BTS Diététique

3e édition

Tout en un !

Programmes de 1re et 2e années

Coord. Caroline **Melkonian**

Entraînement intensif

aux épreuves écrites et orales

Cours complet et astuces

Exercices et annales corrigés

Conseils méthodologiques

- *E1.1. Biochimie-physiologie*
- *E1.2. Aliments et nutrition*
- *E2. Bases physiopathologiques de la diététique*
- *E3. Économie et gestion*
- *E4. Présentation et soutenance de mémoire*
- *E5. Épreuve professionnelle de synthèse*

ellipses

BTS DIÉTÉTIQUE

3e édition

Tout en un !

Programmes de 1re et 2e années

Coord. Caroline **Melkonian –** Annelise Bocquet, Jessy Brutin, Saveria Colombani, Anne-Lise France-Goral

Entraînement intensif aux épreuves écrites et orales

Cours complet & astuces

Exercices et annales corrigés

Conseils méthodologiques

- *E1.1. Biochimie-physiologie* – **A. Bocquet**
- *E1.2. Aliments et nutrition* – **C. Melkonian, A.-L. France-Goral**
- *E2. Bases physiopathologiques de la diététique* – **J. Brutin**
- *E3. Économie et gestion* – **S. Colombani**
- *E4. Présentation et soutenance de mémoire* – **C. Melkonian**
- *E5. Épreuve professionnelle de synthèse* – **C. Melkonian, A.-L. France-Goral**

ellipses

ISBN 9782340-106734
Dépôt légal : août 2025
©Ellipses Édition Marketing S.A.
8/10 rue la Quintinie 75015 Paris



Le Code de la propriété intellectuelle et artistique n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article L. 122-4).
Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

www.editions-ellipses.fr

AVERTISSEMENT

Cet ouvrage est destiné aux étudiants préparant le diplôme de Brevet de Technicien Supérieur en Diététique (BTS Diététique).
Il s'agit d'un ouvrage de révision co-rédigé par une équipe d'intervenants enseignant dans des filières du BTS diététique. Chaque auteur intervient dans son domaine de compétence correspondant à son parcours professionnel. Les matières qui composent cet ouvrage reposent sur le référentiel national du BTS diététique. Vous y trouverez des rappels de cours, des exercices et des questions tirées d'annales afin de vous entraîner aux épreuves du BTS diététique, de vous aider lors de vos révisions et de maîtriser les bases de connaissance requises pour l'examen final.

Table des matières

U1.1 BIOCHIMIE-PHYSIOLOGIE 11

Partie 1 Biochimie 13
1. Structure et propriétés des biomolécules 14
2. Enzymologie 28
3. Introduction au métabolisme et à la bioénergétique 37
4. Les sucres et le métabolisme glucidique 44
5. Les lipides et le métabolisme lipidique 60
6. Les protéines et le métabolisme azoté 76
7. La bioénergétique 88

Partie 2 Physiologie 93
1. La cellule animale eucaryote 94
2. Les principaux tissus de l'organisme 101
3. La biologie moléculaire 126
4. Le système cardiovasculaire et la respiration 137
5. Les systèmes de régulation 158
6. Le système digestif 170
7. Le rein 189

Partie 3 Exercices de biochimie 193
1. Structure et propriétés des biomolécules 194
2. Enzymologie 195
3. Introduction au métabolisme et à la bioénergétique 196
4. Les sucres et le métabolisme glucidique 198
5. Les lipides et le métabolisme lipidique 199
6. Les protéines et le métabolisme azote 201

Corrigé des exercices 202

Partie 4 Exercices de physiologie 219
1. Problèmes de physiologie 220
2. Connaissances anatomiques 224
3. Questions ouvertes 227

Corrigé des exercices 229

U1.2 NUTRITION 243

Partie 1 Rappels de cours 245
1. Le besoin en protéines 246
2. Le besoin en lipides 247
3. Le besoin en glucides 248
4. Le besoin en eau 249
5. Les besoins en minéraux et oligoéléments 250
6. Le besoin en vitamines 253
7. Besoins nutritionnels du nourrisson et de l'enfant en bas âge 256
8. Alimentation de l'enfant et de l'adolescent 260
9. Besoins nutritionnels de la femme enceinte 265
10. Besoins nutritionnels de la femme allaitante 267
11. Besoins nutritionnels de la personne âgée 269
12. Besoins nutritionnels du sportif 272

U1.2 CONNAISSANCE DES ALIMENTS 275

Partie 1 Étude et exercices 277
1. Les produits laitiers 278
2. Les produits carnés 284
3. Les produits de la pêche 286
4. Les œufs 292
5. Les produits céréaliers 297
6. Les fruits et les légumes 301
7. Les produits sucrés 305
8. Les boissons 308
9. Les matières grasses alimentaires 312

DIÉTÉTIQUE THÉRAPEUTIQUE/RÉGIMES 315

Partie 1 Étude et exercices 317
1. Prise en charge diététique de la dénutrition 318
2. Pathologies de l'estomac 329
3. Pathologies de l'intestin 341
4. L'obésité 351
5. Les diabètes 353
6. Les glandes annexes 362
7. Pathologies cardiaques 364
8. Pathologie respiratoire : la mucoviscidose 370
9. Pathologies rénales 376

U2 BASES PHYSIOPATHOLOGIQUES DE LA DIÉTÉTIQUE 385

Partie 1 Voies aérodigestives supérieures 387
1. Cancer de l'œsophage 388
2. Reflux gastro-œsophagien et œsophagite 390

Partie 2 Estomac 392
1. Ulcères gastroduodénaux (UGD) 393
2. Gastrites chroniques 395
3. Tumeurs de l'estomac 397
4. Chirurgie gastrique 399

Partie 3 Intestin grêle, colon, rectum 401
1. Diarrhées aiguës et chroniques 402
2. Constipations 406
3. Colopathies fonctionnelles (syndrome de l'intestin irritable) et diverticuloses 408
4. Maladies chroniques inflammatoires de l'intestin (MICI) 411
5. Tumeurs colorectales et chirurgie 413

Partie 4 Foie, voies biliaires, pancréas 416
1. Hépatites : notions générales 417
2. Cirrhose hépatique 419
3. Stéatose hépatique non alcoolique 421
4. Tumeurs du foie, primitives et secondaires 423
5. Pancréatites 425
6. Tumeurs du pancréas exocrine et chirurgie du pancréas 429

Partie 5 Maladies nutritionnelles 432
1. Diabètes (type 1, type 2, gestationnel) 433
2. Obésité, chirurgie bariatrique 446
3. Maigreurs et dénutrition 452

Partie 6 **Rein** **456**
1. Insuffisance rénale chronique (IRC) 457
2. Dialyses et transplantation 460

Partie 7 **Maladies cardiovasculaires** **461**
1. Les dyslipidémies 462
2. L'athérosclérose 466
3. Insuffisance cardiaque 468
4. Hypertension artérielle 470
5. Accident vasculaire cérébral (AVC) 471

Partie 8 **Pédiatrie** **474**
1. Maladie cœliaque 475
2. Mucoviscidose 476
3. Intolérance au lactose 478
4. Allergie aux protéines du lait de vache 479
5. Maladies héréditaires du métabolisme et de la nutrition 480
6. Syndrome néphrotique de l'enfant 485

U5.2 TECHNIQUES CULINAIRES **487**

Partie 1 **Étude et exercices** **489**
1. La restauration collective 490
2. Les différents modes de cuisson 492
3. Les fruits 493
4. Les légumes 494
5. Les liaisons 495
6. Les féculents 496
7. Les œufs 497
8. Les pâtes sèches 498
9. La pâte à choux 499
10. Les pâtes levées à l'air 500
11. La pâte à crêpes 501
12. Les pâtes levées à la levure 502
13. Les viandes 503
14. Les poissons 504
15. Les farces 505
16. Les sauces 506
17. Les gélifiants 507
18. Régime pauvre en résidus 508
19. Régime pauvre en fibres 509
20. Régime riche en fibres 510
21. Régime normal léger 511
22. Régime à texture modifiée et enrichissement 512
23. Régime contrôlé en glucides 513
24. Régime hypocalorique 514
25. Régime contrôlé en sodium 515
26. Régime contrôlé en potassium 516
27. Régime sans gluten 517

