.1. La transduction généralisée

Elle est assurée par les **phages virulents**, qui au cours du cycle lytique encapsident par erreur et de façon aléatoire des fragments d'ADN de la bactérie.

taille fragment : 1 à 2% de l'ADN bactérien.



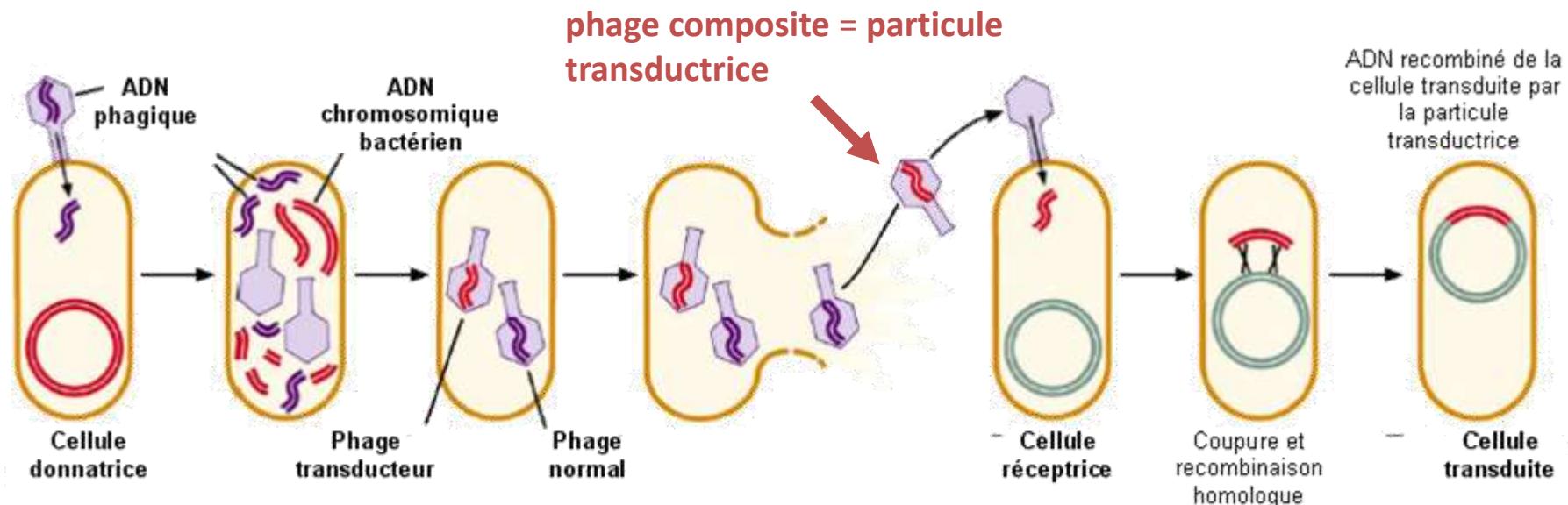
ex de phages transducteurs : virus à ADN T4 et P1 chez *E.coli* et virus à ADN P22 chez *Salmonella Typhimurium*

Il se forme alors un **phage composite** appelé **particule transductrice** qui peut infecter une nouvelle bactérie et lui transmettre un fragment de l'ADN de la bactérie précédemment lysée à une **fréquence faible (<1%)**

La transduction généralisée peut être **complète** ou **abortive** selon les cas.

## 2.2.1.1. La transduction généralisée complète

Elle implique une expression stable des marqueurs transférés.



L'ADN introduit peut s'intégrer dans une région homologue du chromosome par **recombinaison homologue** et donner une **cellule transduite au génotype modifié et stable** transmit à toutes sa descendance.

## 2.2.1.1. La transduction généralisée abortive

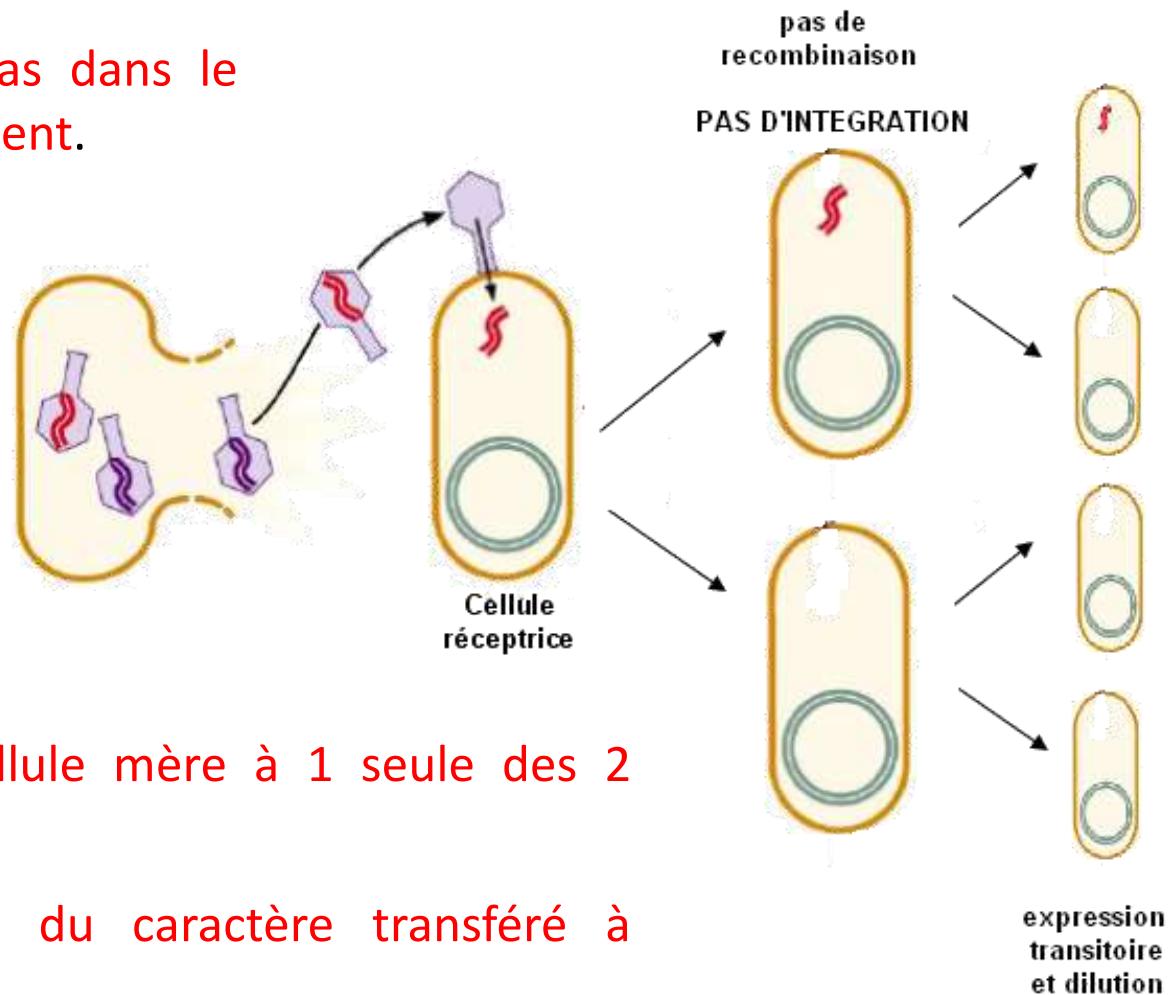
l'ADN injecté ne s'intègre pas dans le chromosome, ce qui est fréquent.

