

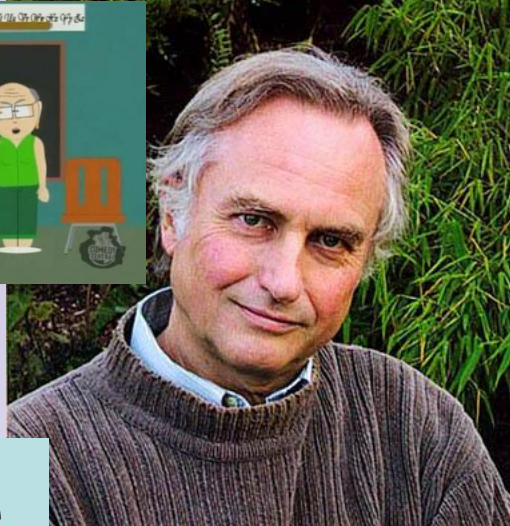
Introduction à la phylogénie moléculaire

Application à l'évolution des végétaux

Dr Olivier Bastien



Charles Darwin
(1809-1882)

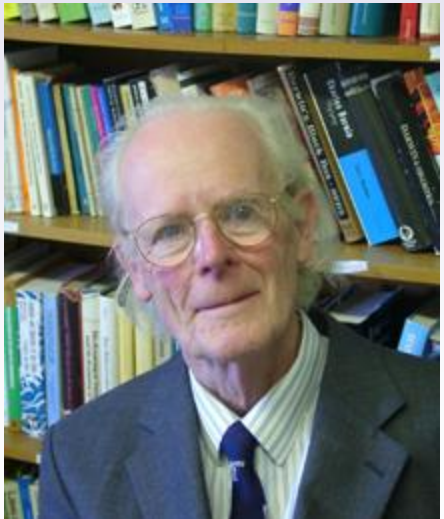


Richard Dawkins
(1941-)

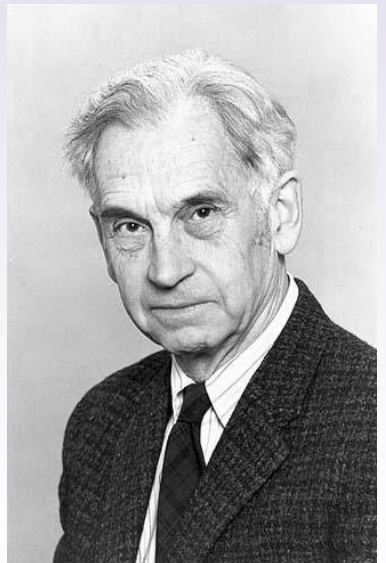
Préambule historique et lexical



Theodosius Dobzhansky
(1900-1975)



John Maynard Smith
(1920-2004)



Ernst Mayr
(1904-2005)

Taxonomie

L'étude des relations entre des groupes d'organismes est appelée Taxonomie, c'est l'art de classer des entités entre des groupes



?



?



?



Recherche de la classification naturelle

Taxonomie



La taxonomie est une discipline de la biologie développée par Carolus Linnaeus, appelé par la suite Carl Von Linné (1707-1778).

La taxonomie distingue la classification populaire de la classification naturelle.

Linné est le fondateur de la taxonomie binaire qui à chaque individu vivant lui attribue 2 noms, un pour le genre et un autre pour l'espèce (*Systema Naturæ*, 1735->1758, éd. 10).
Exemple:
Rhododendron ferrugineum L.

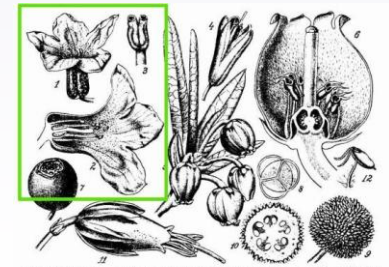


Abb. 537. *Ericaceae*. — Fig. 1. Blüte von *Rhododendron ferrugineum*. — Fig. 2. Dieselbe, längs durchschn. — Fig. 3. Anthere davon. — Fig. 4. Kapsel von *Rhododendron Griffithianum*. — Fig. 5. Blütenzwig von *Andromeda Polifolia*. — Fig. 6. Blüte davon, längs durchschn. — Fig. 7. Frucht v. *Arctostaphylos Uva-ursi*. — Fig. 8. Pollenstraße davon. — Fig. 9. Frucht v. *Arctostaphylos Uva-ursi*. — Fig. 10. Dieselbe durchschn. — Fig. 11. Blüte v. *Erica carnea*. — Fig. 12. Anthere von *Adiantum Cuscuta*. — Fig. 4, 8, 10 nat. Gr.; 1, 2, 5, 7, 11 schwach, die übrigen stärker vergr. — Fig. 4 nach Brude in E. P., 1-3, 5-12 Original.

A l'origine, il y a 7 rangs.

Le chiffre 7 est extrêmement présent dans l'histoire humaine (les sept merveilles du monde,...), la symbolique des religions (les 7 jours de la semaine, les 7 péchés capitaux,...), la science (les 7 systèmes cristallins, les 7 couleurs de l'arc-en-ciel,...) et les arts (les Sept Mercenaires, 007, nombre de notes dans les gammes d'origine grecque...).

Il représente souvent la perfection et est souvent considéré comme un nombre magique.

Les 7 rangs ont une origine scientifique (basée sur des faits, ou observations, et l'interprétation que l'on en faisait à l'époque) **ET** une origine mystique (tout sujet non explicable par la raison *devait* trouver une explication dans le champs de la religion et des « sciences » occultes).

Taxonomie

Les 7 rangs:

}	Règne	<i>Plantae</i>	<i>Plantae</i>
	Division	<i>Magnoliophyta</i>	<i>Magnoliophyta</i>
	Classe	<i>Magnoliopsida</i>	<i>Magnoliopsida</i>
	Ordre	<i>Ericales</i>	<i>Caryophyllales</i>
	Famille	<i>Ericaceae</i>	<i>Caryophyllaceae</i>
	Genre	<i>Rhododendron</i>	<i>Silene</i>
	Espèce	<i>ferrugineum</i> , L. 1753	<i>Dioica</i> , Clairv. 1811

Nom binomial

Rhododendron ferrugineum, L. 1753

Silene dioica, Clairv. 1811



Créationnisme et **Fixisme** dominant depuis 2000 ans.

Retour marqué ces dernières années (Etats-Unis, Australie, France, Pologne, Turquie).

Le **créationnisme** est une doctrine fondée sur la croyance selon laquelle la Terre, et par extension l'Univers, a été créée par Dieu, selon des modalités conformes à une lecture littérale de la Bible.

Le **fixisme** est la théorie selon laquelle il n'y a ni transformation ni dérive des espèces végétales ou animales. Chaque espèce serait apparue telle quelle au cours des temps géologiques. C'est donc une théorie qui renie la spéciation et qui s'oppose aux théories de l'évolution.

Le créationnisme veut expliquer l'origine du monde (du vivant en particulier) alors que le fixisme s'intéresse à la dynamique de ce même monde → A NE PAS CONFONDRE

Taxonomie et évolution

Préambule

Le **Transformisme** est une notion qui apparait au XVIII^{ème} siècle. Son développement est lié à celui de la géologie et de la paléontologie.

Travaux de **Buffon**. Transformation des espèces vivantes selon 3 acteurs: le climat, la nourriture et la domesticité.



Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon
(1707-1788)



Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet,
chevalier de Lamarck (1744-1829)

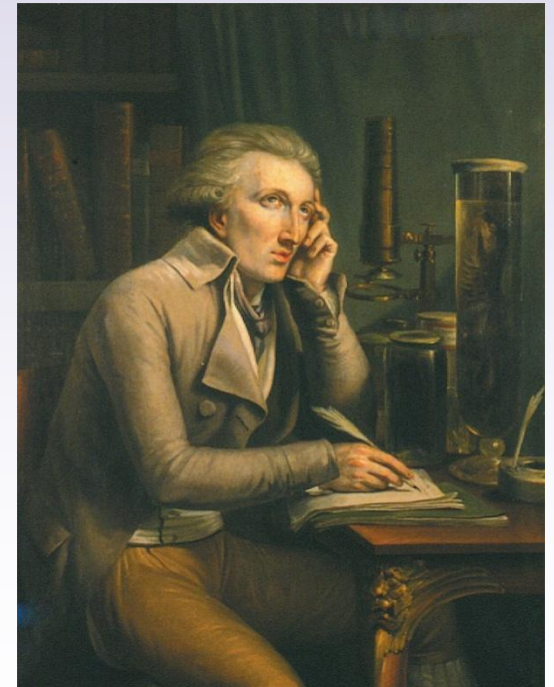
Travaux de **Lamarck**. Les espèces se transforment au cours du temps en s'adaptant aux variations de leur milieu.

Problèmes:

- Transmissibilité des caractères acquis.

Quel est le support de l'information et son mode de transmission?
Comment le milieu naturel influence cette information?

- **Cuvier**, fixiste et un des fondateurs de l'anatomie comparée, lui oppose le **Catastrophisme**: une entité divine remplace les espèces disparues après des événements appelés « catastrophe » qui les anéantissent de façon plus ou moins régulière.



Georges Cuvier (1769-1832)

- **Geoffroy Saint-Hilaire** , qui partage le point de vue de Lamarck sur le transformisme, développe la notion d'**homologie**, jetant ainsi un pont entre l'embryologie et l'anatomie comparée.



Étienne Geoffroy Saint-Hilaire
(1772-1844)

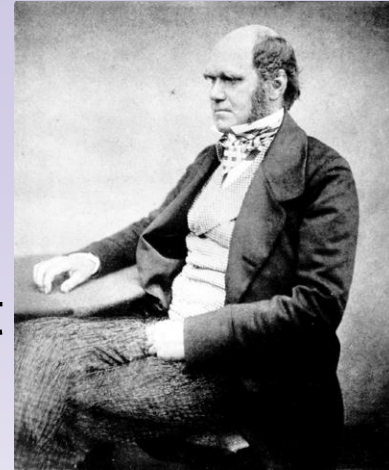
Une **homologie** désigne un lien évolutif entre deux traits (en général, anatomiques) observés chez deux espèces différentes lorsque ce trait est hérité d'un ancêtre commun. Ces traits sont alors dits homologues.

C'est avec l'invention du Darwinisme que ce concept va prendre une importance considérable.

Taxonomie et évolution

- **Charles Darwin** et **Alfred R. Wallace** sont les co-découvreurs de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle (*L'origine des espèces*, 1859).