Partie 2 **Corrigé des exercices** **518**

U3 ÉCONOMIE ET GESTION 531

Thème 1 Le contexte organisationnel de l'activité du diététicien 533
1. Qu'est-ce qu'une organisation ? 534
2. Les types d'organisation 535
3. L'impact du numérique sur les organisations 537

Thème 2 Le cadre juridique de l'activité 544
4. La notion de contrat 545
5. La notion de responsabilité 547
6. Les formes juridiques de l'organisation 550
7. Le choix de la structure juridique 555
8. Les régimes juridiques 557
9. Les relations de travail 558
10. Le dialogue social 562

Thème 3 La connaissance du marché 564
11. Les comportements du consommateur 565
12. La veille mercatique et commerciale 566
13. L'étude du marché 568
14. Approches, démarches et stratégies mercatiques 575
15. La politique produit 577
16. La politique prix 579
17. La politique de distribution 582
18. La politique communication 584
19. La relation client 586
20. La prise en compte des aspirations sociétales 588

Thème 4 Analyse de la performance de l'organisation 590
21. L'information financière 591
22. La tenue des comptes en partie double 592
23. Le processus achat/vente de biens et services 593
24. Le processus d'investissement/financement 595
25. Exercice comptable, inventaire et principes comptables 597
26. Évaluation des stocks à la clôture de l'exercice 598
27. Évaluation des immobilisations amortissables à la clôture de l'exercice 601
28. Dépréciation des actifs et provisions 603
29. Les documents annuels de synthèse 604
30. Analyse de la profitabilité 606
31. Analyse de la rentabilité 610
32. Analyse de la structure financière de l'entreprise 611
33. Le financement de l'entreprise 615
34. La gestion des stocks 617
35. Démarche budgétaire et gestion de la trésorerie 619
36. Le coût complet 624
37. Les coûts partiels 626
38. L'analyse des écarts 628

Thème 5 L'activité humaine 630
39. L'analyse des besoins en ressources humaines 631
40. Le recrutement 632
41. La gestion des compétences et l'employabilité 635
42. La communication des organisations 636
43. La communication au sein des groupes 638

U4 PRÉSENTATION ET SOUTENANCE DE MÉMOIRE 641

1. Les stages 642
2. Le mémoire 643

SUJETS ET CORRIGÉS 2024 ET 2025 645

Sujets et corrigés de l'épreuve 2024 646

1. U2 – Bases physiopathologiques · Sujet 647
2. U2 – Bases physiopathologiques · Corrigé 656
3. U1B – Alimentation et nutrition · Sujet 659
4. U1B – Alimentation et nutrition · Correction 666
5. U1A – Biochimie-Physiologie · Sujet 673
6. U1A – Biochimie-Physiologie · Corrigé 683
7. U3 – Économie-Gestion · Sujet 691
8. U3 – Économie-Gestion BTS · Corrigé 701

Sujets et corrigés de l'épreuve 2025 712

1. E1a – U11 : Biochimie-Physiologie · Sujet 713
2. E1a – U11 : Biochimie-Physiologie · Corrigé 723
3. E1B – U12 : Aliments et nutrition · Sujet 730
4. E1B – U12 : Aliments et nutrition · Corrigé 738
5. E2 – U2 : Bases physiopathologiques de la diététique · Sujet 743
6. E2 – U2 : Bases physiopathologiques de la diététique · Corrigé 760
7. E3 – U3 : Économie-gestion · Sujet 769
8. E3 – U3 : Économie-gestion · Corrigé 784
9. E5A – U51 : Épreuve professionnelle de synthèse étude de cas · Sujet 788
10. E5A – U51 : Épreuve professionnelle de synthèse étude de cas · Corrigé 800

U1.1

BIOCHIMIE–PHYSIOLOGIE



INTRODUCTION

La physiologie est une science qui étudie, de façon préférentielle, l'organisation et le fonctionnement des organismes vivants. Le terme « organisation » désigne la cytologie (l'étude de la cellule), l'histologie (l'étude des tissus) et l'anatomie (l'étude des organes et des organismes). Nous pouvons remarquer une complexité organisationnelle croissante : la cellule étant considérée comme la plus petite unité du monde vivant, elle est l'unité structurelle de base des tissus. Ces derniers vont s'agencer en organes qui s'organiseront pour constituer les différents systèmes de l'organisme. Les scientifiques estiment qu'un adulte, homme ou femme, normalement constitué est composé de quelque cent mille milliards de cellules différenciées et organisées selon leur rôle physiologique : structure, mobilité, communication, protection, reproduction, de réserve, de digestion…

À ce propos, le premier système que tout futur diététicien doit maîtriser est, bien entendu, le système digestif. Ce système est composé d'un tube – dit tube digestif –, du foie, du pancréas, de la vésicule biliaire, d'un réseau sanguin et lymphatique, le tout étant majoritairement localisé dans la cavité abdominale. Pour assurer la digestion des aliments, l'assimilation et le métabolisme des nutriments, l'ensemble des organes du système digestif est régulé, coordonné. Cette coordination s'effectue *via* le système nerveux et le système endocrinien, ce qui ajoute un niveau de complexité supplémentaire. Pour saisir la logique de cette organisation en « systèmes » et le fonctionnement des différentes unités structurales entre elles, il est nécessaire d'avoir de solides connaissances en biochimie.

En effet, la biochimie est une discipline appartenant au champ de la physiologie. Comme explicité ci-dessus, les différents systèmes de l'organisme communiquent pour coordonner leurs activités. Cette communication s'établit notamment grâce aux biomolécules, c'est-à-dire aux molécules du vivant. Or, la biochimie s'intéresse de très près à ces molécules et pour cause, « biochimie » signifie « chimie du vivant ».

Le monde vivant diverge du monde minéral par sa composition – le vivant est composé de molécules dites « organiques » ou « carbonées » – et, par les réactions chimiques qui s'y opèrent, réactions nécessitant généralement l'assistance de catalyseurs… d'origine organique également. La biochimie permet d'expliquer la structure des biomolécules, leurs rôles biologiques, les transformations moléculaires réalisées lors des processus cellulaires, les interactions entre les cellules et les organes, etc.

Dans un premier temps, nous poserons les bases de la biochimie, ce qui permettra d'étudier la structure des biomolécules. Nous verrons ensuite les principales réactions biochimiques qui se déroulent dans le corps humain, dont le métabolisme et la bioénergétique. Ensuite, nous entamerons l'étude de la physiologie, en commençant par la cytologie. Nous aborderons également l'étude des principaux systèmes du corps humain, en mettant un accent tout particulier sur la physiologie digestive. **Ces connaissances doivent néanmoins être étoffées en microbiologie et immunologie ainsi que sur la reproduction et l'embryologie**.

Partie 1
Biochimie

1. Structure et propriétés des biomolécules

Comme la très grande majorité des organismes vivants, le corps humain est composé essentiellement d'eau (65-70 %) et de molécules organiques agencées entre elles selon leurs propriétés et leurs fonctions. Ces biomolécules sont classées en quatre grandes catégories : les glucides ou sucres, les lipides ou corps gras, les protéines et les acides nucléiques. Il s'agit des briques élémentaires entrant dans la « construction » ou « édification » du corps humain. Bien qu'elles aient une nomenclature relativement barbare pour des non-initiés, la structure des macromolécules obéit à des règles plutôt simples.

A. La composition des biomolécules

La plupart des biomolécules étant formées de plusieurs dizaines ou centaines (voire même milliers) d'atomes, la biochimie effraie bon nombre d'étudiants. Cependant, aussi complexes et sophistiquées soient-elles, les biomolécules ne contiennent qu'un très petit nombre d'éléments atomiques différents. En effet, la très grande majorité des composés biochimiques est composée de **carbone** (C, Z = 6), d'**hydrogène** (H, Z = 1), d'**oxygène** (O, Z = 8) et d'**azote** (N, Z = 7). Pour schématiser, il est possible de dire que le corps humain est composé à 98 % de **C, H, O, N**... À ces quatre éléments fondamentaux s'ajoutent quelques atomes non métalliques comme le phosphore (P, Z = 15), le soufre (S, Z = 16), le chlore (Cl, Z = 17) et le calcium (Ca, Z = 20) et quelques atomes métalliques comme le sodium (Na, Z = 11), le magnésium (Mg, Z = 12), le potassium (K, Z = 19) et le fer (Fe, Z = 26).