Les marqueurs transférés s'expriment transitoirement jusqu'à ce que l'ADN soit dilué au cours des divisions bactériennes successives.

Les gènes passent de la cellule mère à 1 seule des 2 cellules filles.

Il n'y a pas généralisation du caractère transféré à l'ensemble des descendants.

La transduction abortive se traduit par l'apparition de colonies de taille minime et de formes irrégulières sur milieu minimum.



## 2.2.1.1. Caractéristiques et applications de la transduction généralisée

- Les deux bactéries **donatrice** et **réceptrice** doivent appartenir à la **même espèce** en raison de la spécificité d'infection du phage.
- La quantité d'ADN bactérien encapsidé dépend principalement de la **taille de la capsidé** :
  - le phage P22 de *Salmonella Typhimurium* contient habituellement de l'ordre de 1 % du génome bactérien,
  - le phage P1 de *E.coli* contient de 2 à 2.5 % du génome bactérien.
- Le plus souvent la transduction ne concerne qu'**un seul gène**
- Dans une population de phages capables d'effectuer une transduction généralisée, il n'y a que très peu de particules transductrices.

Ex : dans une population de phage P1 de *E.coli* seulement 0.1% des particules vont encapsider de l'ADN chromosomique, les autres particules sont virulents et vont déclencher le cycle lytique.

Ces points réunis font que la fréquence d'obtention de cellules transduites pour un caractère donné est très faible

La transduction généralisée reste toutefois très utilisée pour réaliser des **analyses génétiques**, puisque :

- **n'importe quel gène peut être transféré**
- la **fréquence de transfert est faible** :  $10^{-6}$
- elle a un **caractère partiel** : 1-2 % du génome bactérien

## 2.2.2. La transduction spécialisée ou restreinte

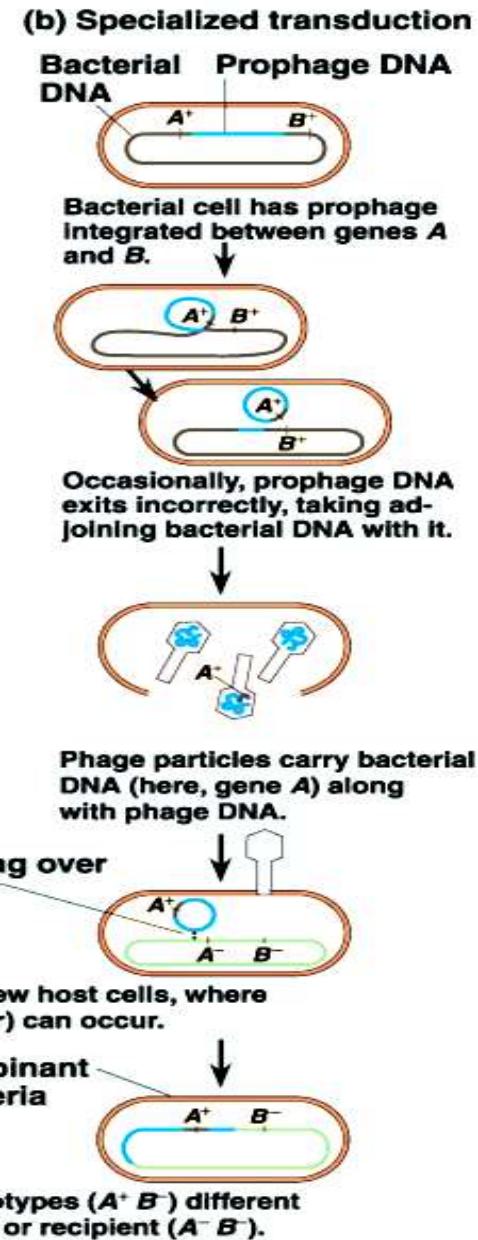
Elle est assurée par les phages tempérés qui s'insèrent toujours au même endroit sur le chromosome bactérien.

Et qui au cours du passage d'un cycle lysogénique à un cycle lytique, peuvent se détacher du chromosome bactérien :

-soit sous la forme originale et redonner un phage complet,

-soit sous une forme incomplète où une partie de l'ADN phagique reste attachée au chromosome bactérien et en contre partie quelques gènes bactériens sont encapsidés.

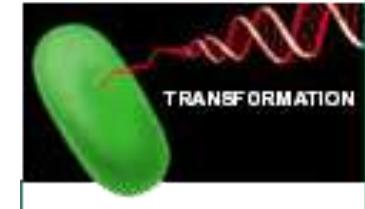
La transduction spécialisée se limite aux gènes qui délimitent l'ADN phagique inséré dans le chromosome bactérien et se sont toujours ces mêmes gènes qui sont transmis à de nouvelles bactéries transduites.



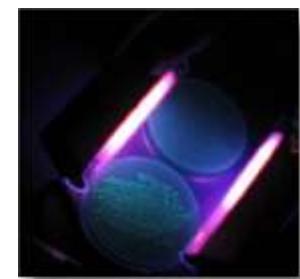
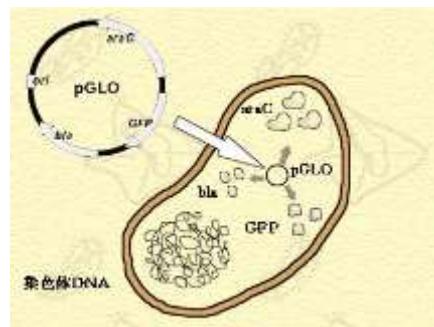
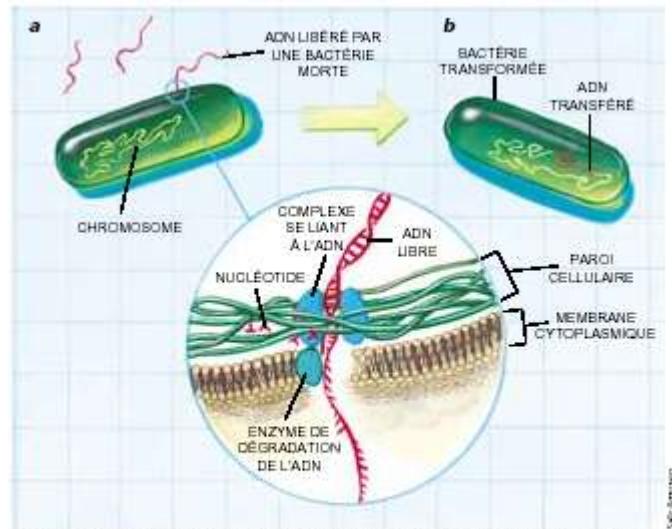
**Le cas le plus connu de la transduction localisée est provoqué par le phage lambda de *E.coli*.**

Il possède un site d'attachement correspondant à un site d'intégration situé entre les locus **gal** (nécessaire à l'utilisation du galactose) et le locus **bio** (assure la synthèse de la biotine).

