

SCIENCES SUP

Cours et questions de révision

Licence 3 • Master • CAPES • Agrégation

ÉVOLUTION MOLÉCULAIRE

Préface d'Axel Kahn

*Philippe Luchetta
Marie-Christine Maurel
Dominique Higuët
Michel Vervoort*

Compléments
sur le web

DUNOD

Table des matières

PRÉFACE • ÉVOLUTION ET BRICOLAGE MOLÉCULAIRE	V
HOMMAGE	VII
REMERCIEMENTS	VIII
AVANT-PROPOS	XV
NOMENCLATURE	XVI

PARTIE 1

LES ORIGINES DU VIVANT

CHAPITRE 1 • LES MOLÉCULES DU VIVANT (M.-C. MAUREL)	3
1.1 Introduction	3
1.1.1 Qu'est-ce qui est indispensable à la vie ?	3
1.1.2 Les briques élémentaires du vivant	4
1.2 Les synthèses prébiotiques de monomères	12
1.2.1 Les synthèses prébiotiques en laboratoire	13
1.2.2 Les surfaces minérales ont pu contribuer à la formation des premières briques du vivant	17
1.3 Les synthèses d'oligomères	17
<i>Résumé</i>	19
<i>Questions de révision</i>	20
CHAPITRE 2 • LE MONDE ARN (M.-C. MAUREL)	21
2.1 Le monde ARN « moderne »	21

2.2	Les constituants de l'ARN	21
2.3	Structures de l'ARN	23
2.3.1	La structure secondaire	24
2.3.2	La structure tertiaire	26
2.4	Distribution phylogénétique des ARNs	26
2.4.1	Les trois grandes classes d'ARN	27
2.4.2	Autres ARN non codants pour des protéines (ARN – ncp)	30
2.4.3	L'ARN de transfert messenger	34
2.5	Les ribozymes	36
2.5.1	Comment cette activité d'épissage a-t-elle été mise en évidence?	37
2.5.2	Quel est le mécanisme chimique de la réaction?	37
2.5.3	La RNase P	38
2.5.4	Virus, viroïdes et ARNs satellites	39
2.5.5	Le ribosome est un ribozyme	42
2.6	Le monde ARN « originel » ?	44
2.6.1	Les faits et les hypothèses	45
2.6.2	Un monde pré-ARN	46
2.6.3	La transition ARN-ADN	51
	<i>Résumé</i>	53
	<i>Questions de révision</i>	53

PARTIE 2

CRÉATION DE NOUVEAUTÉS GÉNÉTIQUES

CHAPITRE 3 • ORIGINE ET ÉVOLUTION DE NOUVEAUX GÈNES PAR DUPLICATION (P. LUCHETTA)		57
3.1	Origine des gènes dupliqués	57
3.1.1	Mécanismes d'obtention d'une duplication simple	57
3.1.2	Terminologie des gènes dupliqués	59
3.1.3	Familles de gènes et de protéines	60
3.2	Devenir des copies des gènes dupliqués	64
3.2.1	Modèle classique : non-fonction et néo-fonction	64
3.2.2	Limitations du modèle classique	66
3.2.3	Le modèle DDC	67
3.2.4	Évolution concertée	70
	<i>Résumé</i>	73
	<i>Questions de révision</i>	74
CHAPITRE 4 • IMPACT DES ÉLÉMENTS TRANSPOSABLES SUR LES GÉNOMES (D. HIGUET)		75
4.1	Les différents types d'éléments transposables	75
4.1.1	Les éléments de classe I	76
4.1.2	Les éléments de classe II	78
4.1.3	Classification des éléments transposables	80

21	4.2	Quantification des éléments transposables dans les génomes	82
23	4.3	Régulation de la transposition	83
24	4.3.1	Autorégulation	83
26	4.3.2	Régulation par le génome	86
26	4.4	Impact des éléments transposables sur le génome	87
27	4.4.1	En tant que séquences répétées	87
30	4.4.2	Du fait de leur insertion dans des gènes	89
34	4.4.3	Du fait de leur recrutement par le génome	96
36		<i>Résumé</i>	100
37		<i>Questions de révision</i>	101
37			
38			
39		CHAPITRE 5 • ÉVOLUTION DE LA STRUCTURE DES GÈNES PAR BRASSAGE D'EXONS (P. LUCHETTA)	103
42	5.1	Les protéines modulaires	103
44	5.2	Mécanismes à l'origine du brassage d'exons	104
45	5.3	Groupes de protéines modulaires	107
46	5.3.1	Répartition	107
51	5.3.2	Domaines protéiques	107
53	5.4	Rôle des introns dans le brassage d'exons	107
53	5.4.1	Relation avec la taille du génome	107
	5.4.2	Règle de la phase	108
	5.4.3	Cas particuliers	108
	5.5	Évolution des protéines de la coagulation sanguine	111
		<i>Résumé</i>	111
		<i>Questions de révision</i>	112
57			
57		CHAPITRE 6 • PSEUDOGÈNES ET RÉTROPSEUDOGÈNES (P. LUCHETTA)	113
57	6.1	Différences entre pseudogène dupliqué et rétropseudogène	113
59	6.2	Intérêts de l'étude des pseudogènes	115
60	6.3	Distribution des pseudogènes	115
64	6.3.1	Distribution selon les organismes	115
64	6.3.2	Distribution selon le type de gène	117
66	6.4	Évolution des pseudogènes dupliqués	118
67	6.4.1	« Résurrection » et « déclin » des pseudogènes	118
70	6.4.2	Régulation du gène <i>Makorin 1</i> par sa copie pseudogène	118
73	6.5	Évolution des rétropseudogènes	120
74	6.5.1	Origine des rétropseudogènes	120
	6.5.2	Avantages évolutifs	122
75	6.5.3	Les gènes <i>PMCHL1</i> et <i>PMCHL2</i> chez l'Homme	122
75	6.5.3	Les gènes <i>BC1 RNA</i> et <i>BC200 RNA</i>	123
76		<i>Résumé</i>	127
79		<i>Questions de révision</i>	127
81			