Sans répondre à la question de la nature du support de l'information, elle apporte la première explication sur les mécanismes conduisant à l'évolution des espèces



Charles Darwin
(1809-1882)



Alfred Russel Wallace
(1823-1913)

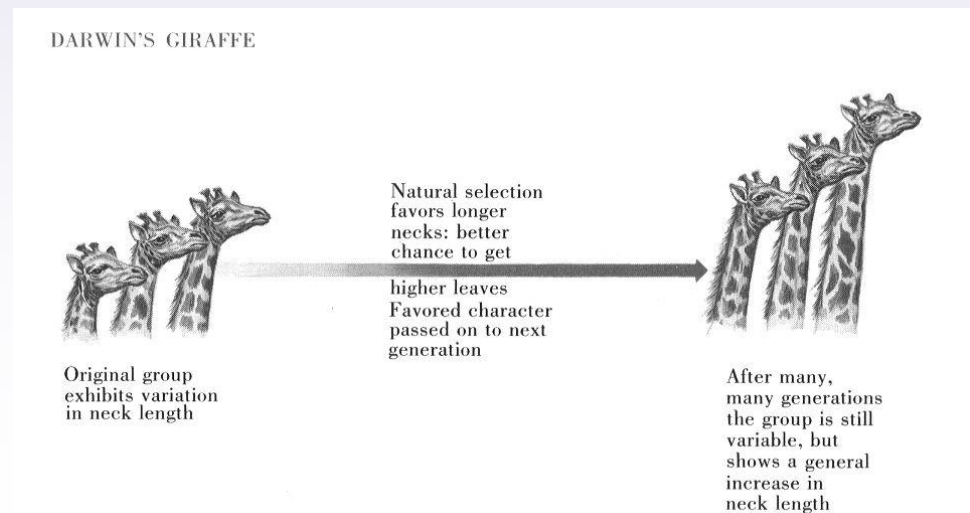
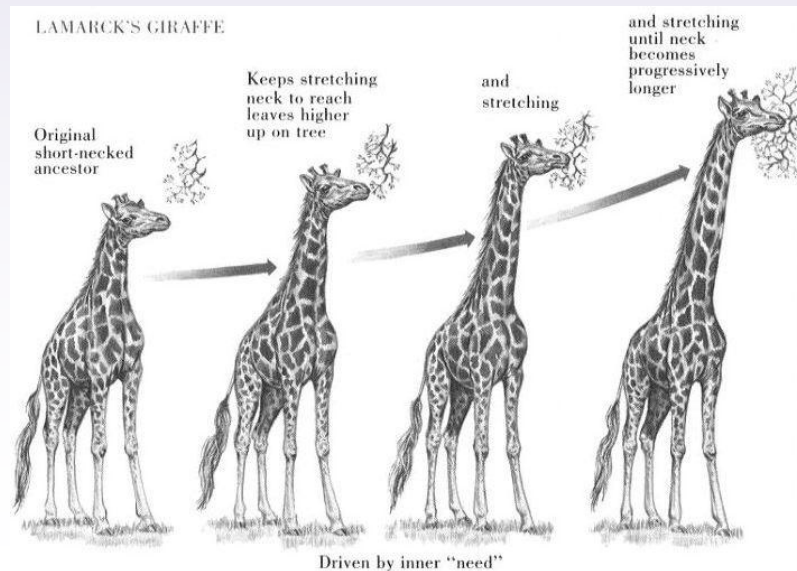
La sélection naturelle fournit également la première explication sur l'apparente continuité entre les différents groupes du vivant, tant au niveau des organismes qu'au niveau moléculaire.

Taxonomie et évolution

Préambule

Dans la très grande majorité des espèces, le nombre de cellules-œuf produit est bien plus grand que le nombre d'individus arrivant à l'âge de la maturité sexuelle et parmi ceux-ci, une partie seulement accédera à la reproduction: les individus possédant les caractères (morphologiques, anatomiques, moléculaires) leurs conférant une meilleur adaptation à leur environnement.

Ce mode de sélection a été baptisé **sélection naturelle**.



La théorie de l'évolution est la base de toute la biologie moderne.

Une fois compris le fait qu'il existe une parenté entre l'ensemble des êtres vivants, le concept de caractères homologues (issus d'un ancêtre commun) devient un concept utile.

Les caractères homologues peuvent être des caractères anatomiques, ou moléculaires (protéines homologues, séquences d'ADN homologues).

Exemple: Au niveau anatomique, le cheval et le dauphin ont comme dernier ancêtre commun un mammifère (vivant il y a 80 ma et ressemblant à un chevrotain), qui possédait comme ces deux animaux quatre membres et c'est le membre antérieur de ce mammifère primitif qui a donné la patte antérieure du cheval et la nageoire pectorale du dauphin.

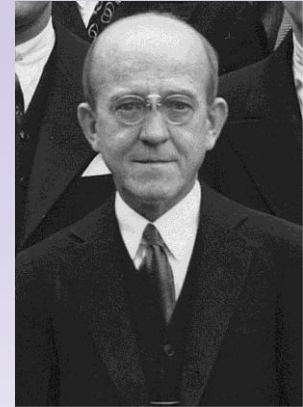
Le support de l'hérédité

Préambule

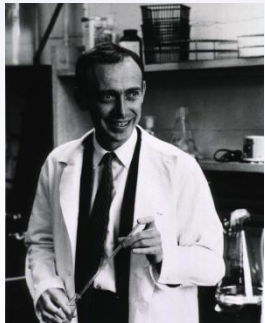
Avant 1944: on commence à penser que les protéines portent l'information génétique (bref sont les gènes).

1944: L'ADN est le support de l'information génétique. Il porte les informations héréditaires et c'est donc la molécule qui constitue les gènes dans les chromosomes (Avery).

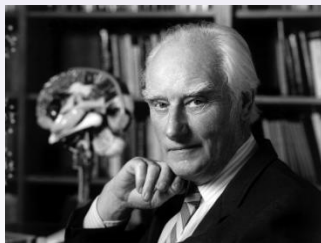
1953: résolution de la structure 3D en double hélice de l'ADN



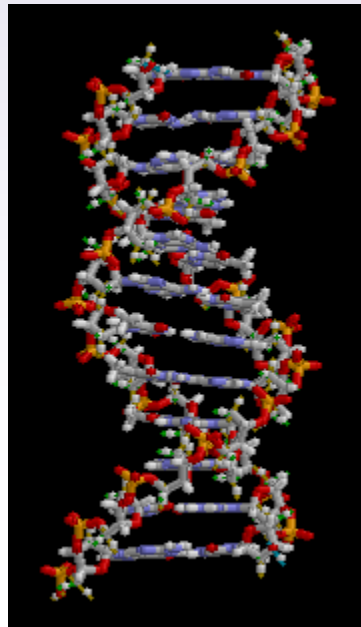
Oswald Avery
(1877-1955)



James Watson
(1928-)



Francis Crick
(1916-2004)



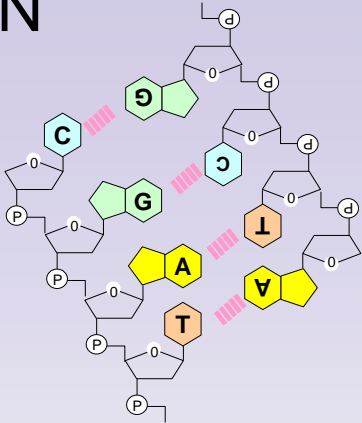
Maurice Wilkins
(1916-2004)



Rosalind Franklin
(1920-1958) 14

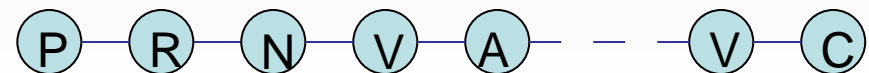
Le support de l'hérédité

ADN



Code génétique

The Genetic Code (mRNA codons)			
UUU } phe	CUU } leu	AUU } ile	GUU } val
UUC } phe	CUC } leu	AUC } ile	GUC } val
UUA } leu	CUA } leu	AUA } ile	GUA } val
UUG } leu	CUG } leu	AUG } start/met	GUG } val
UCU } ser	CCU } pro	ACU } thr	GCU } ala
UCC } ser	CCC } pro	ACC } thr	GCC } ala
UCA } ser	CCA } pro	ACA } thr	GCA } ala
UCG } ser	CCG } pro	ACG } thr	GCG } ala
UAU } tyr	CAU } his	AAU } asn	GAU } asp
UAC } tyr	CAC } his	AAC } asn	GAC } asp
UAA } stop	CAA } gln	AAA } lys	GAA } glu
UAG } stop	CAG } gln	AAG } lys	GAG } glu
UGU } cys	CGU } arg	AGU } ser	GGU } gly
UGC } cys	CGC } arg	AGC } ser	GCC } gly
UGA } stop	CGA } arg	AGA } arg	GGA } gly
UGG } trp	CGG } arg	AGG } arg	GGG } gly



Protéine

Homologie

Des **protéines homologues** sont des protéines dont les gènes qui les codent ont une origine commune.

On reconnaît 2 protéines homologues car elles ont des **structures spatiales** proches et des séquences en acides aminés qui présentent des **similarités**. Les fonctions de ces protéines peuvent être plus ou moins semblables.

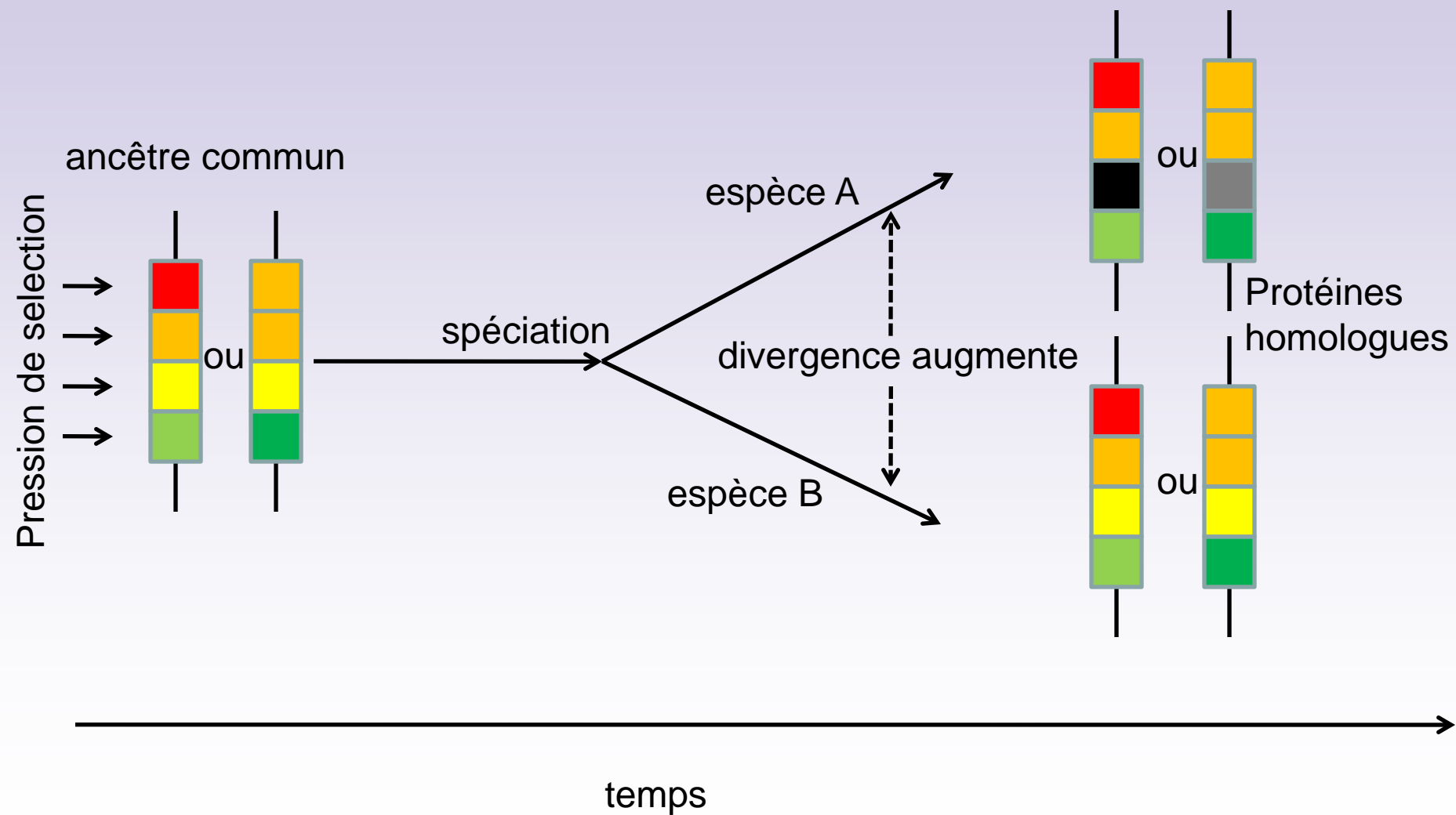
On peut trouver des protéines homologues dans des espèces différentes, on parle d'**orthologues**. Cela traduit l'origine commune de plusieurs espèces et donc l'évolution.

Ex: les globines des vertébrés.