### 3. LA TRANSFORMATION



transfert génétique au cours duquel **un fragment d'ADN bicaténaire, libre, nu et en solution** est **capté** par une **bactérie réceptrice compétente** avant d'être éventuellement **intégré au chromosome**



3. AU COURS D'UN MECANISME DE TRANSFORMATION (a), une bactérie récupère de l'ADN libre dans son environnement par une bactérie morte. Des complexes présents à la surface de la bactérie fixent l'ADN (cartouche inférieure), et des enzymes découpent un des deux brins en nucléotides ; simultanément, l'autre brin est intégré au chromosome de la bactérie et le brin complémentaire est synthétisé *in situ* (b). Bien que la transformation (illus. ici pour une bactérie à Gram positif) se produise aussi dans les bactéries à Gram négatif, ce mécanisme reste rare.

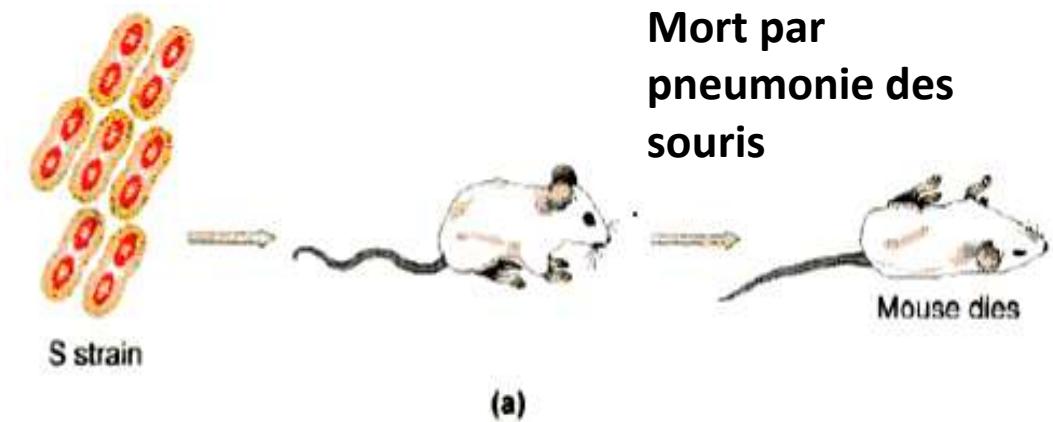
## **3.1. Mise en évidence de la transformation et « principe transformant »**

### **3.1.1. Mise en évidence de la transformation**

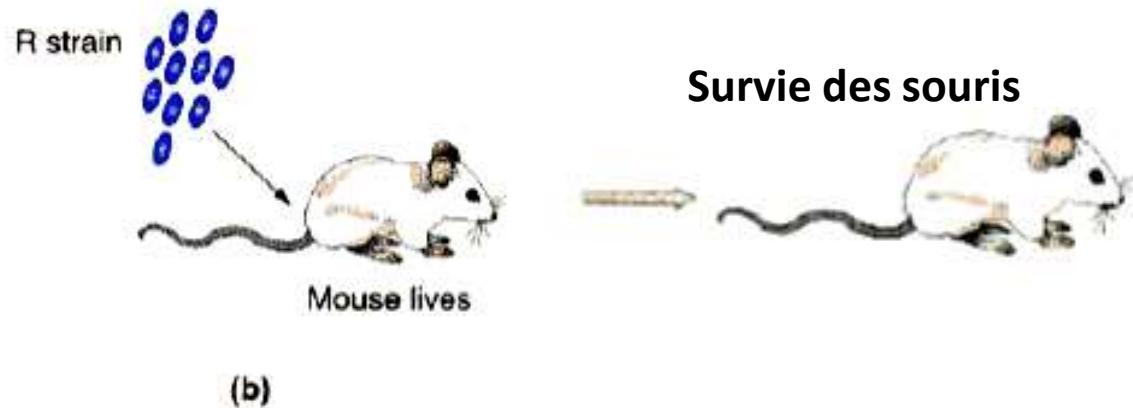
### **3.1.2. Nature du principe transformant**

# En 1928, Griffith ⇒ travaille sur le transfert de la virulence de la bactérie pathogène *Streptococcus pneumoniae*

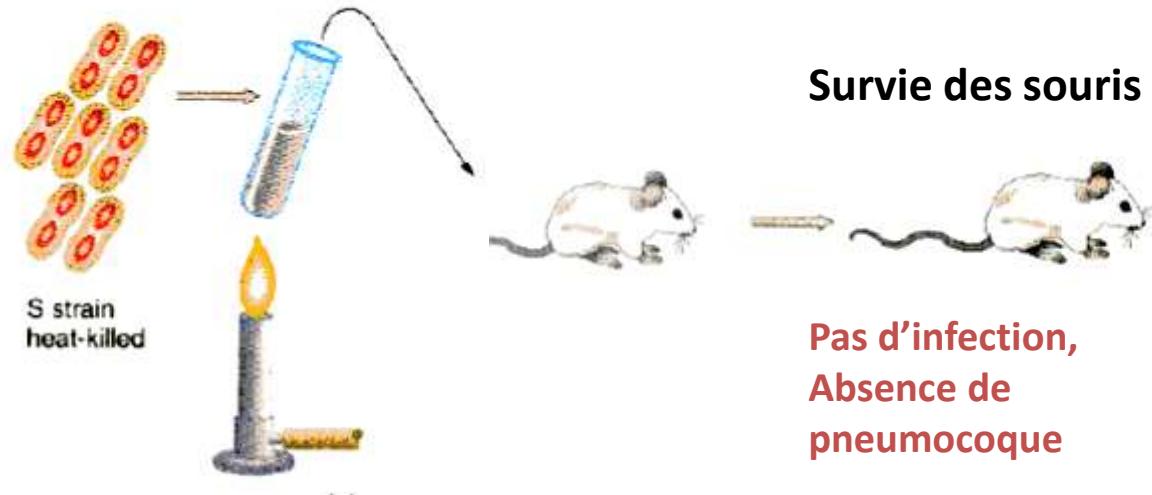
injection de pneumocoques de souche **S virulentes capsulée** et qui forment des colonies d'aspect lisses dites « **Smooth** »



injection de pneumocoques de souche **R non virulentes** dépourvues de capsule et qui forment des colonies d'aspect rugueuses dites « **Rough** »



Injection de pneumocoques de souche S tués par la chaleur



Injection de pneumocoques de souche S tués par la chaleur et de souche R vivantes non virulentes dépourvues de capsule



Griffith donna le nom de transformation à ce changement de bactéries non virulentes en bactéries virulentes pathogènes.