Afin de structurer les biomolécules, **ces atomes interagissent entre eux en fonction de leur valence**, c'est-à-dire en fonction du nombre d'électrons pouvant être « échangés » avec un autre élément atomique (cf. tableau 1). Ainsi, l'hydrogène ne disposant que d'un seul électron, cet élément ne peut former qu'une seule et simple liaison avec un autre atome, C – H par exemple. L'oxygène et l'azote sont des atomes un peu particuliers. En effet, ils possèdent des électrons appariés et des électrons célibataires. En règle générale, les électrons appariés, représentés par des traits autour du symbole de l'élément atomique, ne sont pas impliqués dans les liaisons entre atomes. Seuls les électrons célibataires, schématisés par des points, sont impliqués dans les liaisons interatomiques. Possédant deux électrons célibataires, l'oxygène peut établir deux liaisons simples avec deux autres atomes (« C – O – H » par exemple) ou une liaison double avec un autre atome (« C = O » par exemple). L'azote possède trois électrons célibataires. Cet élément peut donc former trois liaisons simples (avec l'hydrogène par exemple, ce qui forme la molécule d'ammoniac NH_3), une liaison double et une liaison simple, ou une liaison triple. Par ailleurs, l'oxygène et l'azote sont des éléments très électrophiles, c'est-à-dire qui attirent les électrons à eux. Ces éléments ont donc tendance à polariser les liaisons interatomiques. Cette polarisation des liaisons interatomique est un phénomène important puisqu'elle permet de fonctionnaliser des groupements atomiques et elle explique bon nombre de leurs propriétés.

Tableau 1 : Représentation de Lewis des principaux atomes constituant les biomolécules

Symbole de l'atome	Représentation de Lewis	Valence – Nombre de liaisons
C (Z = 6)		Tétravalence – valence de 4 4 liaisons covalentes possibles
H (Z = 1)		Monovalence – valence de 1 1 liaison covalente possible

Symbole de l'atome	Représentation de Lewis	Valence – Nombre de liaisons
O (Z = 8)		Divalence – valence de 2 2 liaisons covalentes possibles
N (Z = 7)		Trivalence – valence de 3 3 liaisons covalentes possibles

L'élément le plus remarquable dans ce tableau est le carbone. Étant tétravalent, il peut former quatre liaisons covalentes avec d'autres atomes dont le carbone. Cela constitue les **chaînes carbonées**, c'est-à-dire le **squelette des biomolécules**. Par exemple, une molécule de glucose possède un squelette carboné composé de 6 atomes de carbone liés entre eux par simples liaisons covalentes.

Pour déterminer le nombre de carbones constituant le squelette d'une molécule, il faut connaître sa formule brute. En effet, **la formule brute d'une biomolécule renseigne sur sa composition atomique et sur leur nombre respectif**. Pour reprendre l'exemple du glucose, la formule brute de ce sucre est $C_6H_{12}O_6$. Ici, il y a 6 atomes de carbone, 12 atomes d'hydrogène et 6 atomes d'oxygène.

Néanmoins, la formule brute peut porter à confusion. En effet, il est courant que deux molécules différentes aient une formule brute identique. D'ailleurs, **des molécules ayant même formule brute mais des formules développées différentes sont appelées isomères**. Il existe plusieurs catégories d'isomères : des isomères de fonction, de position, de conformation, etc. Il y a donc pléthore de molécules isomériques. Par exemple, le glucose et le fructose ont même formule brute mais ce sont des isomères de fonction. Pour pallier l'abondance naturelle de ces isomères, les biochimistes privilégient une représentation des biomolécules par leur **formule développée plane**. En effet, **les formules développées explicitent la disposition interne des atomes constitutifs d'une molécule les uns par rapport aux autres**, ce qui permet de faire le distinguo entre deux isomères. Pour reprendre l'exemple du glucose et du fructose, seules les formules développées de ces composés permettent de les distinguer (cf. illustration 1).

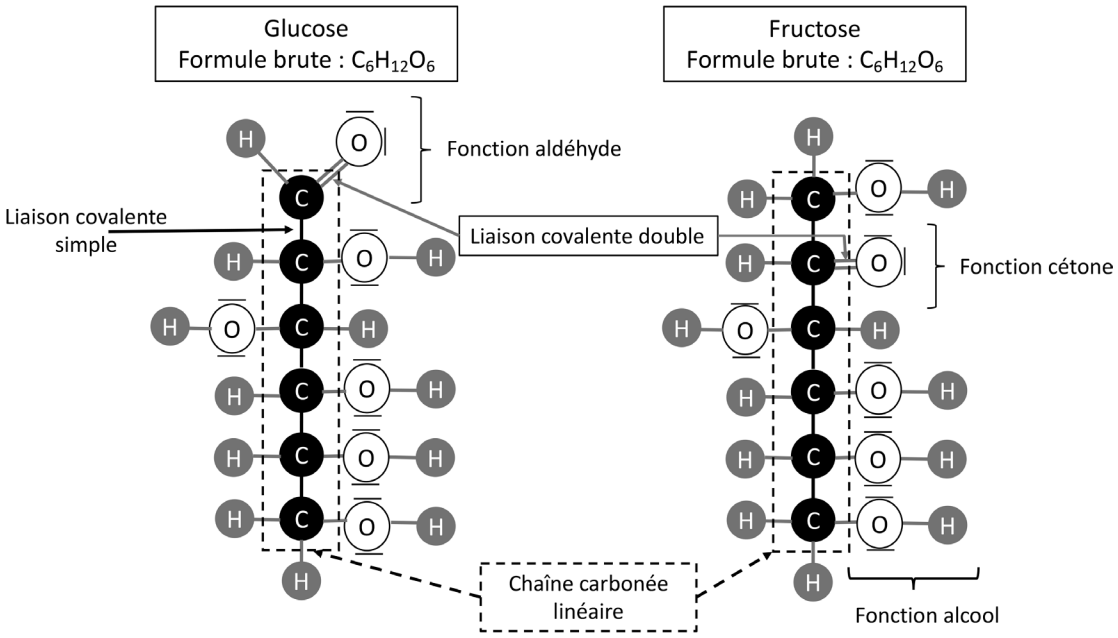


Illustration 1 : Deux isomères de fonction, le glucose et le fructose

B. La structure des biomolécules

1. Les chaînes carbonées

a. Les alcanes

Certaines molécules d'hydrocarbures possèdent une chaîne (ou squelette) carbonée simple : les atomes de carbones sont liés les uns aux autres par une seule liaison covalente. Il s'agit de composés appartenant à la famille des alcanes. Leur formule brute est $C_nH_{(2n+2)}$. Le méthane (CH_4), l'éthane (C_2H_6), le propane (C_3H_8) ou encore le butane (C_4H_{10}) appartiennent à cette famille (cf. illustration 2).

En étudiant la structure du butane, il est possible d'écrire deux formules développées : celle du butane et celle de l'isobutane. Donc, la famille des alcanes contient aussi des isomères. Ces isomères sont des hydrocarbures ramifiés et cette ramification provient de la **substitution** d'un hydrogène porté par un carbone de la chaîne principale – facilement repérable par sa longueur – par un groupement alkyle. Par exemple, sur l'isobutane ci-dessus, un atome d'hydrogène (H) est substitué par un groupement méthyl ($-CH_3$) sur le carbone 2 de la chaîne principale. Cette chaîne principale est un propane. D'où l'autre nomenclature de l'isobutane : le 2-méthylpropane.