On peut trouver des protéines homologues dans une même espèce, on parle de **paralogues**. Cela démontre que l'évolution peut être due à une complexification des génomes.

Ex: les globines alpha et bêta qui composent l'hémoglobine humaine

Homologie et spéciation



L'homologie et la taxonomie

La comparaison de séquence de gènes va permettre dans certains cas de voir l'évolution en action.

En effet, pour « mesurer » l'évolution, il faut pouvoir mesurer des changements au cours du temps au sein des organismes.

Si on identifie des caractères homologues au sein d'organismes, et que l'on est capable de quantifier leurs ressemblances (i.e., mesurer une distance entre les caractères), alors on va pouvoir mesurer la vitesse de l'évolution et littéralement, remonter dans le temps à la recherche de leur ancêtre commun.

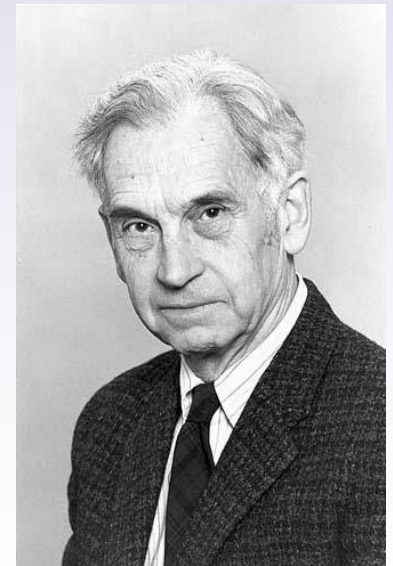
La démarche est analogue à la recherche de l'écoulement du temps passé t entre le passage d'une voiture entre deux points, connaissant la vitesse du véhicule v et la distance x entre les deux points en utilisant la formule $v = x/t$

Le concept d'espèce

« La fonction du concept d'espèce est de servir de référence pour la classification correcte des différentes catégories de la même sorte »

Ernst Mayr, 'Systematics and the Origin of Species' (1942)

« Une espèce est une communauté reproductive de populations (reproductivement isolées d'autres communautés) et qui occupe une niche particulière dans la nature »



Ernst Mayr
(1904-2005) 19

Quels critères pour une classification?

Les premiers modes de classifications des espèces:

- les comparaisons morphologiques
- les comparaisons comportementales
- les répartitions géographiques
- une combinaison des trois précédents modes

Les modes actuels de classifications des espèces:

- des séquences moléculaires (phylogénie moléculaire)
- des caractères discrets
- des fréquences de gènes
- ...

La Phylogénie

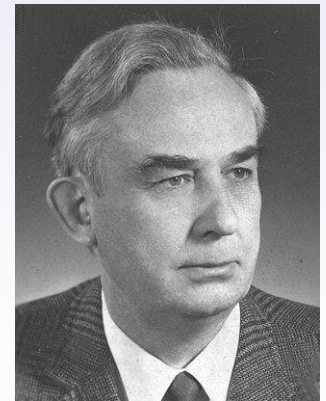
Les théories de l'évolution prédisent qu'un groupe d'organismes similaires descendent d'un ancêtre commun.

PHYLOGENIE = TAXONOMIE + EVOLUTION

La systématique phylogénétique (cladistique) est une méthode de classification taxonomique des organismes basée sur leur histoire évolutive (Hennig, 1950).

OBJECTIF: Obtenir une classification pour laquelle l'évolution est le processus permettant d'aboutir à celle-ci.

« *Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.* » (Theodosius Dobzhansky, 1973)



Willi Hennig
(1913-1976)

Le double constat de Hennig:

1- Tous les caractères n'évoluent pas à la même vitesse

Exemple, chez l'homme:

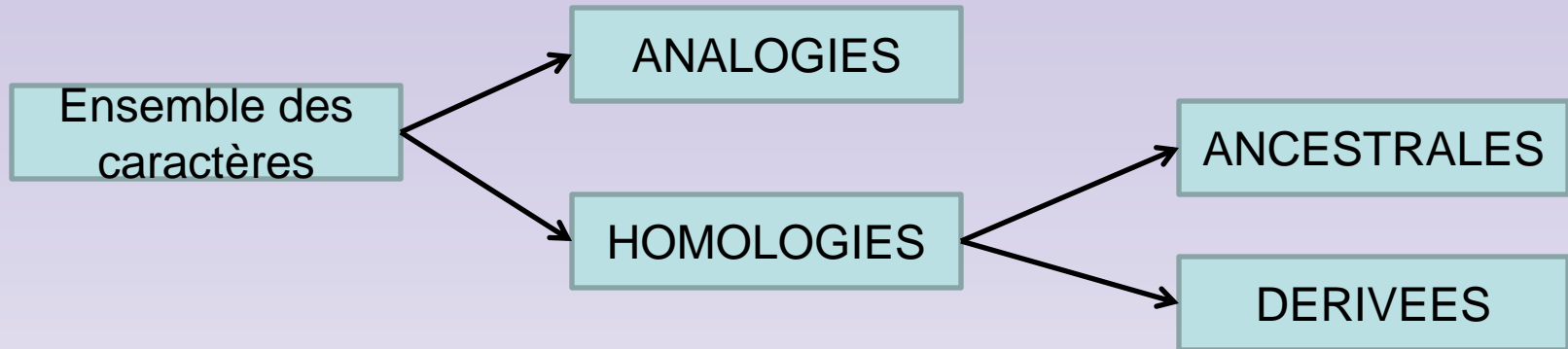
- *Les 5 doigts de la main et du pied étaient déjà présent chez les premiers amphibiens (ère primaire, Dévonien, 370 ma)*
- *La bipédie date de 5 ma*

2- Seul le partage de caractères dont l'état s'est transformé est signe d'une parenté étroite (homologie phylogénétique ou **synapomorphie**). A contrario, les caractères restés à l'état primitif (**symplesiomorphies**) ne témoignent pas d'une parenté étroite.

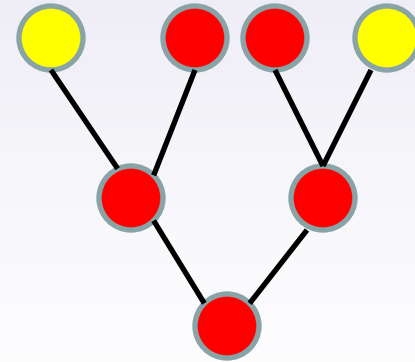
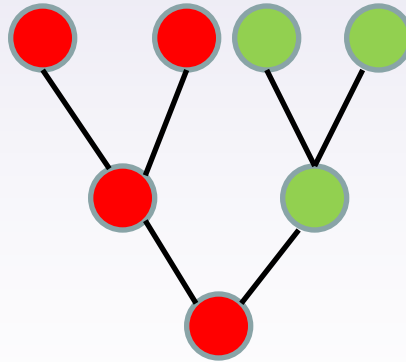
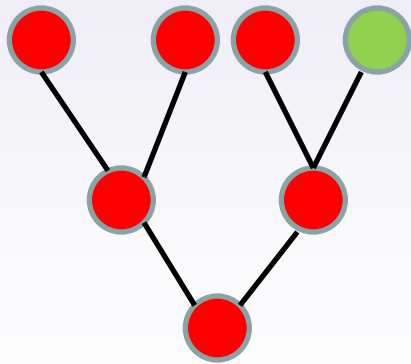
- *La pentadactylie est un caractère plésiomorphique hérité de nos ancêtres reptiliens. Les quatre nageoires des poissons.*
- *La transformation des 4 nageoires en 4 membres marcheurs chez les tétrapodes constitue un caractère dérivé par rapport à celui ancêtre, donc une apomorphie.*

La Cladistique: ontologie

Préambule



synapomorphie = informatifs
symplesiomorphie = pas informatifs



 Homologies ancestrales

 Homologies dérivées

 Analogies

Cladistique vs Phénétique

L'approche **phénétique** (taxonomie numérique) se veut complètement objective. C'est une approche quantitative dans laquelle tous les traits (homologues ou non) sont traités de la même manière.

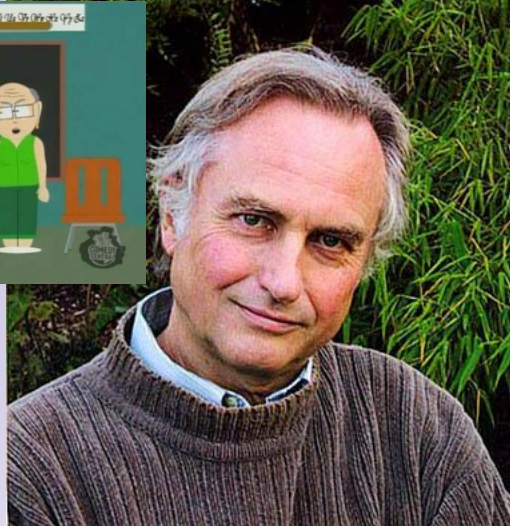
- *peu pertinente pour étudier les caractères morphologiques en raison du grand nombre d'analogie (convergence évolutive).*
- *très pertinente pour analyser les caractères moléculaires où le grand nombre de caractères (exemple: le nombre d'acides aminés dans une protéine) rend peut probable la convergence évolutive.*

*La **cladistique** hiérarchise les caractères comparés. Les êtres vivant seront regroupés dans un même groupe (appelé **taxon**) uniquement si ils partagent des caractères homologues (recherche d'une ascendance commune).*

Les homologues sont vues comme des innovations évolutives partagées (i.e. des synapomorphies).



Charles Darwin
(1809-1882)

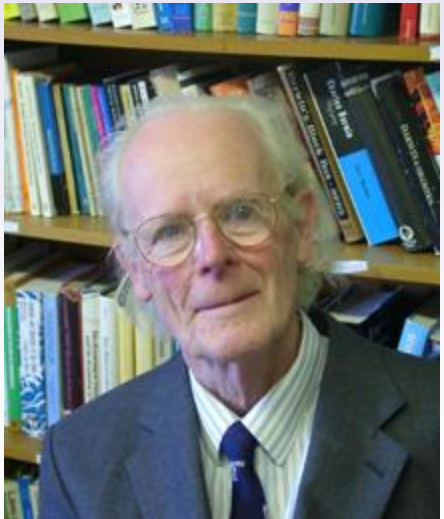


Richard Dawkins
(1941-)

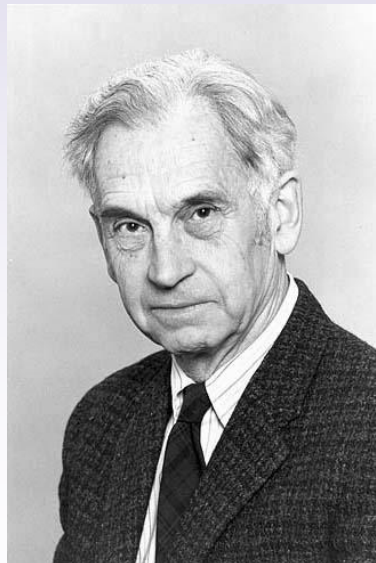
Les arbres



Theodosius Dobzhansky
(1900-1975)



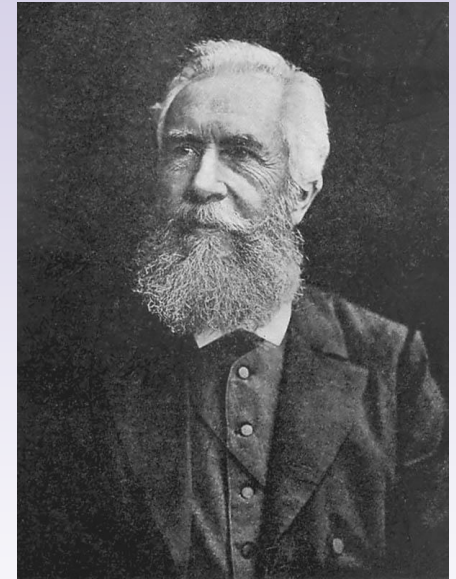
John Maynard Smith
(1920-2004)