**Par la suite, Avery ⇒ identifia le constituant responsable de la transformation et l'appela « principe transformant »**

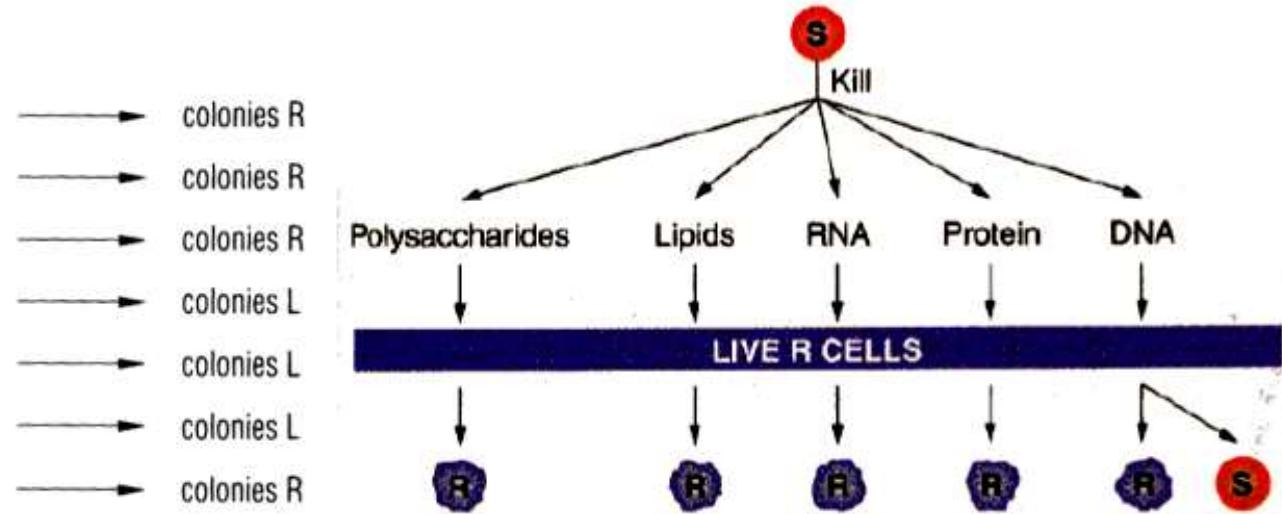
1. préparation d'extraits de pneumocoques virulents et destruction sélective de: l'ADN, l'ARN ou les protéines à l'aide d'enzymes appropriées.



2. mélange des pneumocoques R non virulents avec les extraits traités et observation

Par la suite, **Avery** ⇒ identifia le constituant responsable de la transformation et l'appela « principe transformant »

Cellules R + polysaccharides purifiés de cellules L	colonies R
Cellules R + protéines de cellules L	colonies R
Cellules R + ARN purifié de cellules L	colonies R
Cellules R + ADN purifié de cellules L	colonies L
Extrait de cellules L + protéase + cellules R	colonies L
Extrait de cellules L + RNase + cellules R	colonies L
Extrait de cellules L + DNase + cellules R	colonies R



Seul l'ADN est capable de changer les cellules R en cellules S

Cet effet est perdu lorsque l'extrait est préalablement traité à la désoxyribonucléase.

L'ADN est donc le porteur de l'information génétique requise pour la transformation ou conversion du caractère R en S.

Le « principe transformant » est constitué d'ADN

### **3.2. Conditions nécessaires à la transformation**

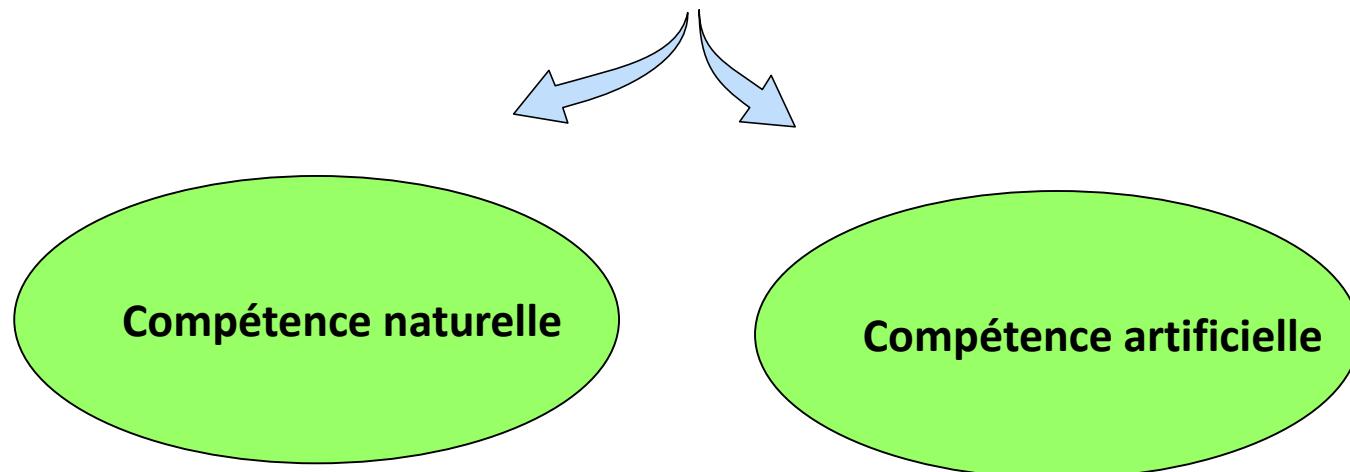
la transformation dépend :

- d'une part des bactéries et de leur aptitude à être réceptrices pour l'ADN : notion de compétence
- d'autre part de l'ADN transformant et de ses propriétés

### 3.2.1. développement de la compétence de la cellule réceptrice

L'ADN ne peut pénétrer que dans des cellules dites **compétentes**.

L'acquisition de la compétence se produit à une **fréquence faible** de l'ordre de  **$10^{-3}$**  soit **1 cellule sur 1000**.