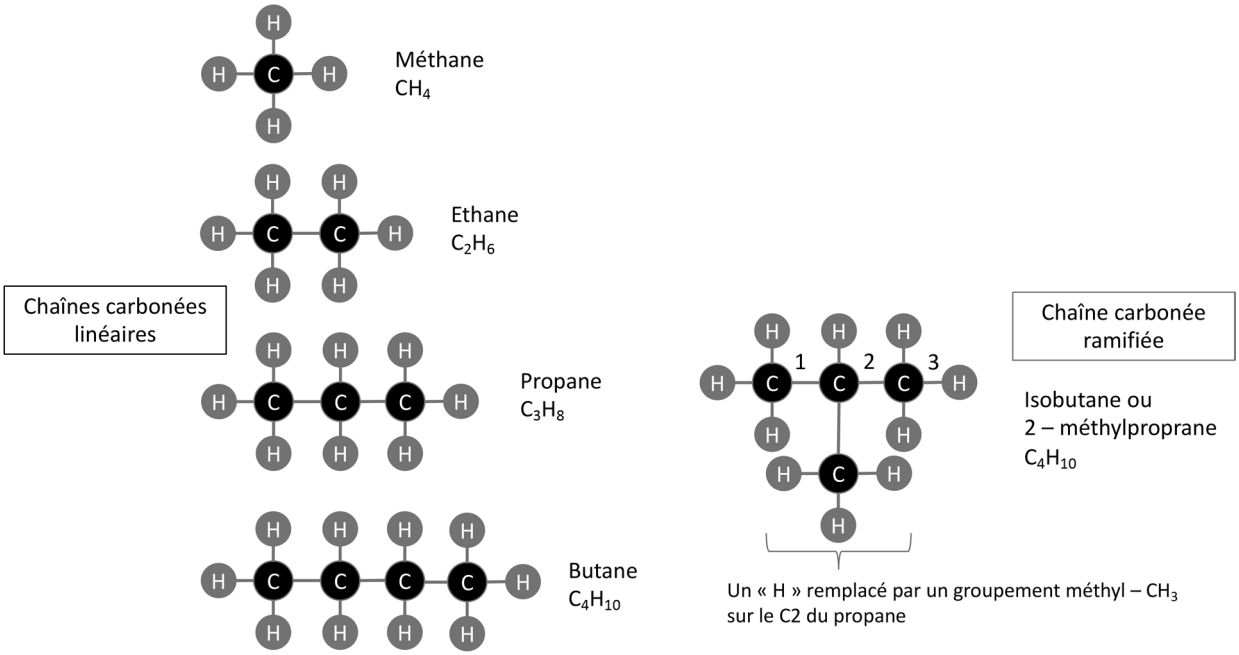


Illustration 2 : Structure des premiers alcanes

En employant la nomenclature référencée dans le tableau 2, il est possible de nommer les molécules. Pour se faire, il suffit de procéder comme ceci :

- Repérer la chaîne principale qui contient le plus grand nombre de carbone et nommer l'alcane ;
- Repérer les substituants alkyles et leur position sur la chaîne principale ;
- Nommer la molécule en précisant d'abord le numéro du carbone portant le groupement alkyle, puis le nommer ;
- Enfin, ajouter le nom de l'alcane.

Par exemple, le 3-éthylpentane possède un groupement éthyle sur le carbone 3 de sa chaîne carbonée (cf. illustration 3).

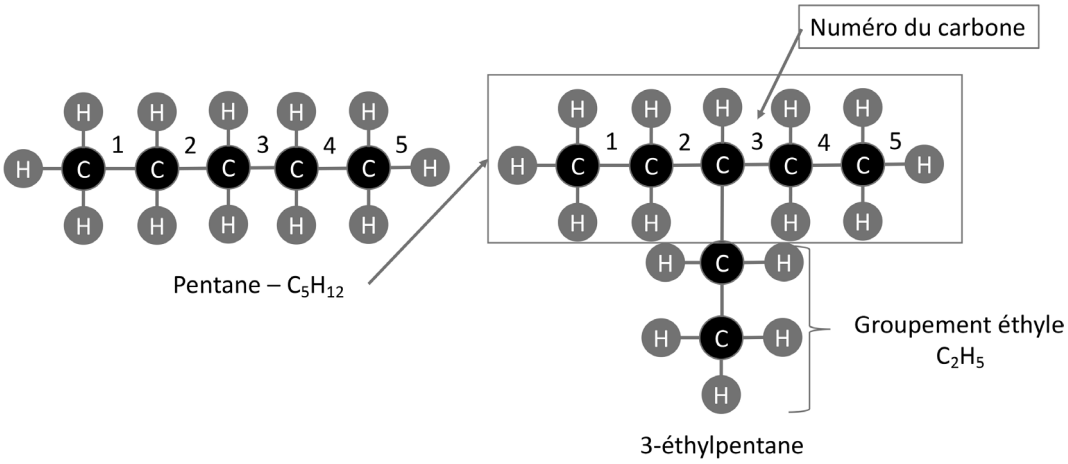


Illustration 3 : Structure du 3-éthylpentane

Tableau 2 : Nomenclature des principaux alcanes et radicaux alkyles associés

Nombre de carbone	Alcane (chaîne principale)	Alkyle (substituant)
1	Méthane – CH_4	Méthyle (-CH_3) ou Me
2	Éthane – C_2H_6	Éthyle (-C_2H_5) ou Et
3	Propane – C_3H_8	Propyle (-C_3H_7) ou Pr
4	Butane – C_4H_{10}	Butyle (-C_4H_9)
5	Pentane – C_5H_{12} – « pent » = 5	/
6	Hexane – C_6H_{14} – « hex » = 6	/
7	Heptane – C_7H_{16} – « hept » = 7	/
8	Octane – C_8H_{18} – « oct » = 8	/
10	Décane – $C_{10}H_{22}$	/
12	Dodécane – $C_{12}H_{26}$	Dodécyle
14	Tétradécane – $C_{14}H_{30}$	/
16	Hexadécane – $C_{16}H_{34}$	/
18	Octadécane – $C_{18}H_{38}$	/
20	Docosane – $C_{20}H_{42}$	/

Il est nécessaire de se familiariser avec la nomenclature de ces composés car ils sont retrouvés dans une catégorie importante de biomolécules : **les lipides**. En effet, la série des alcanes et des alkyles correspondants est également appelée **série aliphatique** ou **série grasse**. Cette série englobe aussi les **alcènes**, **des alcanes dits insaturés**.

b. Les alcènes

Les alcènes sont des hydrocarbures dont la caractéristique majeure se résume à la présence d'une ou de plusieurs insaturations sur leur chaîne carbonée (cf. illustration 4). **Cette insaturation provient de la formation d'une double liaison entre deux carbones (« –C = C– ») de l'alcane, entraînant la perte de deux hydrogènes, H**. Le méthane n'étant formé que d'un seul carbone, une insaturation est difficilement envisageable. En revanche, l'éthane peut devenir l'éthylène. Cette molécule est relativement simple mais cela se complique avec les hydrocarbures aliphatiques plus longs. En effet, plus le nombre de carbones augmente, plus les possibilités d'insaturation(s) augmentent. Ainsi un propane à 5 carbones peut présenter une ou deux insaturations. Et bien entendu, la position de ces doubles liaisons peut varier.

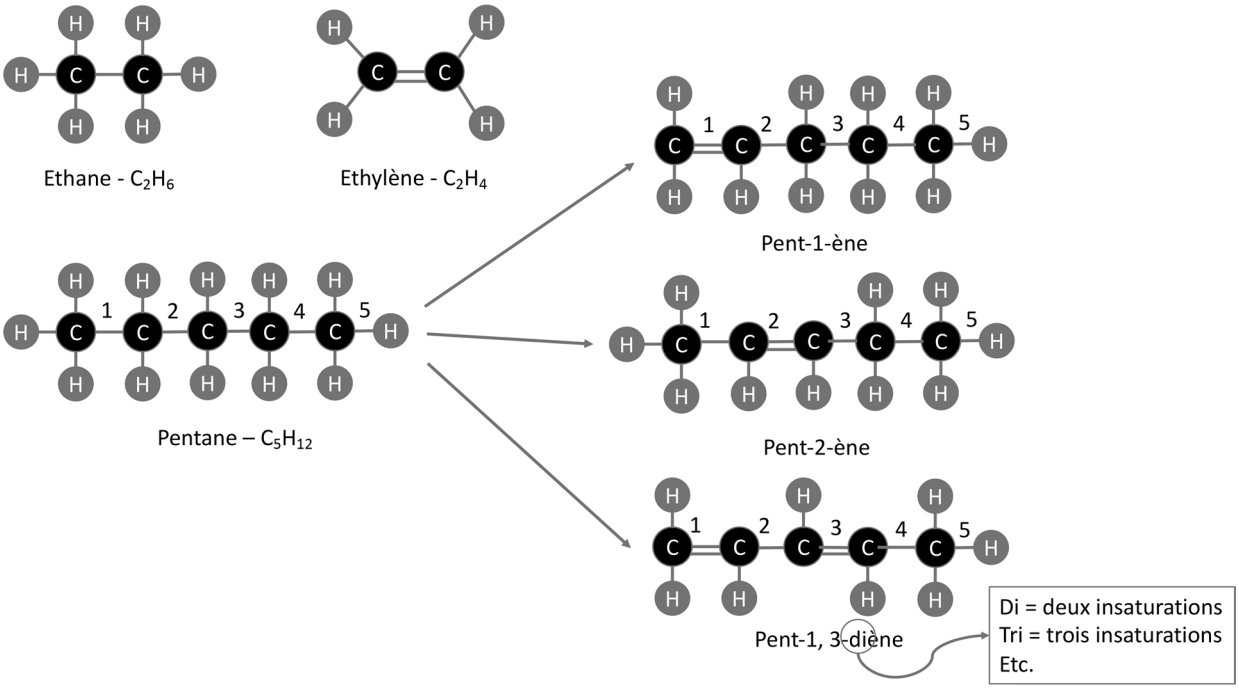


Illustration 4 : Structure des premiers alcènes

Pareillement, il est aisé de nommer ces composés, et voici la méthode :

- Numéroter les carbones constituant la chaîne principale et nommer l'alcane correspondant ;
- Repérer les insaturations ainsi que leur position sur la chaîne carbonée ;
- Attribuer le préfixe de l'alcane, y ajouter le ou les numéros des carbones insaturés et pour finir, y adjoindre le suffixe « –ène » accompagné du préfixe « –di, – tri, – tétra » en fonction du nombre d'insaturations.