Ernst Mayr
(1904-2005) 25

La représentation de l'évolution

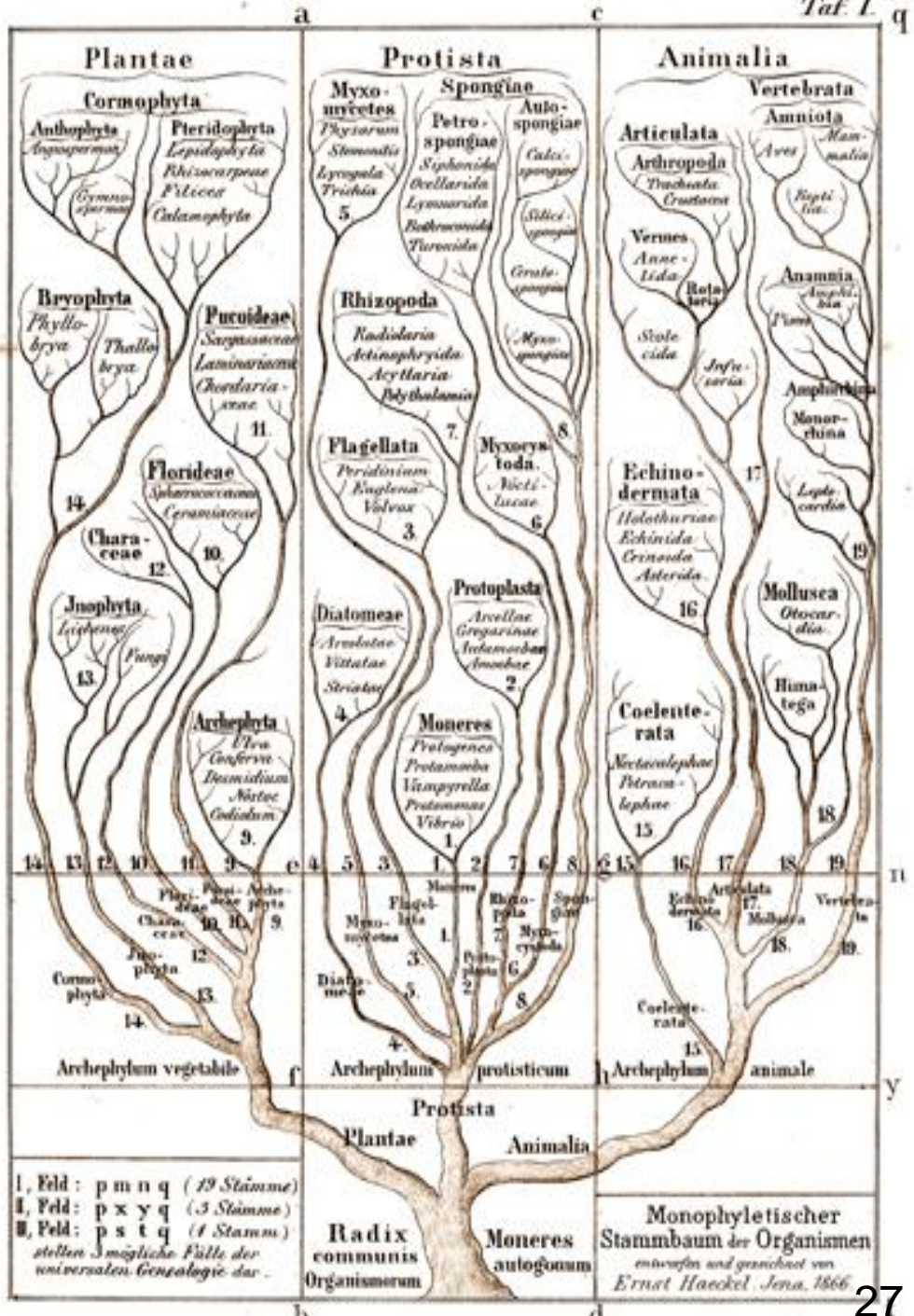
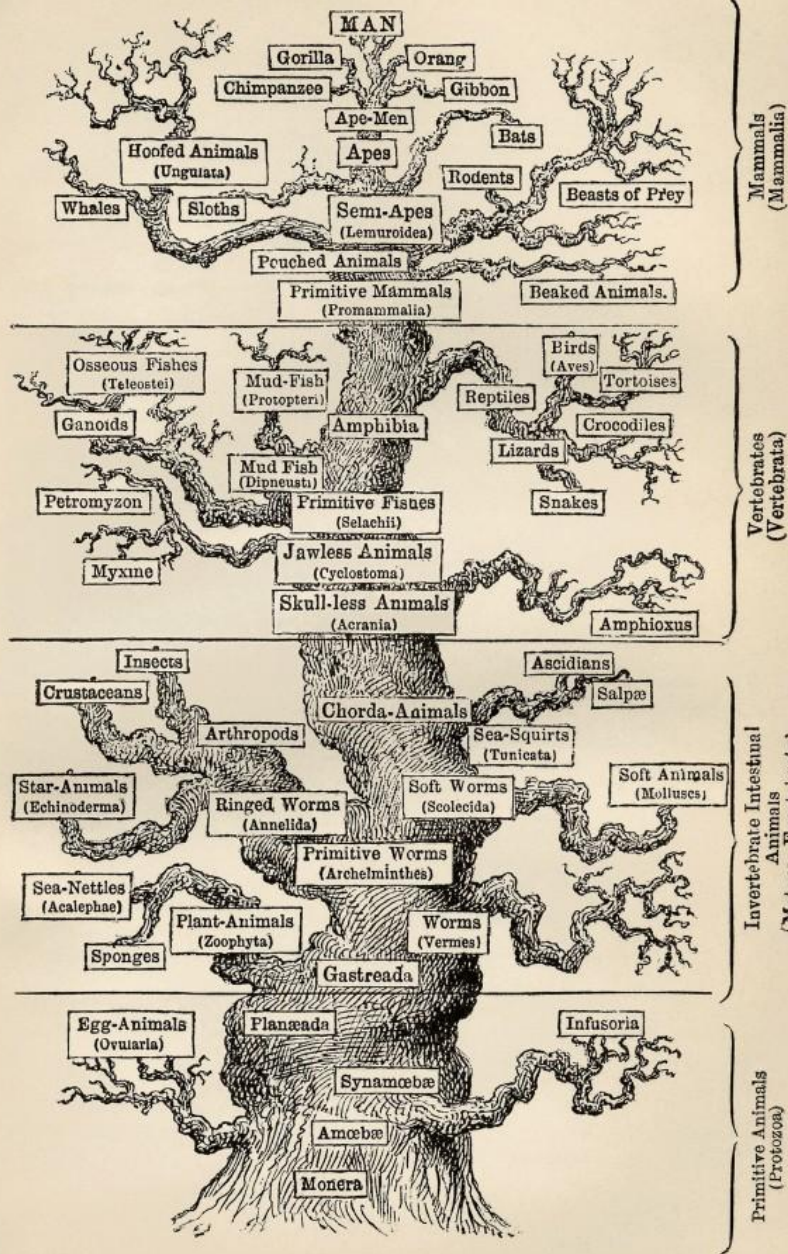
La première représentation détaillée de l'évolution est le fait de Ernst Haeckel qui le premier publia un arbre d'évolution en 1866 dans son ouvrage '*Morphologie générale*'. Haeckel va organiser tous les êtres vivants, incluant l'homme, dans des familles, genres et espèces sur la base d'une hiérarchie progressive.



Ernst Haeckel (1834-1919)

La représentation en arbres va pouvoir mettre en évidence les relations inter-espèces et plus largement, inter-groupes.

PEDIGREE OF MAN.

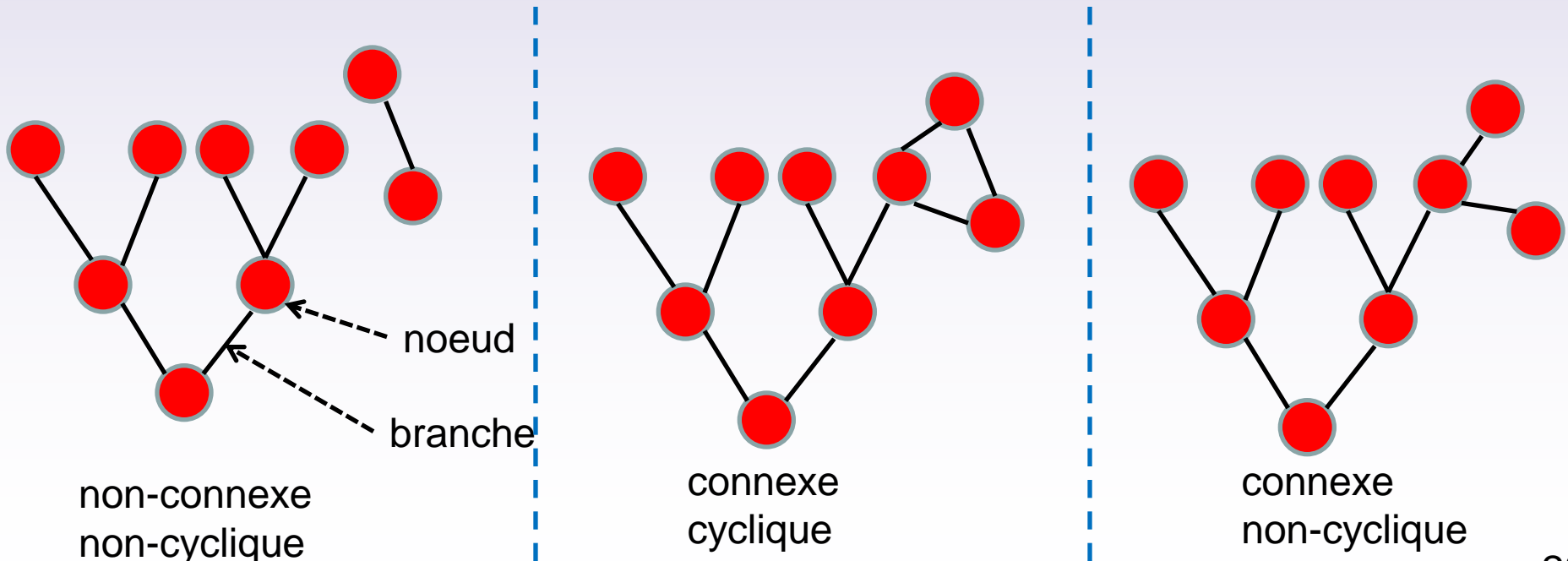


Monophyletischer Stammbaum der Organismen entworfen und geseichnet von Ernst Haeckel, Jena, 1866.

Les arbres

Les relations évolutives sont représentées en créant une structure arborescente appelée phylogénie, ou arbre qui illustre les relations entre les espèces (ou les séquences).

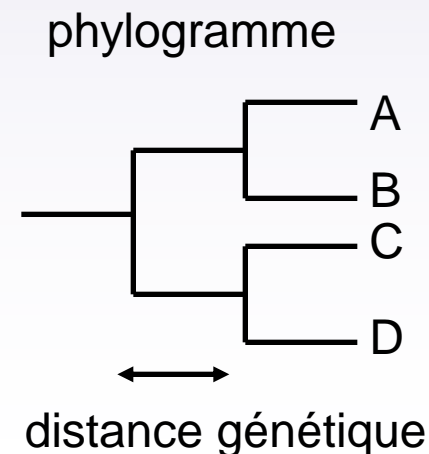
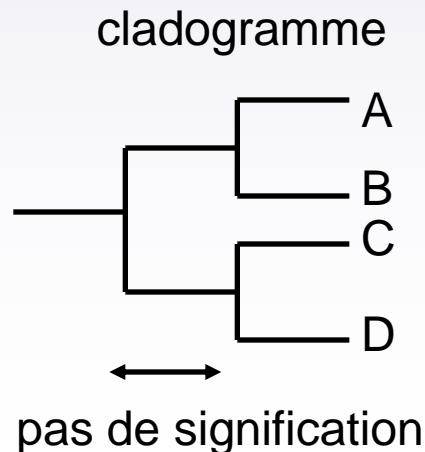
Un arbre est un objet mathématique défini comme un réseau (ou graphe) connexe non-cyclique.