### 3.2.1.1. La compétence naturelle

Bactéries naturellement compétentes

*Bacillus subtilis,*  
*streptococcus* spp,  
*Haemophilus influenzae,*  
*Neisseria* spp

Elles ont la capacité de capturer l'ADN libre présent dans l'environnement

⇒ Les conditions générales de la compétence sont les suivantes :

- une forte densité de cellules
- un passage d'un milieu relativement riche en milieu plus pauvre
- absence d'inhibiteurs de la croissance et de produits qui bloquent l'apport de source d'énergie

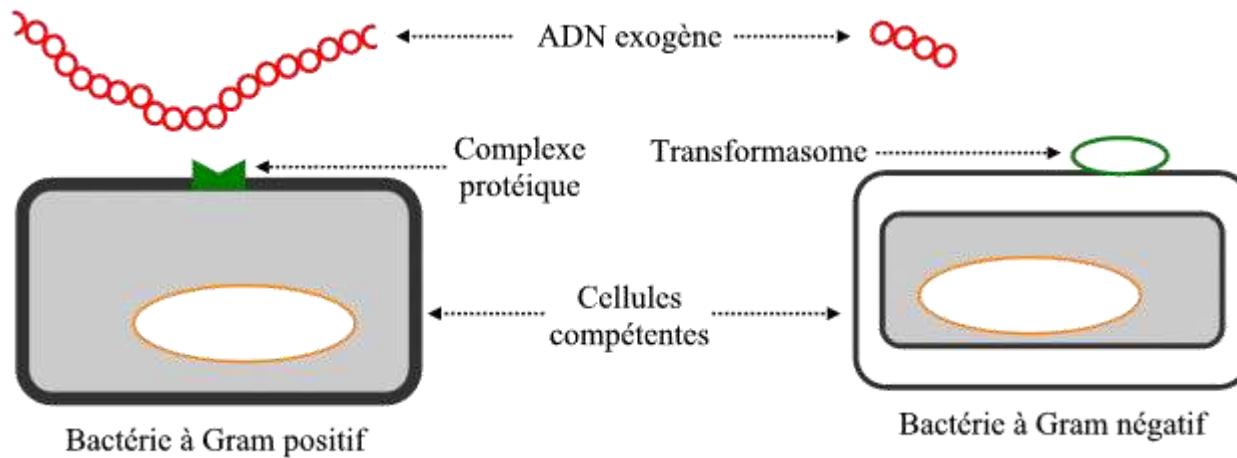
⇒ Chaque espèce se transforme selon des procédés particuliers :

ex: le pneumocoque exige de l'albumine et un pH de 7,6

⇒ La compétence phénomène transitoire et dépendant de facteurs de compétence ou de transformasomes :

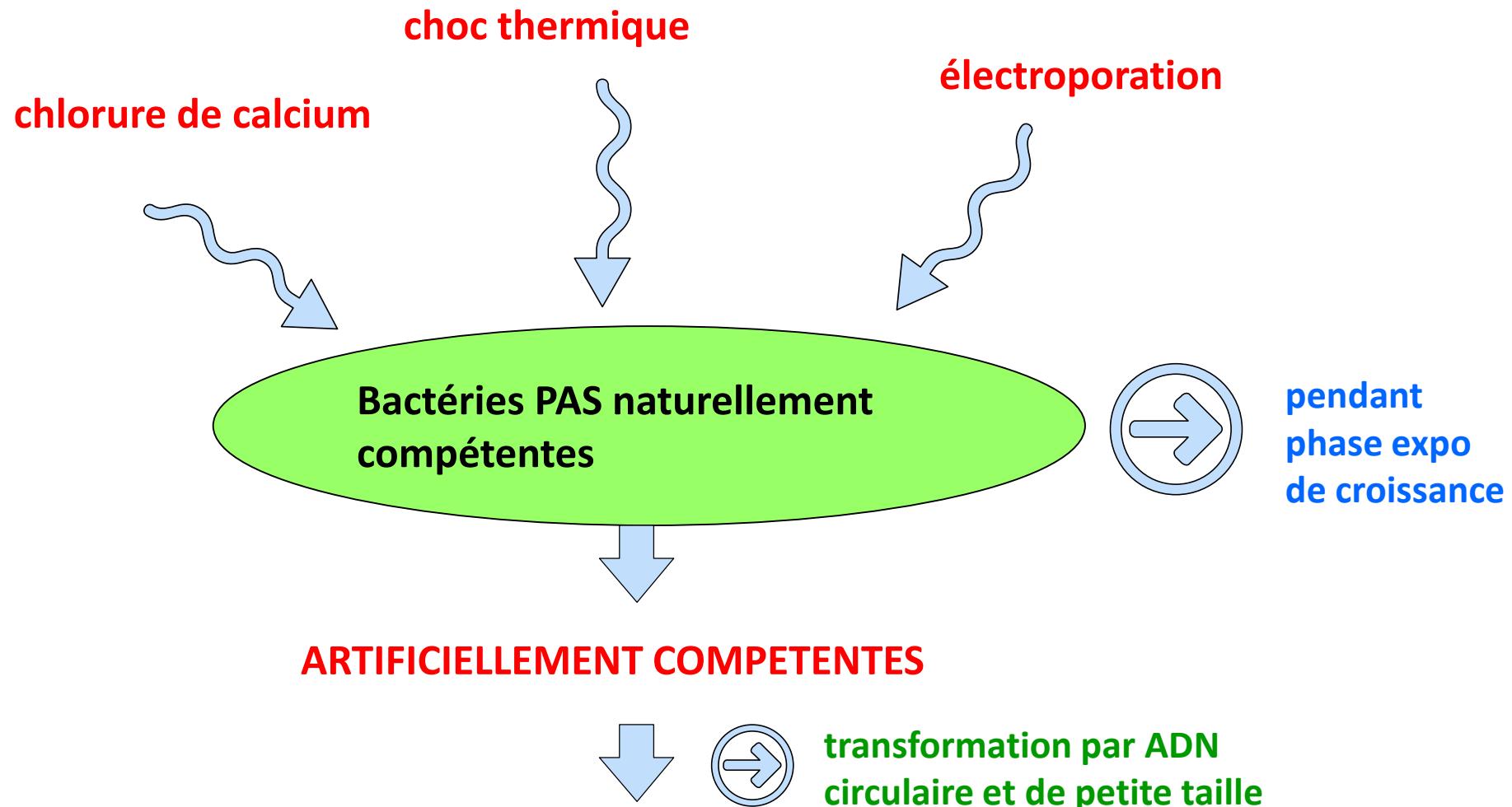
L'état de compétence :

- apparaît transitoirement durant **15 à 30 minutes** : **pic de compétence**



- chez les **Gram +**, dépend de la production d'une substance ou d'un **facteur de compétence** : polypeptide très instable qui stimule la production d'un **complexe protéique** nécessaire à la transformation à la surface de la cellule.
- chez les **Gram -**, est associés à la présence de petites **vésicules membranaires**, appelées **transformasomes**, qui font saillie à l'extérieur de la cellule.