CHAPITRE 7 • STRUCTURE ET ÉVOLUTION DES INTRONS (P. LUCHETTA)	129
7.1 Les introns autocatalytiques	131
7.1.1 Répartition des différents groupes	131
7.1.2 Caractéristiques des introns du groupe II	131
7.1.3 Mobilité des introns chez les bactéries (<i>retrohoming</i> et rétrotransposition ectopique)	135
7.1.4 Évolution des introns de groupe II	137
7.2 Introns splicéosome-dépendants	139
7.2.1 Caractéristiques générales	139
7.2.2 Les deux types d'introns : U2 et U12	144
7.2.3 Origine des introns splicéosome-dépendants et des rétrotransposons non-LTR	145
Résumé	148
Questions de révision	149
CHAPITRE 8 • L'ÉPISSAGE ALTERNATIF (P. LUCHETTA)	151
8.1 Notions de base	151
8.1.1 Différentes formes « alternatives »	151
8.1.2 Relations avec le protéome	153
8.2 Régulation de l'épissage alternatif	154
8.2.1 Rôle des séquences <i>enhancer</i> et <i>silencer</i>	154
8.2.2 Les régulateurs d'épissage	156
8.3 Exemples bien caractérisés	158
8.3.1 Régulation tissu-spécifique de l'élément <i>P</i> chez la drosophile	158
8.3.2 Détermination du sexe chez la drosophile	158
8.3.3 Induction du gène <i>slo</i> dans l'oreille interne des Mammifères	161
8.4 L'épissage alternatif en <i>trans</i>	162
8.4.1 Origine et mécanisme	163
8.4.2 Le cytochrome P450 3A chez l'Homme	164
8.4.3 Le locus <i>mod(mdg4)</i> chez la drosophile	164
8.5 Évolution de l'épissage alternatif	166
8.5.1 L'épissage alternatif est-il une réalité biologique ?	166
8.5.2 Conséquences sur la structure de la protéine	166
8.5.3 Recherche de la forme ancestrale	166
Résumé	167
Questions de révision	168
PARTIE 3	
GÉNOME ET ÉVOLUTION	
CHAPITRE 9 • STRUCTURE ET ÉVOLUTION DES GÉNOMES (M. VERVOORT)	171
9.1 Étude des génomes	171
9.1.1 Historique et définition	171
9.1.2 La génomique	171

129	9.2 Taille du génome	174
	9.2.1 Méthodes de détermination de la taille du génome	174
131	9.2.2 Taille du génome chez les organismes vivants et énigme de la valeur C chez les Eucaryotes	176
131	9.2.3 Évolution de la taille des génomes : mécanismes, tendances et contraintes	183
131		
135	9.3 Structures des génomes	191
137	9.3.1 Le génome des Eubactéries et des Archées	191
	9.3.2 Le génome des Eucaryotes	193
139	9.3.3 Importance des séquences répétées dans l'évolution des génomes eucaryotes	200
139		
144	9.4 Composition en nucléotides des génomes	203
145	9.4.1 Les biais de composition en nucléotides des génomes procaryotes	203
148	9.4.2 La composition en G+C chez les Eucaryotes : la notion d'isochores	205
149	Résumé	209
	Questions de révision	210
151		
151	CHAPITRE 10 • ÉVOLUTION DE L'ADN PAR SUBSTITUTION (M. VERVOORT)	211
151	10.1 Les substitutions nucléotidiques dans les séquences d'ADN	211
153	10.2 Les différents types de sélection et le neutralisme	214
154	10.2.1 Définitions	214
154	10.2.2 Le rapport K_A/K_S	218
156	10.2.3 Le cas du gène <i>FOXP2</i> chez les Mammifères	219
158	10.2.4 Un survol des gènes soumis à sélection positive	221
158	10.3 Horloges moléculaires	222
158	10.3.1 Concepts de base et principales applications	222
161	10.3.2 Évolution des éléments transposables dans le génome des Mammifères	225
162	10.3.3 Datation de l'arbre phylogénétique des Métazoaires	227
163	Résumé	230
164	Questions de révision	230
166		
166	CHAPITRE 11 • PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE (M. VERVOORT)	231
166	11.1 Principes et méthodes de base	231
167	11.1.1 Terminologie et définitions de base	231
	11.1.2 Alignements multiples de séquences	232
168	11.1.3 Les différentes méthodes de construction d'arbres phylogénétiques	234
	11.1.4 Tester la robustesse d'un arbre phylogénétique	238
	11.1.5 Un piège dans la construction de phylogénies moléculaires : le phénomène d'attraction des longues branches	240
	11.2 Apports de la génomique en phylogénie : la phylogénomique	242
	11.2.1 Utilisation de données génomiques pour la construction de phylogénies d'espèces	242
	11.2.2 Utilisation de changements génomiques rares pour la construction de phylogénies d'espèces	250
171	11.2.3 Phylogénies de gènes ou de protéines et évolution des familles multigéniques et multiprotéiques	255
171	Résumé	260
171	Questions de révision	260
171		