Phénétique vs Cladistique

Les méthodes phénétiques et cladistiques construisent des arbres appelés **dendogrammes**.

- **Phénogramme** : dendogramme où les relations entre taxons expriment des degrés de similitudes globales
- **Cladogramme** : dendogramme exprimant les relations phylogénétiques entre taxons
- **Phylogramme** : dendogramme où la longueur des branches est proportionnelle aux changements évolutifs entre les taxons.



Un arbre phylogénétique n'est pas un arbre généalogique

Il est construit à partir de groupes, d'espèces et non d'individus

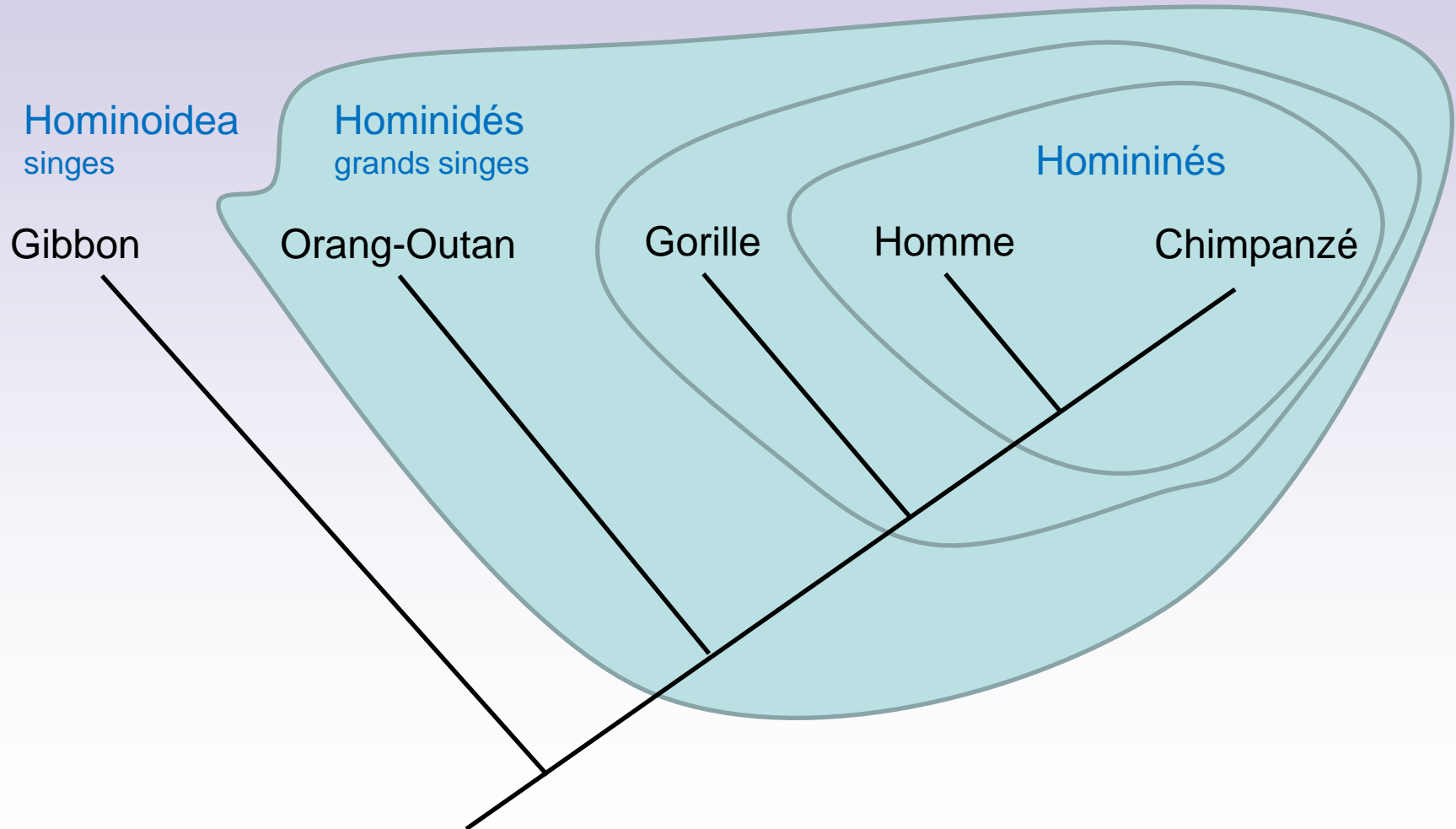
Il exprime des relations de parenté et non de descendance!

Il est plus important de connaître la parenté d'espèces contemporaines que d'identifier les ascendants.

Il infère le passé et en ce sens, se pose comme hypothèse.

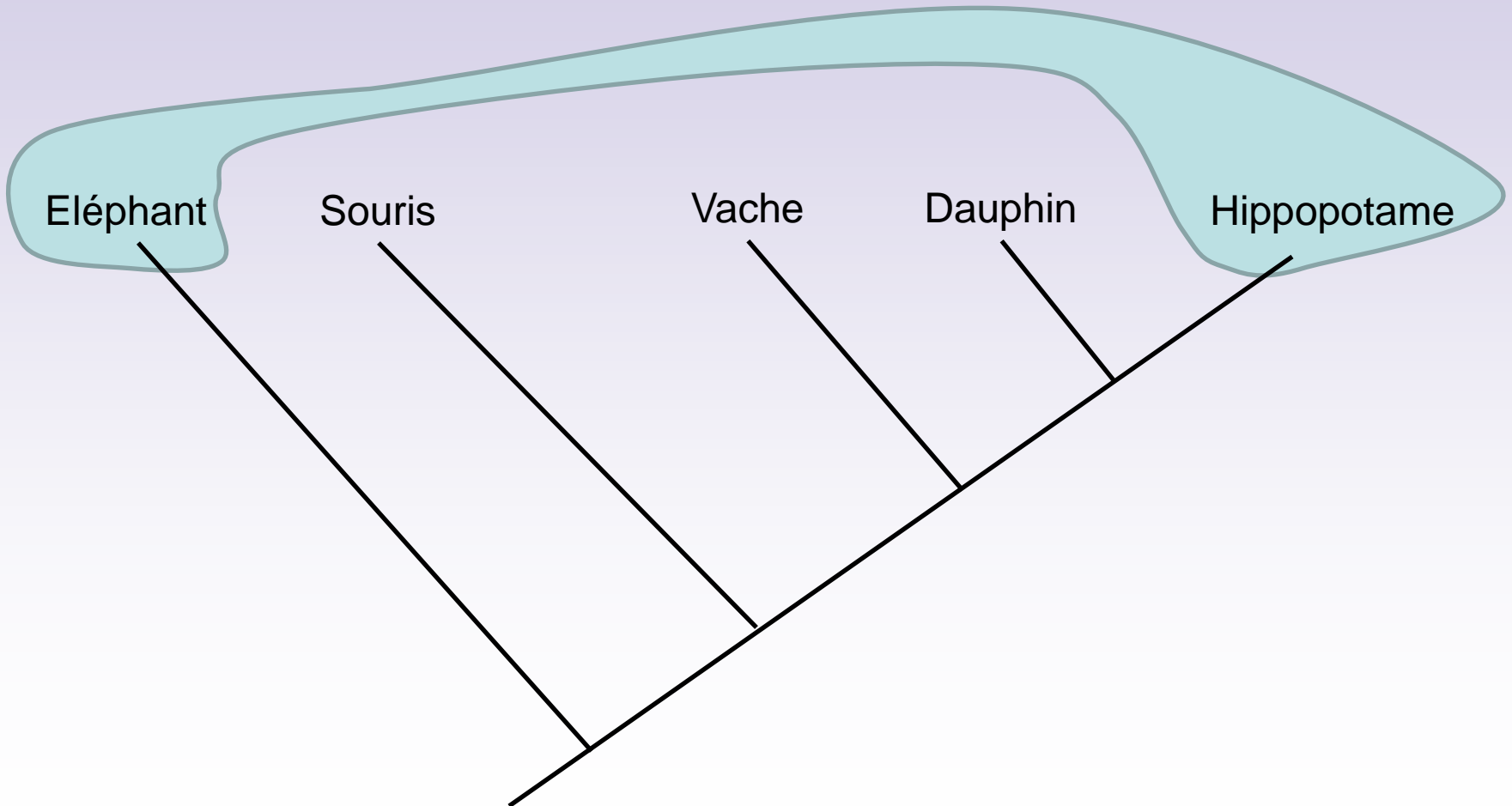
Les groupes 1

Un groupe **monophylétique** contient l'ancêtre commun et tous ses descendants.



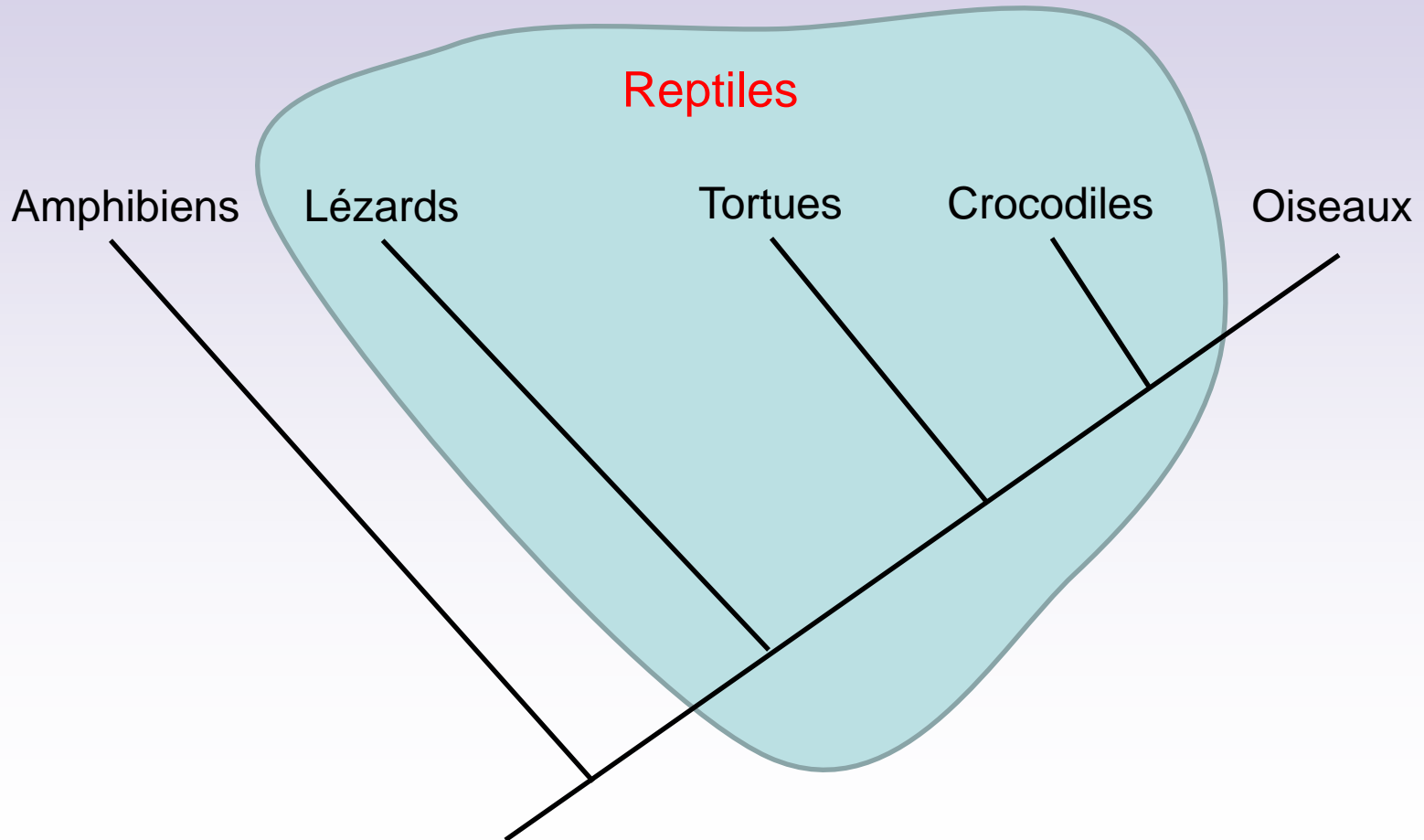
Les groupes 2

Un groupe **polyphylétique** ne contient pas l'ancêtre commun.