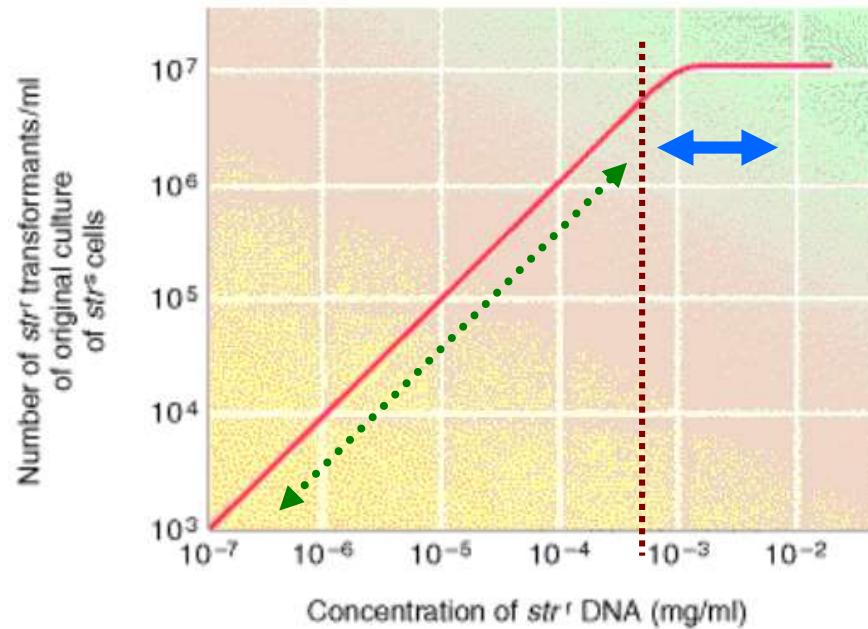
### 3.2.1.2. La compétence artificielle



**TRANSFORMATION ARTIFICIELLE = TRANSFECTION**

### 3.2.2. Les propriétés de l'ADN transformant

- Il doit être **bicaténaire** : double brin
- Sa **taille et sa concentration jouent un rôle important** (1/300ème du génome)

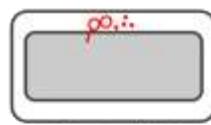
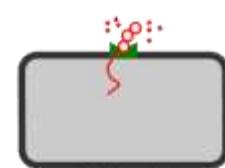
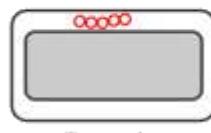
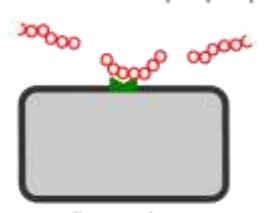
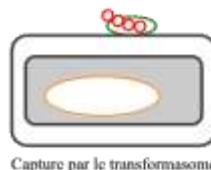
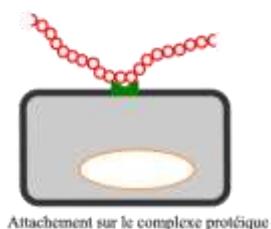
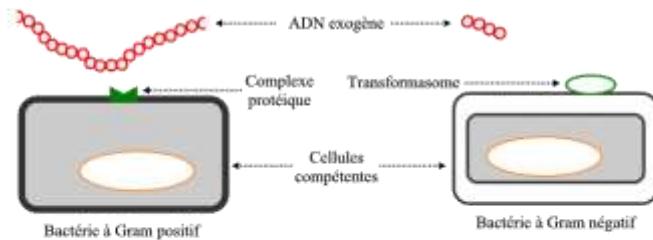


Le nombre de bactéries transformées augmente proportionnellement à la quantité d'ADN

jusqu'à une concentration de  $10^{-3}$  mg/mL, puis, au delà, on passe un seuil de saturation.

Les cellules n'incorporent donc qu'un nombre limité de particules transformantes.

### 3.3. Les étapes de la transformation

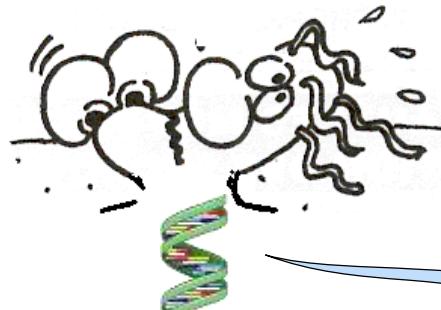
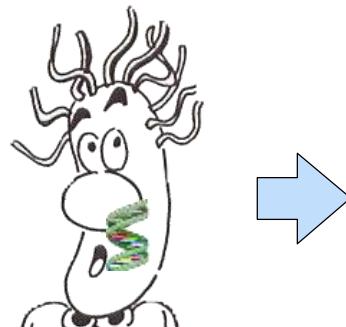


#### 3.3.1. L'Interaction et la fixation de l'ADN à la surface de la bactérie

#### 3.3.2. La pénétration de l'ADN dans la bactérie

#### 3.3.3. La phase d'éclipse et l'intégration par recombinaison

### 3.3.1. L'Interaction et la fixation de l'ADN à la surface de la bactérie

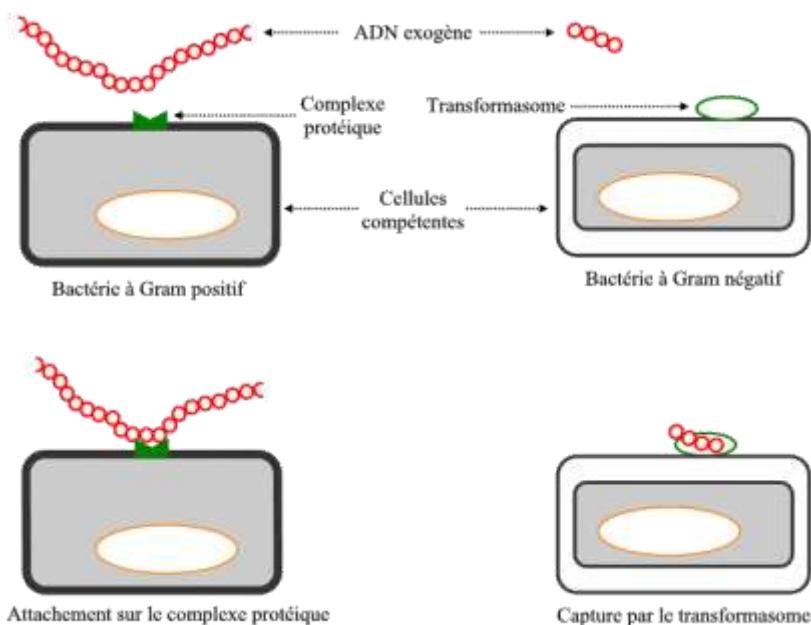


cellule donatrice

L'ADN double brin exogène est libéré dans le milieu après lyse de cellules bactériennes

Il se fixe généralement de façon aléatoire à la surface de la bactérie réceptrice.