CHAPITRE 12 • POLYPLOÏDISATION ET ÉVOLUTION DES GÉNOMES POLYPLOÏDES (M. VERVOORT)	263
12.1 Définition et mécanismes de la polyplœidisation	263
12.1.1 La polyplœidie	263
12.1.2 Mécanismes de la polyplœidisation	263
12.1.3 Autopolyplœidie et allopolyplœidie	268
12.1.4 Mise en évidence d'événements de polyplœidisation	269
12.2 Incidence de la polyplœidisation dans l'évolution des organismes vivants	282
12.2.1 Fréquence des animaux et végétaux polyplœides	282
12.2.2 Importance de la polyplœidisation au cours de l'évolution	284
12.2.3 Conséquences de la polyplœidisation sur l'expression génique	291
Résumé	295
Questions de révision	295

ANNEXES

ANNEXE 1 • ORGANISATION DU VIVANT	294
A1.1 Les trois domaines du vivant	294
A1.2 Le domaine des Eucaryotes	300
A1.3 La lignée des Mammifères	308
ANNEXE 2 • LA FUSION DES GÈNES KUA ET UEV1 CHEZ L'HOMME	308
ANNEXE 3 • ACQUISITION DE NOUVEAUX GÈNES PAR TRANSFERT HORIZONTAL	308
ANNEXE 4 • LES NOUVEAUX GÈNES CHEZ LA DROSOPHILE : JINGWEI, SPHINX ET SDIC	308
A4.1 Origine du gène <i>jingwei</i>	308
A4.2 Origine du gène <i>sphinx</i>	308
A4.3 Origine du gène <i>sdic</i>	308
ANNEXE 5 • SYNTHÈSE ET MATURATION DES ARN MESSAGERS EUCARYOTES	308
GLOSSAIRE	308
BIBLIOGRAPHIE	308
INDEX	308

Philippe Luchetta
 Marie-Christine Maurel
 Dominique Higuët
 Michel Vervoort

ÉVOLUTION MOLÉCULAIRE

Le séquençage complet d'un grand nombre de génomes, l'amélioration des techniques de biologie moléculaire et l'apport de l'outil informatique ont permis de faire progresser considérablement notre connaissance des processus de l'évolution des organismes vivants.

Cet ouvrage rassemble les connaissances actuelles de ce domaine. La première partie s'appuie sur les expériences de simulation des conditions de la Terre primitive et sur les découvertes récentes de propriétés catalytiques de certains ARN pour discuter des origines des acides nucléiques. La deuxième partie étudie les mécanismes moléculaires à l'origine de la création de nouveautés génétiques tels que la duplication, l'insertion d'éléments transposables, le brassage d'exons, l'épissage alternatif ainsi que le rôle des pseudogènes et des introns dans l'évolution. La troisième partie est consacrée à la structure et à l'évolution des génomes ainsi qu'à la reconstitution et à la compréhension de l'histoire évolutive des organismes vivants.

Chaque chapitre se termine par un résumé et des questions de révision dont les corrigés sont disponibles sur le site web de l'éditeur. En fin d'ouvrage, un glossaire récapitule les mots importants.

Ce manuel s'adresse aux étudiants en 3^e année de Licence (L3) et en Master des Sciences de la Vie, aux étudiants en médecine, aux candidats préparant les concours de l'enseignement (CAPES, agrégation), ainsi qu'aux chercheurs et aux enseignants.



ISBN 2 10 006880 6



www.dunod.com



PHILIPPE LUCHETTA
 est maître de conférences
 à l'université de Cergy-
 Pontoise.

MARIE-CHRISTINE
 MAUREL
 est professeur à
 l'université Pierre et
 Marie Curie (Paris 6).

DOMINIQUE HIGUET
 est professeur à
 l'université Pierre et
 Marie Curie (Paris 6).

MICHEL VERVOORT
 est professeur à
 l'université Denis Diderot
 (Paris 7).

MATHÉMATIQUES

PHYSIQUE

CHIMIE

SCIENCES DE L'INGÉNIEUR

INFORMATIQUE

SCIENCES DE LA VIE

SCIENCES DE LA TERRE



DUNOD