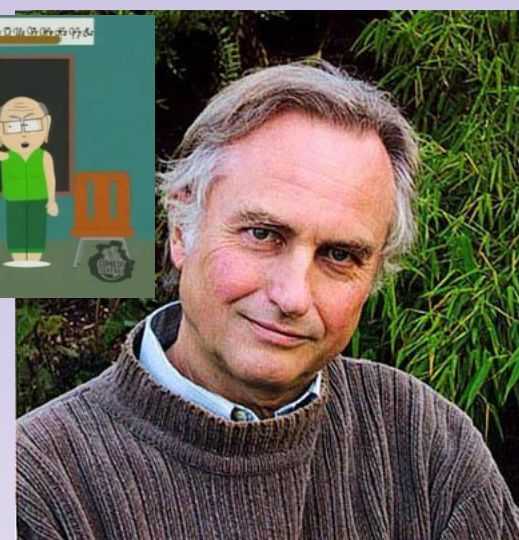


Les groupes 3

Un groupe **paraphylétique** contient l'ancêtre commun et seulement certains de ses descendants.



Charles Darwin
(1809-1882)

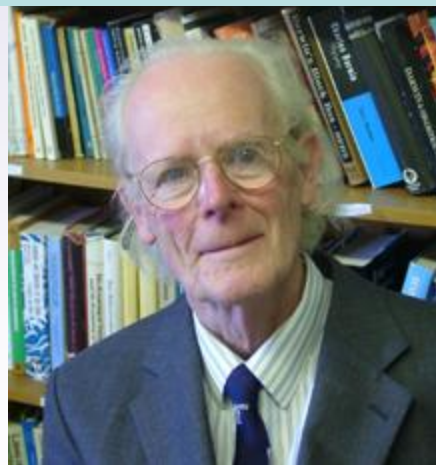


Richard Dawkins
(1941-)

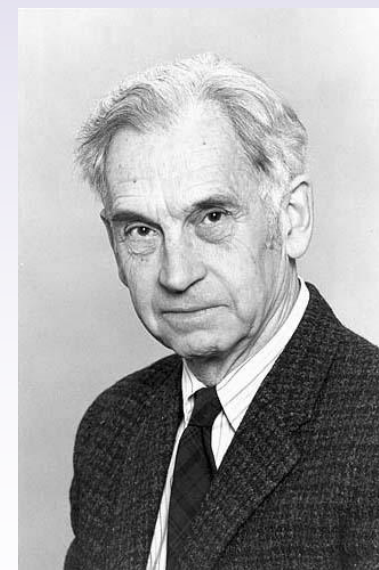
La Phylogénie Moléculaire



Theodosius Dobzhansky
(1900-1975)



John Maynard Smith
(1920-2004)



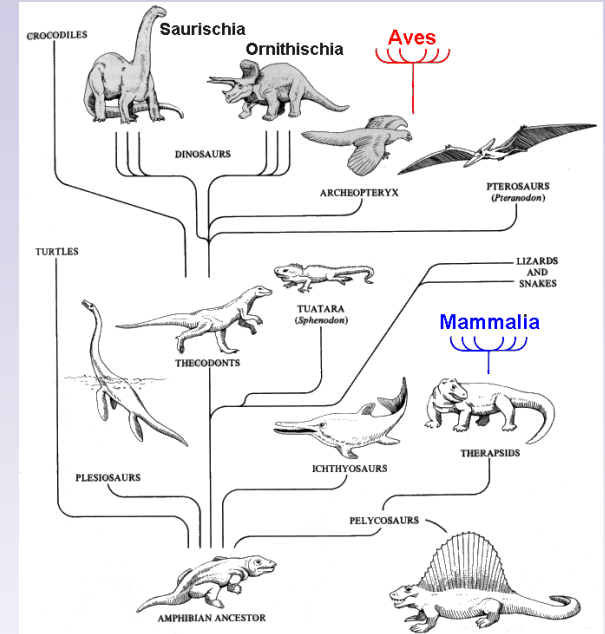
Ernst Mayr
(1904-2005) 34

Pourquoi réaliser une phylogénie?

- Histoire de l'évolution
- Evolution des caractères (ex: le bec des pinsons de Darwin)
- Ecologie (déplacement des espèces, relation hôtes-parasites)
- Epidémiologie
- ...



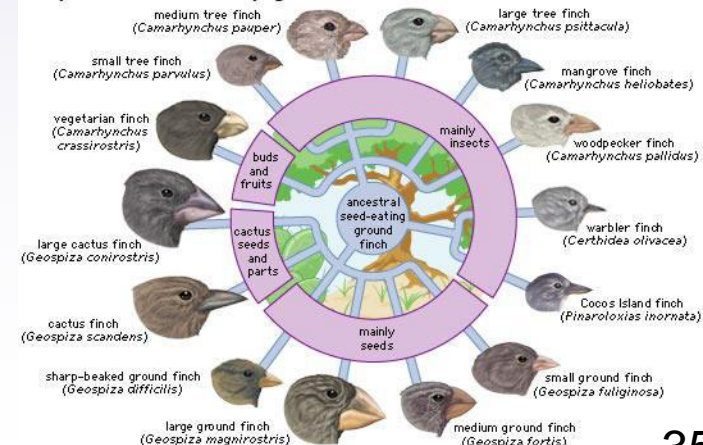
Mais d'où qu'elle vient la grippe A?



Deux domaines d'applications majeurs:

- Reconstruire l'évolution des taxons, caractères ou gènes
- Analyse de la vitesse d'évolution des caractères

Adaptive radiation in Galapagos finches



Pourquoi réaliser une phylogénie?

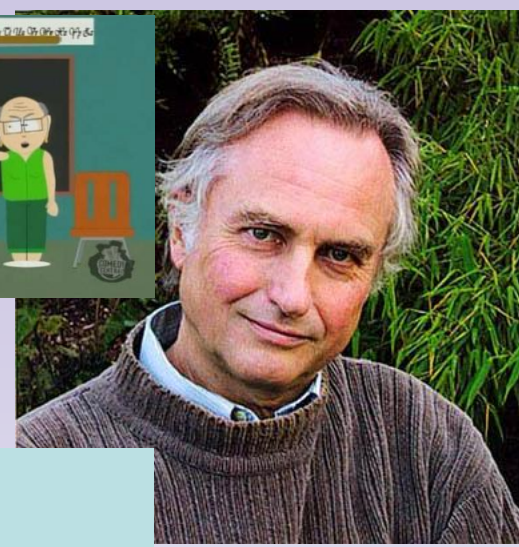
- Annoter les génomes (génomique fonctionnelle)
- Etudier les mécanismes de l'évolution moléculaire (génomique structurale)
- Comprendre la mise en place des plans d'organisation (EvoDevo)
- Caractériser les gènes de l'adaptation (amélioration des espèces domestiques)
- appréhender la biodiversité (gestion du patrimoine naturel)
- Reconstruire l'histoire des espèces (paléontologie)
- Caractériser la dynamique des interactions durables (épidémiologie, virologie, etc...)

Comment réaliser une bonne phylogénie?

- Bien choisir son jeu de données (bien connaître les séquences moléculaires) afin de minimiser le nombre d'analogies
- Bien aligner ses séquences moléculaires afin d'identifier quels caractères doivent être comparés à tel autre → identifier les caractères homologues
- Déterminer un bon modèle d'évolution pour les caractères (à quel vitesse évoluent-ils, sont ils indépendants?)
- Choisir une bonne méthode de reconstruction d'arbre (il existe différentes méthodes, dépendant du jeu de données)
- Evaluer ses résultats (l'arbre est-il **parcimonieux**?)

Rasoir d'Ockham : principe de raisonnement énonçant que « Les multiples ne doivent pas être utilisés sans nécessité ». Guillaume d'Ockham (XIVe siècle), frère franciscain et philosophe.

Charles Darwin
(1809-1882)

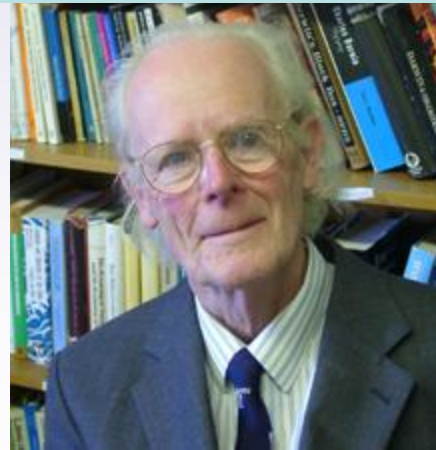


Richard Dawkins
(1941-)

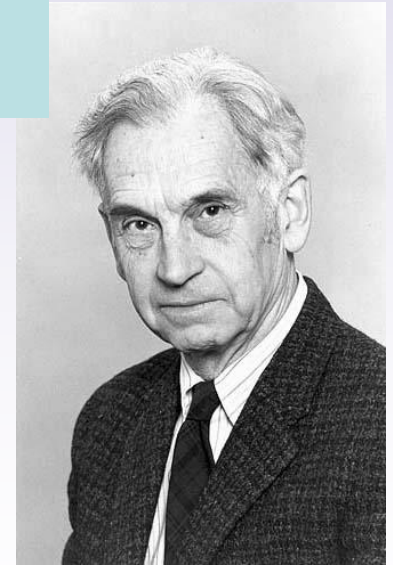
Un exemple de Phylogénie Moléculaire: le cas de l'énolase



Theodosius Dobzhansky
(1900-1975)



John Maynard Smith
(1920-2004)



Ernst Mayr
(1904-2005) 38

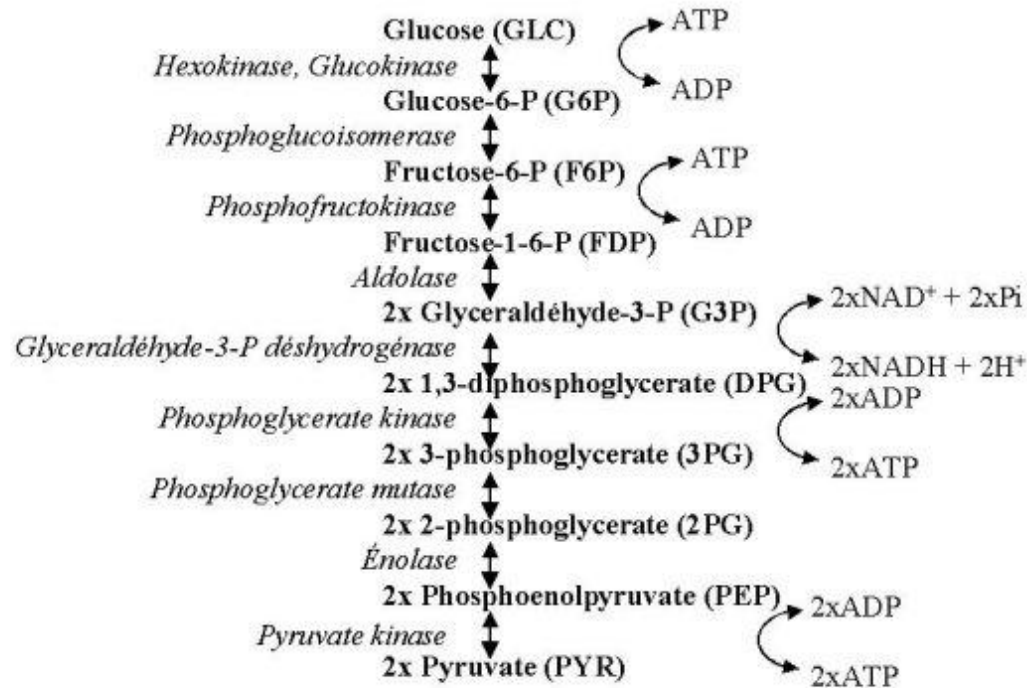
L'énolase 1

- L'énolase est une enzyme de la voie de la **glycolyse**.
- La voie de la glycolyse correspond à une série de réactions catalysées par des enzymes qui dégradent une molécule de **glucose** (6 carbones) en deux molécules de **pyruvate** (3 carbones)
- Chez les eucaryotes, cette transformation a lieu dans le cytosol de la cellule.
- Cette voie métabolique produit de l'énergie libre sous forme d'ATP → Conversion du glucose en énergie directement utilisable par la cellule.