Par exemple : le pent-1-ène possède une insaturation sur le carbone 1 du pentane et le pent-1,3-diène possède deux insaturations positionnées respectivement sur les carbones 1 et 3 du pentane.

a. Les composés cycliques

Il s'agit d'une série de composés organiques contenant un cycle, c'est-à-dire une chaîne carbonée repliée sur elle-même et fermée (cf. illustration 5). On distingue :

- Les **dérivés carbocycliques**, dont le cycle est constitué exclusivement de carbone, C. Il en existe trois catégories :

  - Les cycloalcanes, ayant pour formule brute C_nH_{2n}, structures saturées en hydrogène (H) ;
  - Les cycloalcènes, structures insaturées ;
  - Les cycles aromatiques ou arènes dont fait partie le benzène.
- Les **dérivés hétérocycliques** contiennent un ou plusieurs atomes différents du carbone. On retrouve fréquemment l'oxygène ou l'azote. Les noyaux hétérocycliques peuvent aussi s'associer avec d'autres cycles pour former des composés plus complexes comme les bases pyrimidiques qui constituent l'ADN.

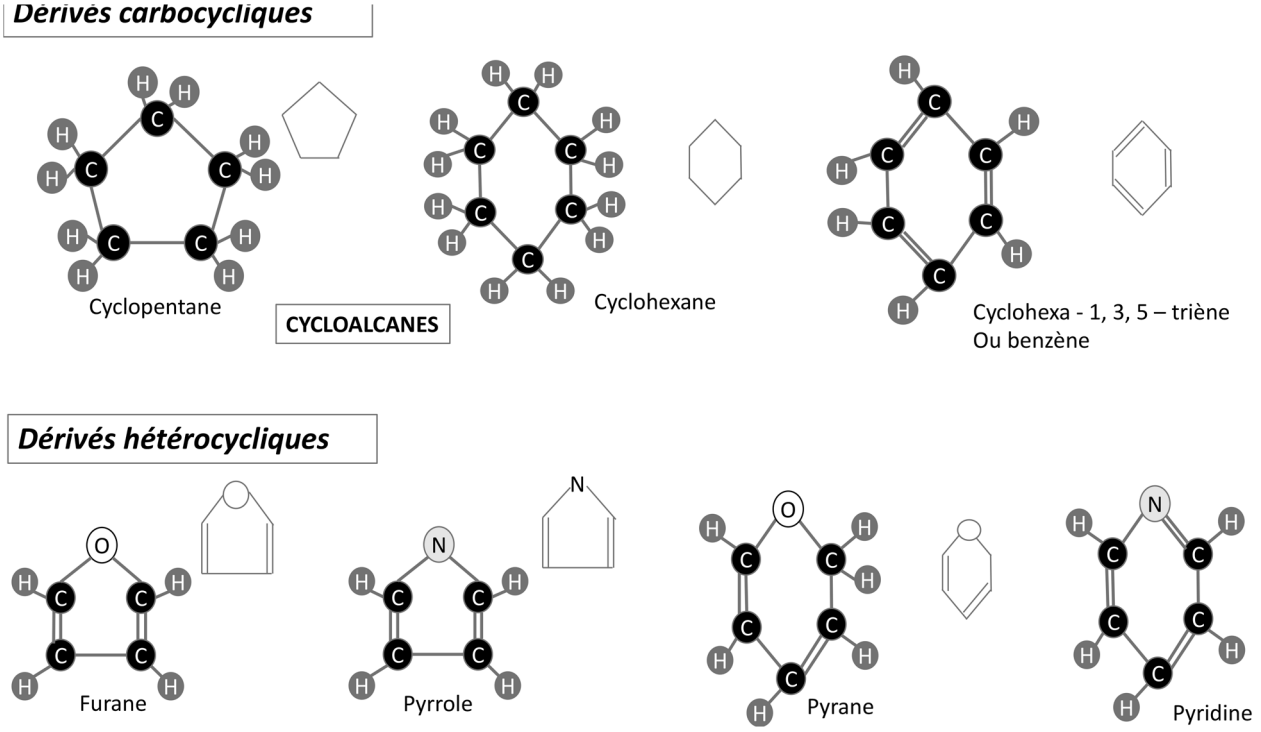


Illustration 5 : Structure des carbocycliques et d'hétérocycliques

2. Les principales fonctions des biomolécules et leurs réactivités

a. Les groupements atomiques fonctionnels : les fonctions

Si la chaîne carbonée détermine le squelette de la molécule, sa réactivité repose sur la présence d'un ou de plusieurs groupements fonctionnels. Ces groupements fonctionnels sont généralement constitués d'hétéroatomes comme l'oxygène, l'azote ou le soufre, greffés sur l'ossature hydrocarbonée de la biomolécule. On les appelle également « **substituants fonctionnels** » car ils se substituent à un hydrogène (H) de l'hydrocarbure. Dans la littérature, on les retrouve aussi sous le terme de « **fonctions** ». En effet, **les propriétés physiques et chimiques des biomolécules sont induites par ses fonctions**. Par exemple, le groupement « –OH » représente une fonction « alcool ». Toutes les biomolécules contenant le groupement « –OH » dans leur structure possèdent des propriétés analogues aux alcools, constituant ainsi une famille.

Bien entendu, **la majorité des biomolécules possèdent plusieurs groupements fonctionnels**. Et chacune de ses fonctions influence la solubilité, l'interactivité moléculaire, ses réactions chimiques, les points de fusion et d'ébullition, etc. **En somme, les groupes fonctionnels vont établir une carte d'identité physico-chimique de la biomolécule**.

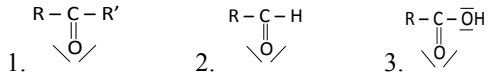
Ces groupements fonctionnels sont particulièrement réactifs car, soit ils possèdent beaucoup de charges négatives, c'est-à-dire des électrons (cf. tableau 1), soit ils en sont dépourvus. En effet, en raison de leurs configurations électroniques, les atomes d'oxygène (O, Z = 8), d'azote (N, Z = 7) et de soufre (S, Z = 16) vont attirer les doublets électroniques impliqués dans des liaisons covalentes à eux, créant ainsi des charges négatives partielles, notées δ– (centres nucléophiles), et des charges positives partielles, notées δ+ (centres électrophiles). Ce déséquilibre de charges va permettre aux molécules d'interagir et donc, soit de former des liaisons entre elles, soit de réagir chimiquement.

b. Les principaux groupements fonctionnels

b.1. Les groupements fonctionnels oxygénés

Ce sont des fonctions contenant un ou deux atomes d'oxygène lié(s) par simple ou double liaison covalente avec un atome de carbone. Dans cette classe fonctionnelle, il existe quatre grandes fonctions :

- La **fonction alcool**, également appelée groupement hydroxyle ou groupement « –OH » ;
- Les groupements **carbonyles** de type « –C = O ». Dans cette catégorie, il existe deux fonctions distinctes :
  - Les fonctions cétoniques ou « cétones » de structure (cf. 1. ci-dessous).
    R et R' (= radicaux) représentent soit des groupements alkyles, substitués ou non, soit d'autres groupements fonctionnels. Par exemple, pour le fructose, R = CH_2OH et R' = –CHOH–CHOH–CHOH–CH_2OH.
  - Les fonctions aldéhydiques ou « aldéhydes » de structure (cf. 2.).
    Pareillement, R est un radical représentant l'ensemble de la molécule auquel la fonction est rattachée. Par exemple, pour le glucose, R = –CHOH–CHOH–CHOH–CHOH–CH_2OH.
- La fonction carboxylique, ou acide carboxylique, « –COOH », de structure (cf. 3.) ;



Cette fonction s'ionise en perdant un hydrogène : « –COOH » ➡ « $–COO^-$ » + « H^+ ». Ce proton libéré va acidifier les solutions, d'où le qualificatif d'acide. **Un acide est une espèce chimique capable de perdre un H^+.**

▸ Trois fonctions liées par processus d'oxydoréduction

Bon nombre de voies métaboliques consistent à oxyder ou à réduire des molécules organiques. Il est donc important d'en comprendre le mécanisme global.