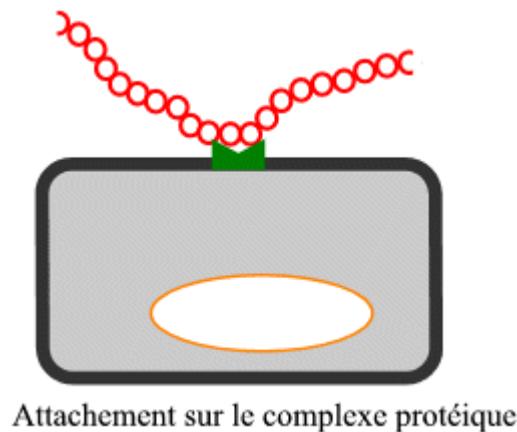
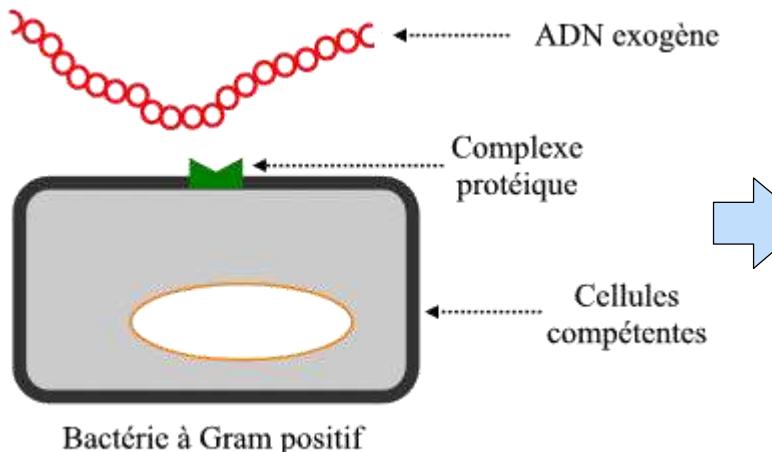
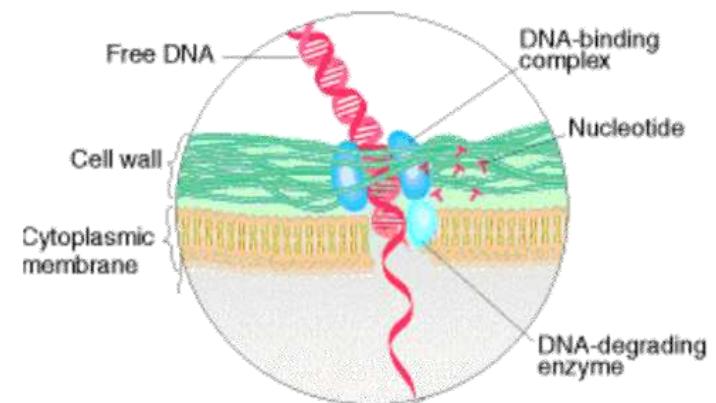
N'importe quelle fraction du génome peut être transféré



# Chez les bactéries à Gram positif,

la capture de l'ADN exogène est assurée par des **polypeptides** capables de lier l'ADN

et qui font parti d'un **complexe protéique** présent à la surface de la cellule.

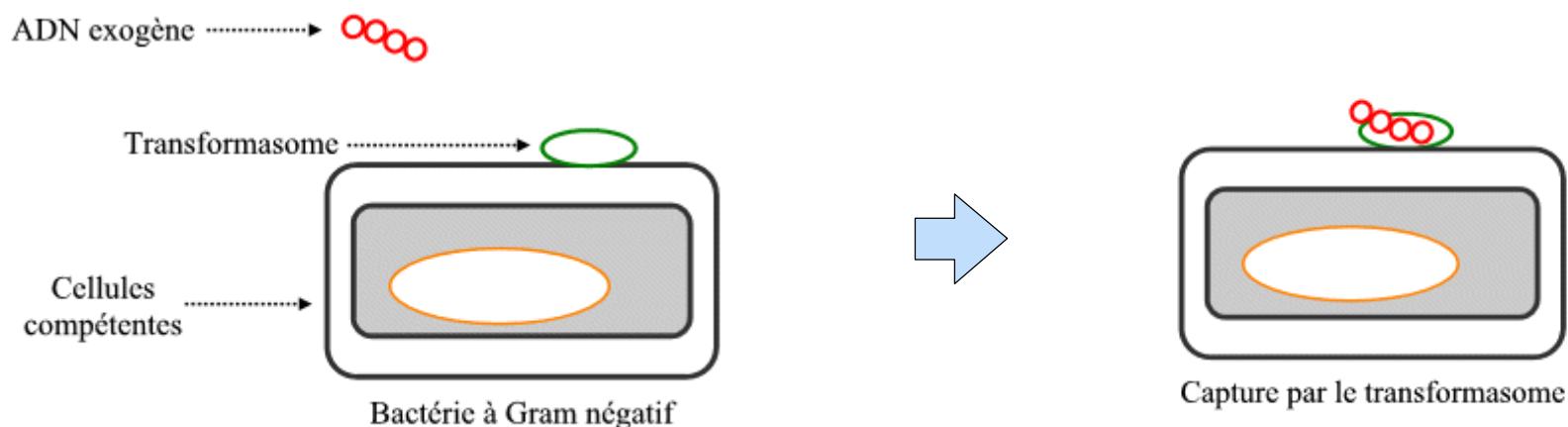


## Chez les bactéries à Gram négatif

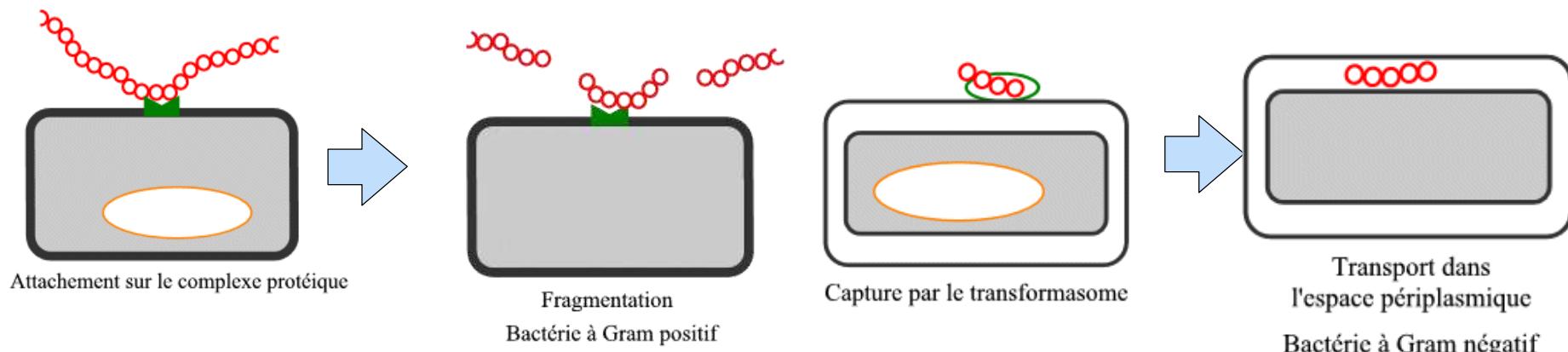
L'ADN transformant est capturé par les **vésicules membranaires** ou **transformasomes**, après reconnaissance de séquences spécifiques de 10 à 11 pb.

exemple: la séquence AAGTGCGGTCA pour *Haemophilus influenzae*.