L'énolase 2

énolase

La voie d'Embden Meyerhof-Parnas: la glycolyse



- L'ensemble des enzymes ayant la fonction « énéolase » chez les êtres vivants sont homologues entre elles → **descendent d'un ancêtre commun.**

L'énolase 3

- L'énolase est une protéine qui contient un peu plus de 400 acides aminés.
- L'ensemble de ces acides aminés est l'ensemble des caractères.
- Un alignement multiple permet d'identifier les caractères homologues entre les différentes espèces.
- Le but d'un alignement multiple est d'aligner entre elles toutes les séquences moléculaires afin de s'assurer que chaque site (position d'acide aminé dans le cas d'une protéine) choisi est homologue, c.a.d. hérité d'un ancêtre commun par descendance directe.

L'énolase 4

énolase

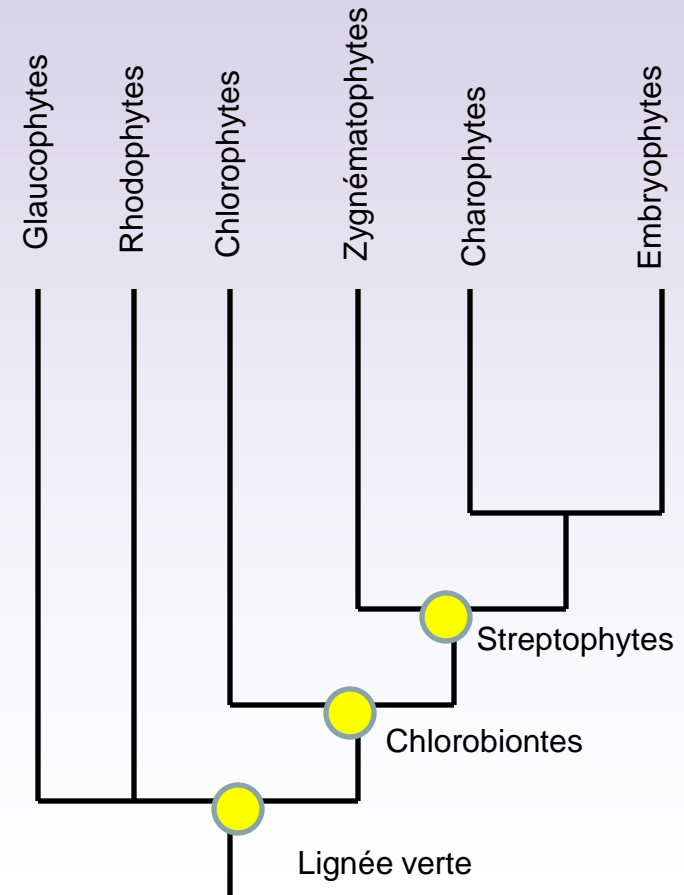
<i>Z. mays</i>	LGKGVLKAVSNVNNIIGPAIVGK--DPTEQVEIDNFMVQQLDGTSN EW GWCKQK LG ANAIL	Land Plants
<i>O. sativa</i>	LGKGVSKAVDNVNSVIAPALIGK--DPTSQAEIDNFMVQQLDGTK NE WGWCKQK LG ANAIL	
<i>R. communis</i>	LGKGVSKAVENVNSIIGPALIGK--DPTEQTALDNFMVQ EL DGTV NE WGWCKQK LG ANAIL	
<i>A. thaliana</i>	LGKGVSKAVGNVNNIIGPALIGK--DPTQQTAINFMV HE LDGTQ NE WGWCKQK LG ANAIL	Charophyte & Chlorarachnion
<i>C. corallina</i>	MGKGVLKAVSNVNDIIAPALIGK--DVTEQTAIDKFMV EL DGTQ NE WGWCKQ RL GANAIL	
<i>N. opaca</i>	MGKGVLKAVSNVNDVIAPALIGK--DPTEQTALDNFMV EEL DGTQ NE WGWCKQ RL GANAIL	
<i>N. obtusa</i>	MGKGVLKAVSNVNDIIAPAVIGM--DPADQTKIDELMVQQLDGTQY EW GWCKQK LG ANAIL	Alveolates
<i>Chlorarachnion</i>	MGKGVSKAVSNVNEVIGPALIGM--DPTDQKIDDKM VKEL DGSK NE WGW SK SD LG ANAIL	
<i>P. multimicron.</i>	LGKGVSKAVANVNEVIRPALVGK--NVTEQTKLDK SIVE QLDGSKNKYGW CK SK KL GANAIL	
<i>P. tetraurelia</i>	LGKGVAKAVANVNEVIRPALVGK--NVTEQTKLDK SIVE QLDGSKNKYG WS SK KL GANAIL	Chlorophytes
<i>P. Falciparum</i>	LGKGVQKAIKNINEI IAPKLIGM--NCTEQKIDNLMV EEL DGSK NE WGW SK SK KL GANAIL	
<i>T. Thermophila</i>	LGKGVLKAVNNVNTIIKPHLIGK--NVTEQEQLDKLMV EQL DGTKN QW GW CK SK KL GANAIL	
<i>T. bergeri</i>	LGKGVLKAVNNVNTVIRTALLGK--DVTHQEEIDKLMV EQL DGTKN QW GW CK SK KL GANAIL	Rhodophytes & Cryptomonads
<i>C. aqueous</i>	LGKGVLKAVNNVNTVIKPALVGL--SVVNQTEIDNLMVQQLDGTKN EW GW CK SK KL GANAIL	
<i>T. gondii</i>	LGKGVLNAVEIVRQEIKPALLGK--DPCDQKIDMLM VEQL DGTKN EW GYSK SK KLGANAIL	
<i>P. provasolii 2</i>	MGKGCSKAVANLNDIIAPALVGK--DPTQQKAIDDL MN KELDGTEN-----KGK LG ANAIL	Trypanosomes
<i>P. minor</i>	MGKSVEKAVDNINKLISPALVGM--NPVNQREIDNAMM-KLDGTDN-----KGK LG ANAIL	
<i>M. papillatus</i>	LGKGVDKAVANVKDKISEAIMGM--DASDQGA VD AKMI-ELDGT EG GF---KKN LG ANAIL	
<i>P. lanceolata</i>	LGKGVDKAVANVKDKIAPAI SGM --DAADQA AV DKMI-ELDGT EG GF---KKN LG ANAIL	Diplomonads
<i>R. salina</i>	LGKGVLKAVENVKSVIAPALAGM--NPVEQDA VD NKMIQ EL DGTPN-----KTK LG ANAIL	
<i>G. theta</i>	LGKGVSKAVKNVEEKIAPAIKGM--DPTDQEGIDKMI-EVDGTPN-----KTN LG ANAIL	
<i>T. cruzi</i>	LGKGC LN AVKNVNDVLPALVGK--DELQOSTLDKLMR-DLDGTPN-----KSK LG ANAIL	Amoeba
<i>T. brucei</i>	VGKGLQAVKNVNEVIGPALIGR--DELKQEELDTLML-RLDGTPN-----KGK LG ANAIL	
<i>H. inflata</i>	FGKGVQKALDNINKNIAPALIGM--DMCNQRAI DE KMQ-ALDGTENRT---FKK LG ANAVL	
<i>S. vortens</i>	AGKGV E KALNNIRTI IAPALIGM--DVTNQVAIDK KL E-EIDGTENKT---FKK I GANAAL	Fungi
<i>E. histolice</i>	GGKGVLKAVENVNTIIGPALLGK--NVLNQAEL DE MMI-KLDGTNN-----KGK LG ANAIL	
<i>M. balmamuthi</i>	LGKGVLKAVENVNKILAPKLIGL--DVTKQGEIDRLML-QIDGTEN-----KTH LG ANAIL	
<i>A. oryzae</i>	GGKGVLKAVENVNKT IAPAVIEENLDV KD QSKV DE FLK-KLDGSAN-----KSN LG ANAIL	Animals
<i>S. cerevisiae</i>	MGKGV L HAVKNVNDVIAPAFVKANIDV KD QKAV DD FLI-SLDGTAN-----KSK LG ANAIL	
<i>D. melanogaster</i>	HGKSVLKAVGHVNDTLGPELIKANLDV VD QASIDNFM I-KLDGTEN-----KSK FG ANAIL	
<i>P. monodon</i>	HGKSVFKAVNNVNSIIAPEIKSGLKVTQ Q KECDDFMC-KLDGTEN-----KSRL LG ANAIL	
<i>C. elegans</i>	LGKGVLKAVSNINEKIAPALIAKGF DV TAQKDI DD FMM-ALDGSAN-----KGN LG ANAIL	
<i>R. norvegicus</i>	MGKGVSKAVEHINKTIAPALVSK KL NV VE QE KI DQLMI-EMDGTEN-----KSK FG ANAIL	
<i>H. sapiens A</i>	MGKGVSKAVEHINKTIAPALVSK KL NV TE QE KI DKLMI-EMDGTEN-----KSK FG ANAIL	
<i>G. gallus A</i>	LGKGVSKAVEHVNKT IAPALISK NV NV VE QE KI DKLML-EMDGTEN-----KSK FG ANAIL	