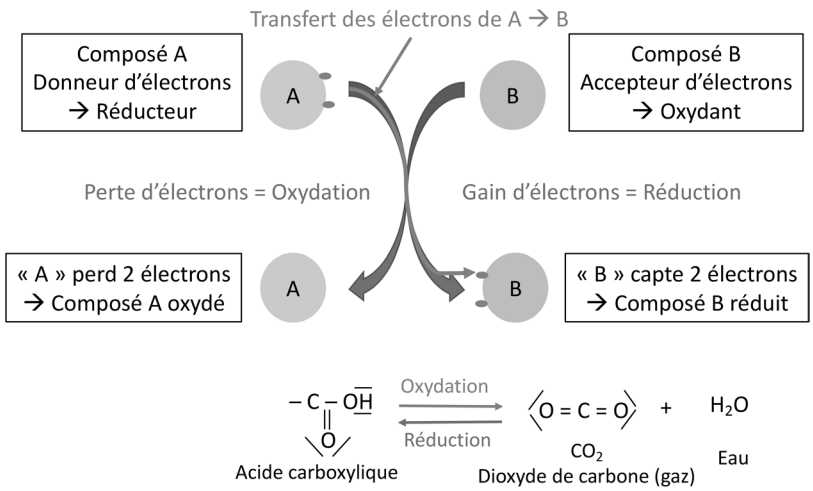


Illustration 6 :Principe de la réaction d'oxydoréduction

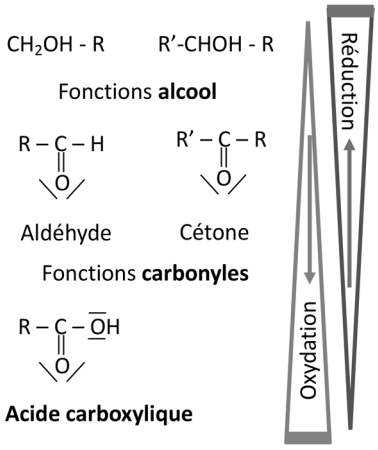
Pour faire simple, comme représenté dans l'illustration 6, la réaction d'oxydoréduction consiste à créer un flux d'électrons entre deux molécules : le composé A est un donneur d'électrons et le composé B est un accepteur d'électrons. Si A est un agent réducteur, B est un agent oxydant. Dans le processus d'oxydoréduction, A perd des électrons – on dit qu'il est oxydé – et B gagne des électrons – on dit qu'il est réduit.

Une petite précision s'impose : les processus d'oxydation ou de réduction ne concernent qu'un seul atome de la molécule, cet atome étant généralement un carbone de son squelette. En effet, il ne s'agit pas d'oxyder ou de réduire la totalité des atomes de la molécule. Qualifier les molécules de réduites ou oxydées est abusif mais il s'agit d'une pratique usuelle.

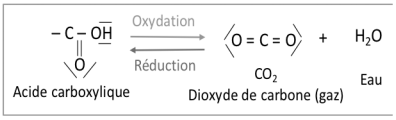
Par ailleurs, il est possible d'oxyder un atome de carbone par l'insertion d'un atome d'oxygène.

En effet, l'oxygène, très électronégatif, attire à lui les électrons de l'atome de carbone auquel il est attaché, créant ainsi une déplétion en électrons autour de cet atome. Ce carbone sera donc considéré comme oxydé. Et plus on lie un atome de carbone à des atomes d'oxygène, plus il sera oxydé.

En considérant les groupements alcool, carbonyles et d'acide carboxylique, il est possible de remarquer un degré d'oxydation croissant. Ces trois types de groupements sont donc liés par des réactions d'oxydoréduction, ce qui aura son importance dans l'étude des voies métaboliques.



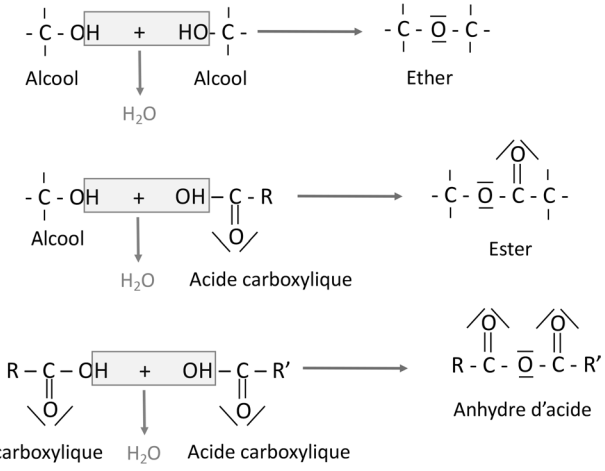
Bien entendu, la réduction ne s'arrête pas à la fonction alcool et l'acide carboxylique ne représente pas la fin des processus d'oxydation. En effet, **les cellules de notre organisme peuvent pousser l'oxydation jusqu'à la formation de dioxyde de carbone (CO_2) et d'eau (H_2O), pour avoir de l'énergie**. Il faut retenir que **l'oxydation est un processus de dégradation des molécules, les transformant à l'état de gaz et d'eau**.



Trois réactions importantes entre les groupements oxygénés

Les fonctions alcool, carbonylées et d'acide carboxylique vont interagir pour former trois grands types de composés : les éthers, les esters et les anhydres d'acide.

- Un éther est formé quand deux groupements hydroxyles (alcool) interagissent ;
- Un ester est le produit de la réaction entre un hydroxyle et un acide carboxylique ;
- Un anhydre d'acide est issu de la condensation de deux acides carboxyliques.



Remarque

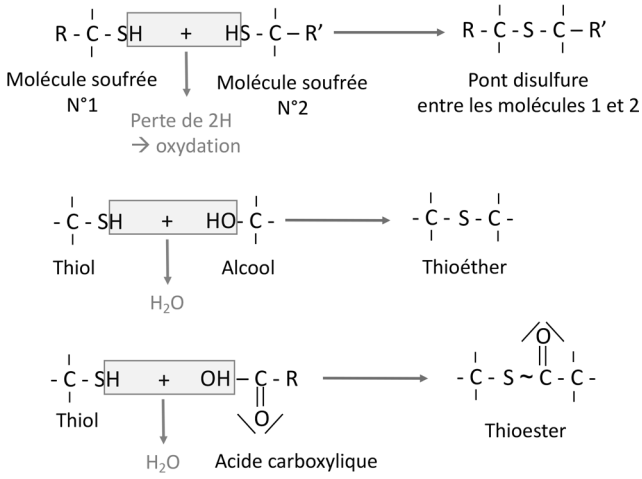
La dernière réaction survient aussi quand deux acides phosphoriques interagissent pour former une **liaison pyrophosphate**, une liaison très énergétique retrouvée dans la molécule d'ATP.

b.2. Les groupements fonctionnels soufrés

La majorité des molécules soufrées, désignées également sous le terme de « mercaptans », présente une fonction thiol (« –SH ») ou groupement sulfhydrile. Ces molécules sont facilement repérables dans la nomenclature : elles portent un suffixe « thio » ou « mercapto ».

La fonction thiol est intéressante sur deux aspects :

- Elle intervient dans la formation des ponts disulfures (notés « S–S ») qui lient deux atomes de soufre à la suite d'une oxydation de deux groupements « –SH ». Les ponts disulfures jouent un rôle essentiel dans la structure des protéines ;
- Elle permet la formation des groupements thioéthers, résultats de la condensation de molécules hydroxylées et de mercaptans, et la formation des **liaisons thioesters** dues à l'interaction entre une molécule d'acide carboxylique et une molécule soufrée.