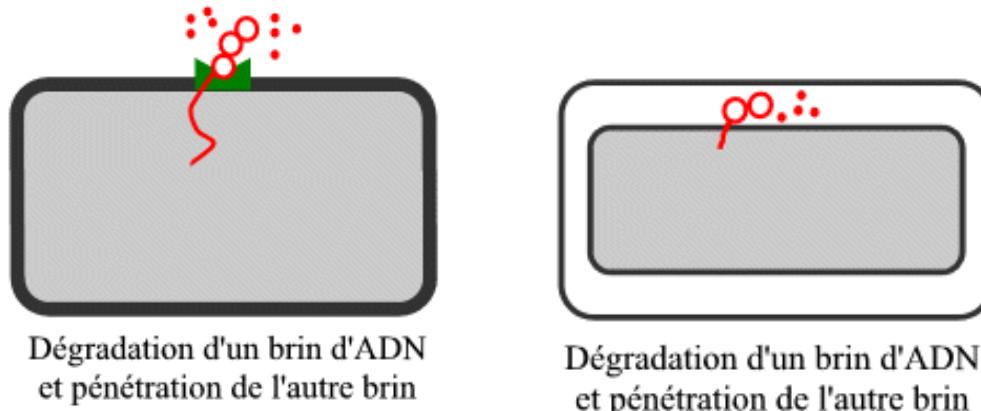
Dans ce cas seul des ADN spécifiques peuvent être transformants



### 3.3.2. La pénétration de l'ADN dans la bactérie



Dès sa pénétration chez les Gram + ou juste après sont transport dans l'espace périplasmique chez les Gram -,  
l'ADN bicateinaire est profondément modifié par une **endonucléase**.



il rentre au maximum 5% du génome dans une bactérie

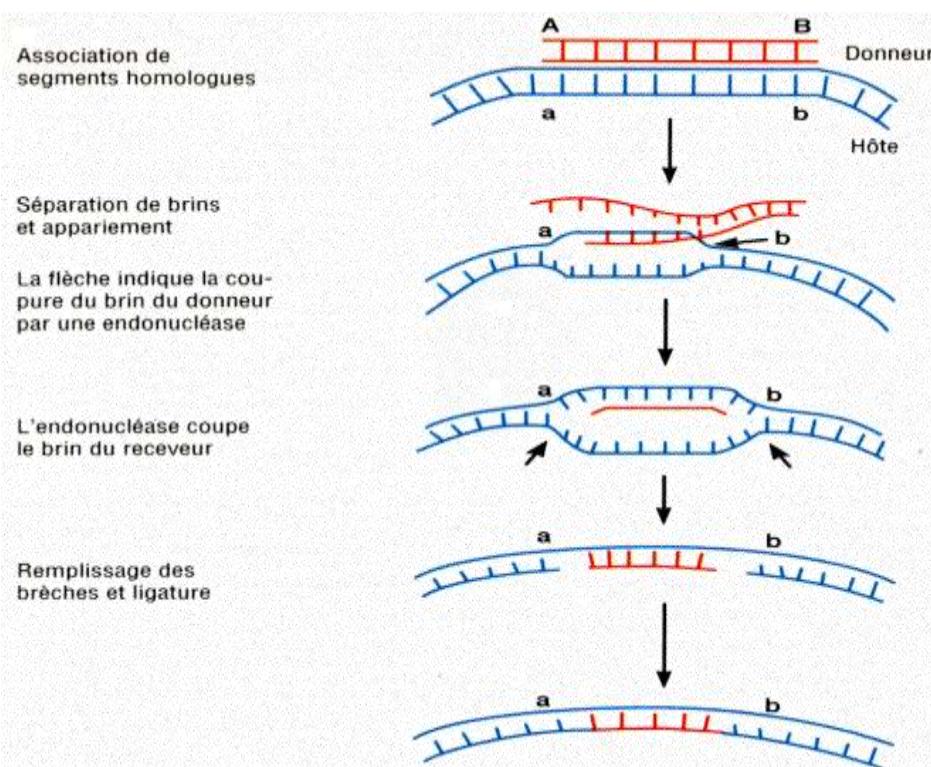
En général, un seul caractère est transféré

Un brin est dégradé par l'endonucléase, l'autre brin pénètre dans le cytoplasme **sous forme monocaténaire**. Après pénétration, le brin complémentaire sera fabriqué chez le receveur.

### 3.3.3. La phase d'éclipse et l'intégration par recombinaison

**Phase d'éclipse** = recherche d'une zone d'intégration au chromosome,

- Si il la trouve : l'ADN exogène est intégré par recombinaison à l'endogénote après création d'une zone en hétéroduplex.
- Si il ne la trouve pas : l'ADN est détruit ou bien dilué au cours des divisions cellulaires ultérieures : **transformation abortée**



⇒ La transformation peut alors se traduire par la **modification d'un caractère de la bactérie réceptrice**.

### **3.4. Les caractéristiques de la transformation**

➤ **Phénomène spontanée dans la nature**

phénomène rare, fréquence  $10^{-3}$  à  $10^{-6}$

⇒ 1 bactérie transformante pour  $10^3$  à  $10^6$  bactéries cultivées

➤ **Phénomène naturel restreint aux cellules naturellement transformables**

Peu de bactéries sont transformables de façon spontanée :

*Haemophilus*, les *Nesseria*, les streptocoques, les *Bacillus*.

➤ **Phénomène restreint aux cellules de même espèce ou d'espèce voisine**

L'ADN transformant et l'ADN de la bactérie réceptrice doivent être similaires et la transformation n'est possible qu'entre bactéries d'une même espèce ou d'espèces voisines.

➤ **Phénomène qui concerne différents caractères**

- forme capsulée devenant non capsulée et réciproquement
- résistance et sensibilité à un antibiotique
- exigence et « indépendance » vis à vis d'un métabolite
- caractères morphologiques, de mobilité etc ... .