L'énolase 5

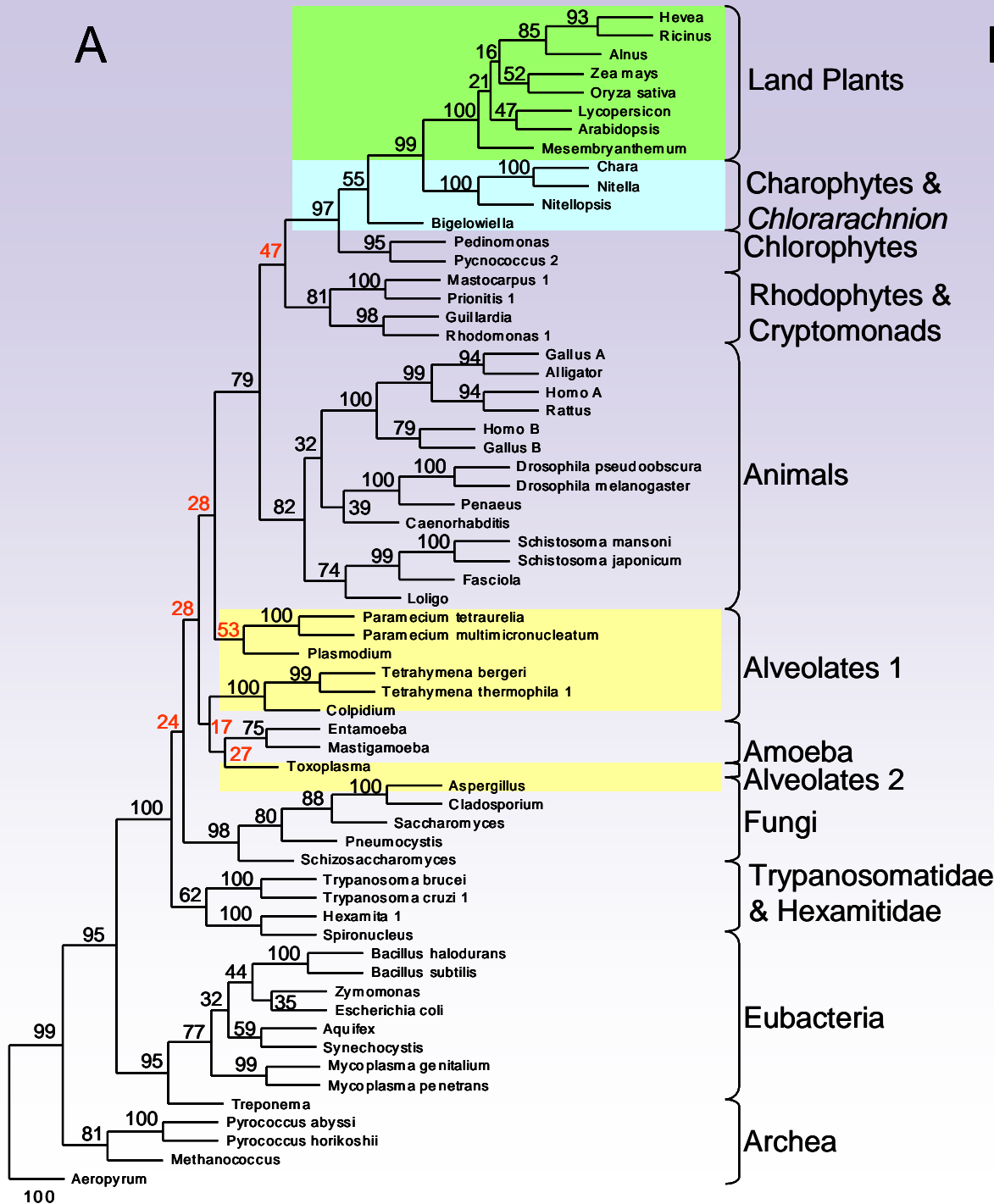
La lignée verte: monophylétique sur la base des gènes nucléaires, structures cellulaires. Ex: tous les organismes de la lignée verte possèdent des plastes à deux membranes, héritage d'une endosymbiose primaire.

Les Chlorobiontes: monophylétique, comprend les algues vertes et les plantes terrestres.

Les algues vertes se répartissent entre les chlorophytes ET les streptophytes (mais pas tous): groupes paraphylétiques



A



B

énolase

Sur cet arbre:

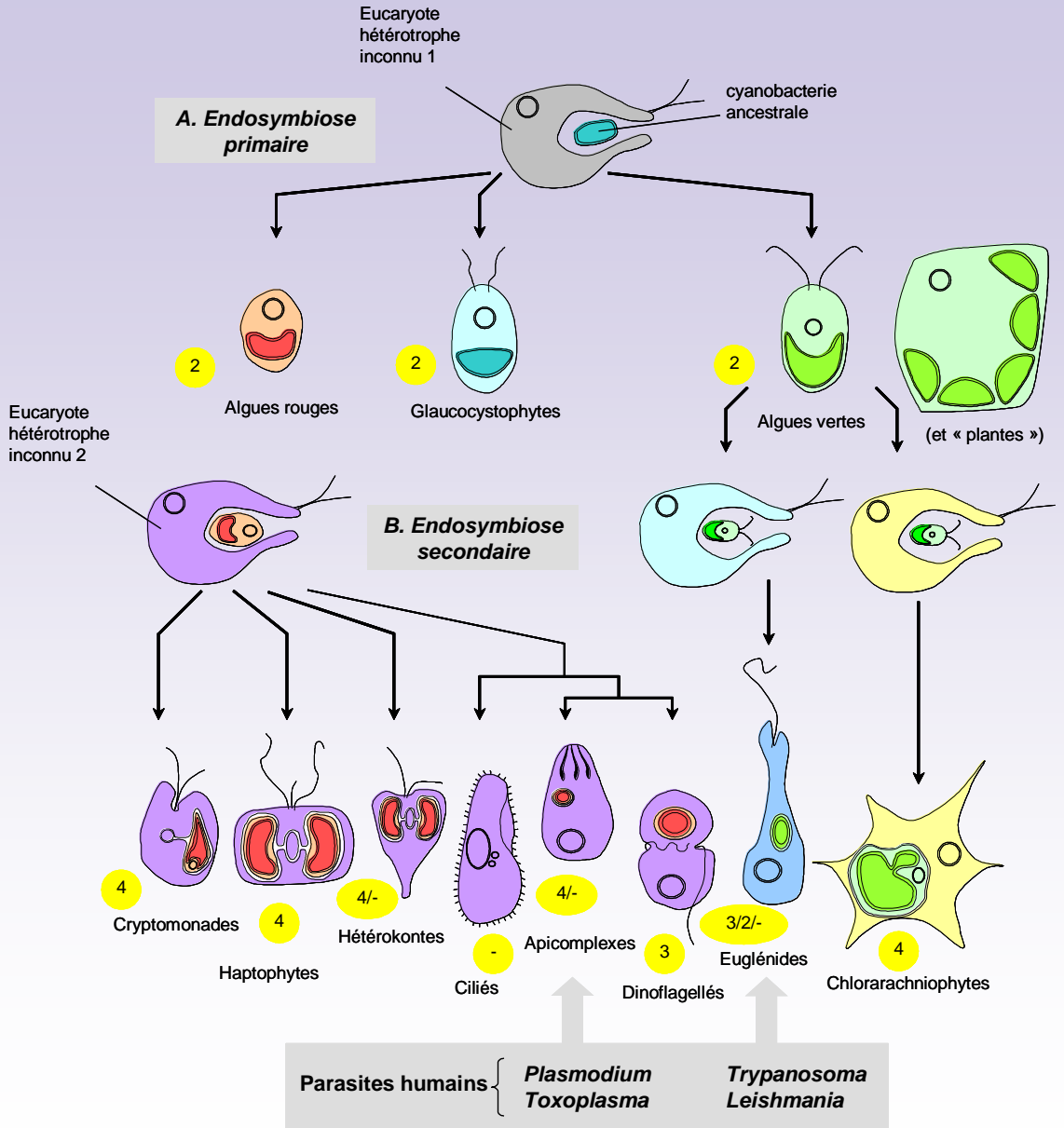
Plantes terrestres monophylétiques
 Les alvéolés loin des plantes terrestres
 et polyphylétiques

L'énolase 7

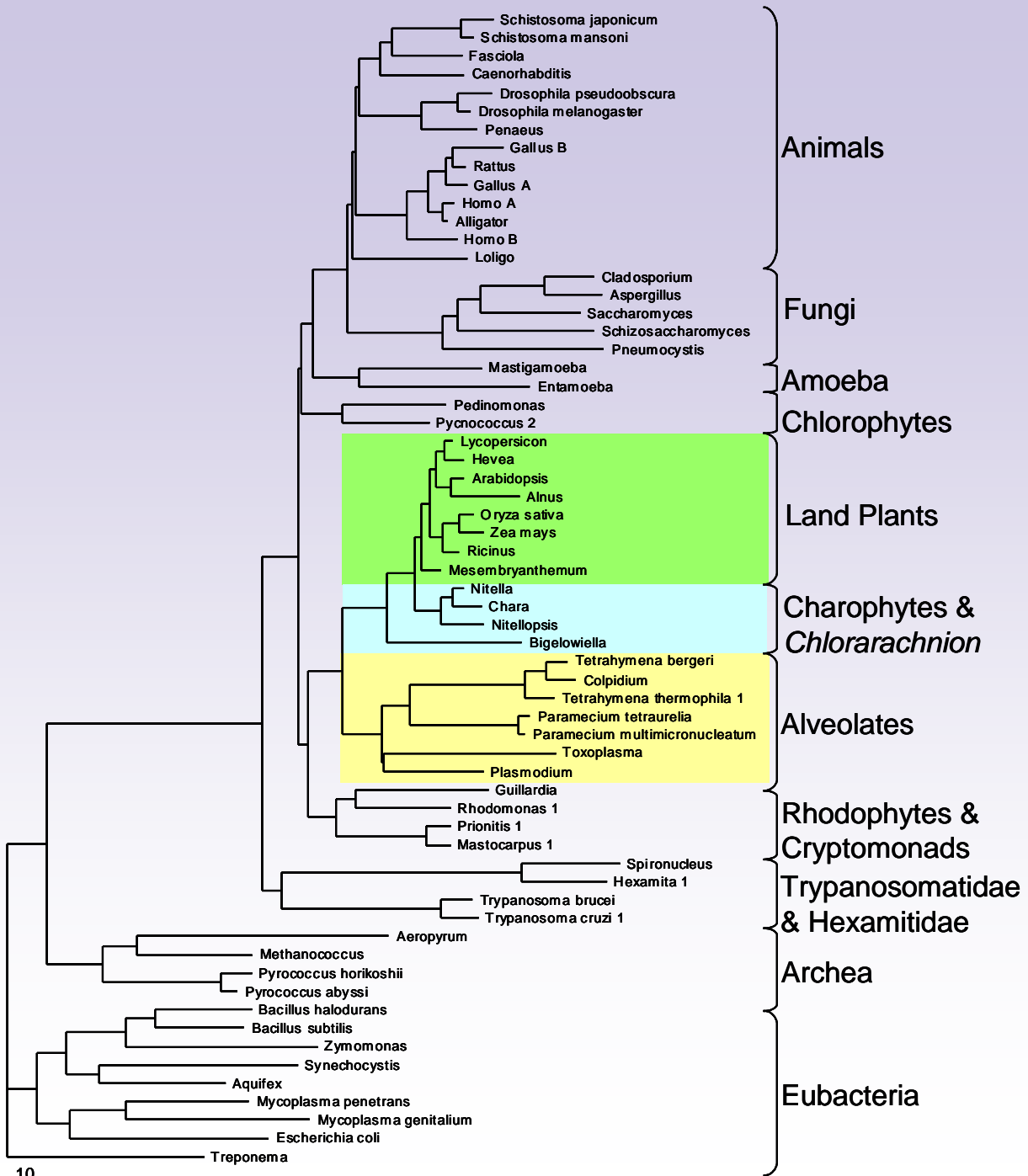
énolase

Les alvéolés:

- Groupe à l'histoire complexe mais partageant une histoire commune avec la lignée verte.
- Est-il possible que des gènes de la lignée verte soient plus proches qu'on ne le pense des alvéolés?
- Comment expliquer l'apparition de l'insertion à plusieurs moments dans l'évolution: contredit le principe de parcimonie!



x = nombre de membranes limitant le plaste



Changement de méthode:

En accord avec le principe de parcimonie

Références pour aller plus loin...

R. Dawkins. *'Le fleuve de la vie'*. Qu'es-ce que l'évolution?.
Ed. Hachette.

15 euros en librairie!

Stephen J. Gould. *'La vie est belle : les surprises de l'évolution'*. Ed. Points Seuil.

9 Euros, pas d'excuses...

Lecointre, G., Le Guyader, H. et Visset D. *'Classification phylogénétique du vivant'*. Ed. Belin.

Un livre magnifique sur la classification

S. Meyer, C. Reeb et R. Bosdeveix. *'Botanique. Biologie et physiologie végétales'*. Ed. Maloine.

cf. chapitre 8