Sans entrer dans les détails, la liaison thioester est importante car elle permet d'activer certaines molécules à des fins métaboliques.

b.3. Les groupements fonctionnels azotés

Dans l'organisme humain, deux fonctions azotées sont particulièrement importantes : l'**amine** et l'**amide**.

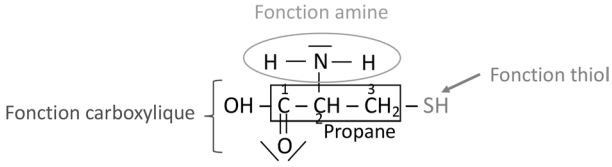
La fonction amine, de structure « $-NH_2$ » est retrouvée dans les **acides aminés**, principales briques moléculaires constitutives des protéines. Le groupement amide, de structure « $-CO-NH_2$ », est essentiellement retrouvé dans la **liaison peptidique** qui relie les acides aminés entre eux.

Il est à noter que la fonction amine s'ionise de la façon suivante : « $-NH_2$ » devient « $-NH_3^+$ ». Ce groupement capte un proton H^+. Il agit donc comme une base, à l'inverse de la fonction carboxylique.

c. La nomenclature des biomolécules et de leurs fonctions

Outre la structure carbonée, la nomenclature permet de repérer l'ensemble des fonctions portées par une molécule. Pour cela, la fonction est désignée par un suffixe ou un préfixe spécifique précédé du numéro du carbone auquel elle est rattachée.

Par exemple, l'acide 2-amino, 3-mercapto propanoïque représente la cystéine. C'est un propane possédant une fonction carboxylique sur son premier carbone, une fonction NH_2 sur le deuxième carbone et une fonction SH liée au troisième carbone.



Acide 2-amino, 3-mercapto propanoïque
Cystéine

Tableau 3 : Nomenclature des principales fonctions organiques

Fonctions	Suffixe	Préfixe
Acide carboxylique « –COOH »	Acide… – « oïque »	Carboxy –…
Aldéhyde « R–COH »	… – « al »	Formyl –…
Cétone « R–CO–R' »	… – « one »	Oxo –…
Alcool « –OH »	… – « ol »	Hydroxy –…
Amine « $–NH_2$ »	… – « amine »	Amino –…
Amide « $–CO–NH_2$ »	… – « amide »	Amido –…

À partir de là, il est possible de décortiquer toutes les molécules et d'en mémoriser la structure. Les quatre grandes catégories de biomolécules composant la majeure partie du corps humain sont :

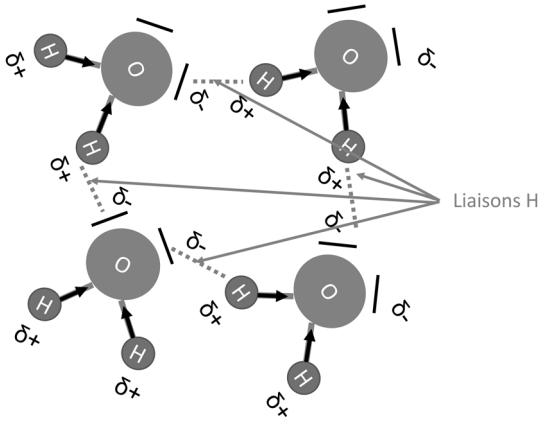
- Les sucres, des molécules possédant plusieurs fonctions alcool et une fonction carbonyle, soit aldéhydique soit cétonique ;
- Les acides aminés qui, comme leur nom l'indique, possèdent au minimum un acide carboxylique et une amine. Ces acides aminés constituent l'ensemble des protéines des organismes ;
- Les lipides, une famille très diversifiée mais dont la caractéristique majeure est d'avoir un squelette hydrocarboné très développé ;
- Les bases azotées, des hétérocycles constituant les acides nucléiques et dont l'agencement ordonné définit l'information génétique ;
- Le décodage des fonctions permet aussi de comprendre comment sucres, protéines, lipides et bases azotées interagissent entre elles et leur environnement, c'est-à-dire l'eau. Grâce à ces interactions, ces quatre catégories de biomolécules vont constituer les cellules, puis les tissus, puis les organes, pour enfin bâtir les systèmes et l'individu en totalité.

d. Les liaisons faibles ou les interactions entre les biomolécules

Il existe quatre grandes catégories d'interactions : les liaisons « hydrogène » ou liaison H, les liaisons de Van der Waals (VDW), les interactions hydrophobes et les liaisons ioniques. Les liaisons ioniques ont déjà été décrites. Elles ne sont donc pas abordées dans cette partie.

d.1. Les liaisons H

Elles sont la conséquence directe des liaisons covalentes polarisées. Pour mémoire, les hétéroatomes, tels que l'oxygène et l'azote constituant des groupements fonctionnels, sont très électronégatifs et ils attirent les électrons des liaisons covalentes créant des charges partielles δ+ et δ–. Les molécules fonctionnalisées se retrouvent donc polarisées. Elles sont également connues sous le terme de « molécules polaires ». Les charges partielles opposées s'attirant, ces molécules polaires créent des interactions faibles entre elles. Ces interactions sont les liaisons « hydrogène ». Il se forme alors un véritable réseau moléculaire constituant un édifice supramoléculaire.



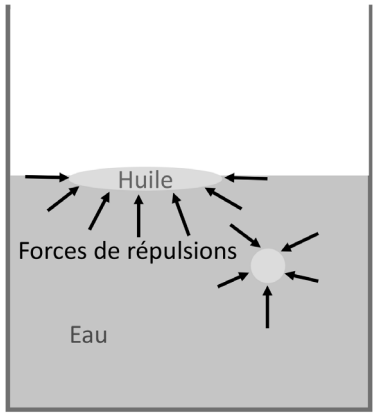
Molécules d'eau liées entre elles par des liaisons faibles de type hydrogène

La molécule d'eau étant polarisée, les molécules polaires sont généralement solubles dans ce solvant. De ce fait, les molécules polaires sont dites « hydrophiles », c'est-à-dire « aimant l'eau ».

d.2. Les interactions hydrophobes

Les biomolécules étant structurées par des hydrocarbures (alcanes ou alcènes), elles possèdent en général une partie polaire et une partie apolaire, la partie polaire étant due aux groupements fonctionnels. **La partie apolaire est constituée du squelette carboné de la molécule**. Si la partie polaire se dissout bien dans l'eau, **la partie apolaire est repoussée par l'eau. Elle est dite hydrophobe**.

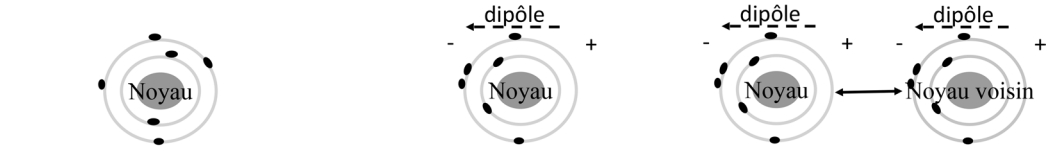
Les molécules contenant une partie hydrophile et une partie hydrophobe sont qualifiées de molécules « **amphiphiles** ». Pour gérer ces deux pôles opposés, ces molécules se positionnent toutes en **regroupant les parties apolaires entre elles**, laissant leur partie hydrophile en contact avec l'eau. **Les interactions hydrophobes ne sont pas dues à des attractions mais, au contraire, à des forces de répulsion exercées par l'eau**. Un exemple classique illustrant ces forces de répulsion : les gouttelettes d'huile sur l'eau. L'huile est constituée de lipides, des composés à longue chaîne hydrocarbonée apolaire. Elle n'est donc pas miscible dans l'eau. Les forces hydrophobes vont lui conférer une forme de sphère ou de cercle.



Mise en évidence des forces hydrophobes

d.3. Les liaisons de Van der Waals

Les liaisons de Van der Waals se produisent aussi bien dans les molécules polaires que dans les molécules apolaires. Pour résumer, il s'agit **d'interactions produites par des déséquilibres transitoires dans la répartition des électrons autour des noyaux atomiques**. Il arrive que, sur une courte période, les électrons d'un atome ne se répartissent pas de façon homogène mais se concentrent à un endroit de la périphérie. Il se crée alors l'équivalent des charges partielles moléculaire, un dipôle. Les électrons de cet atome peuvent momentanément influencer les électrons de l'atome voisin. Deux dipôles de charges opposées s'attirent, créant ainsi les forces de Van der Waals.



Répartition homogène des électrons — Répartition irrégulière des électrons — Interactions de Van der Waals

C. Les isoméries

Si la réactivité des biomolécules repose essentiellement sur les groupements fonctionnels, l'isomérie leur confère certaines propriétés physiques. Pour mémoire, deux composés ayant même formule brute mais des formules développées planes différentes sont des isomères. Il existe globalement deux catégories d'isomérie : une **isomérie de constitution** et une isomérie optique, encore appelée **stéréo-isomérie**.

1. L'isomérie de constitution

L'isomérie de constitution est très simple à se représenter. En effet, dans ce cas de figure, la structure des deux isomères est différente. Par conséquent, les isomères de constitution sont également appelés isomères de structure. Par exemple, le butane et l'isobutane sont des isomères de structure (cf. illustration 2).

2. La stéréo-isomérie

La stéréo-isomérie est plus complexe à décrire. Dans ce cas de figure, l'agencement spatial des atomes au sein des isomères est identique mais leur orientation dans l'espace est différente. Les stéréo-isomères, également appelés isomères optiques, sont de deux types : les isomères de configuration et les isomères de conformation. Cependant, seule l'isomérie de configuration sera abordée car l'isomérie de conformation ne présente que peu d'intérêt pour les diététiciens.

a. La configuration des biomolécules

La configuration d'une biomolécule permet de représenter sa formule développée plane en indiquant l'orientation spatiale de tous les atomes mais sans prendre en compte les diverses possibilités de rotation autour des liaisons simples. En effet, les liaisons covalentes simples ne figent pas la molécule dans l'espace, les atomes tournant autour.

Remarque
Le vivant est par définition vivant… La biologie, la physiologie, la biochimie sont des sciences qui étudient les phénomènes ou les molécules à un instant donné, t. Néanmoins, il faut toujours garder à l'esprit que les phénomènes bougent, évoluent.

Pour indiquer l'orientation spatiale des molécules, il suffit de se représenter la molécule dans un plan, les groupements étant positionnés soit en avant de ce plan (trait épais, en forme de petit triangle), dans le plan (trait fin) ou en arrière du plan (trait en pointillé) (cf. illustration 7).

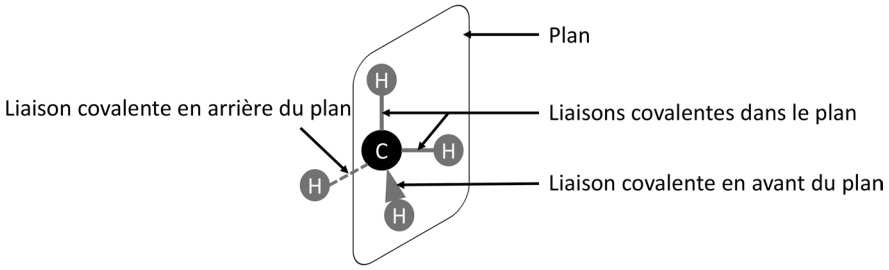


Illustration 7 : Représentation spatiale des biomolécules

Ces principes de base posés, il est possible d'étudier les deux grands types d'isomérie de constitution : **l'isomérie cis-trans et l'énantiomérie**.

b. Les isomères cis-trans

Généralement, une isomérie cis-trans résulte de la répartition des atomes attachés autour d'une double liaison ou d'un cycle. Dans cet ouvrage, seul l'agencement des atomes autour d'une double liaison est abordé puisqu'il concerne une catégorie importante de biomolécules : les acides gras insaturés.

Dans la forme cis, les groupements atomiques sont orientés de la même façon. En faisant passer un axe au travers de la double liaison, on observe que les groupements sont situés du même côté. Il s'agit de la forme la plus répandue des acides gras insaturés.

En revanche, la forme trans implique que les groupements atomiques sont disposés de part et d'autre de cet axe.

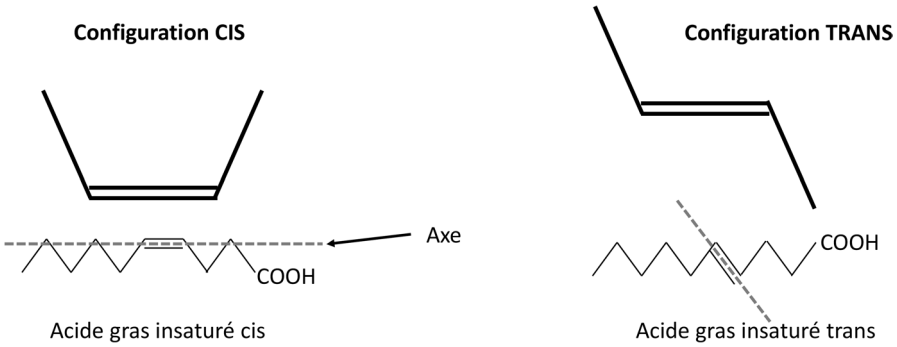


Illustration 8 : Deux isomères de configuration, cis et trans

c. L'énantiomérie

Par définition, **deux énantiomères sont deux molécules isomères, image l'une de l'autre dans un miroir**. Cela entraîne la caractérisation de deux composés : **l'énantiomère D** (D pour « dexter » qui signifie droit) et **l'énantiomère L** (L pour « laevus » qui signifie gauche). Pour les différencier, il suffit de regarder de quel côté, droit ou gauche, se situe le groupement prioritaire. Généralement, le groupement prioritaire est un groupement fonctionnel de type hydroxyle ou amine, l'hydroxyle primant sur l'amine (l'oxygène étant plus « lourd » que l'azote). La majorité des acides aminés et des sucres possèdent des énantiomères D et L. Bien que la série L existe, les sucres étudiés dans cet ouvrage sont sous la forme D – on parle du D-glucose, du D-galactose, etc. De plus, notre organisme n'utilise que des acides aminés de la série L car ceux de la série D ne sont pas reconnus par nos enzymes. Néanmoins, les acides aminés de la série D sont rencontrés en microbiologie car ils entrent dans la constitution de la paroi bactérienne.

L'énantiomérie est induite par la présence d'un carbone asymétrique au sein de la molécule. Un carbone asymétrique est un atome de carbone possédant quatre substituants ou résidus différents. Un carbone asymétrique induit la formation d'un centre de chiralité dans une biomolécule. On dit qu'un composé est chiral quand lui-même et son image dans un miroir ne sont pas superposables. Pour illustrer ce principe de chiralité, il suffit de regarder les mains d'un individu. La main droite est image de la main gauche dans un miroir. Mais ces deux images ne sont pas superposables.

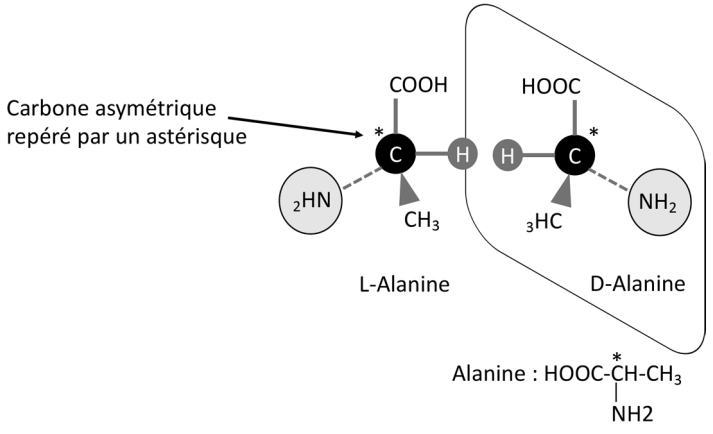


Illustration 9 : Alanine D et L

Par ailleurs, les énantiomères D et L sont des inverses optiques. En effet, les molécules chirales diffèrent par leur pouvoir rotatoire (ou « activité optique »). Il s'agit de la capacité d'une substance à dévier la trajectoire d'un faisceau de lumière polarisée d'un certain angle. Si le plan oscillatoire est dévié vers la droite, on accompagne la notation de l'énantiomère d'un signe +. S'il est dévié vers la gauche, le signe est négatif. **Dans tous les cas, il ne faut pas confondre série D et L avec le pouvoir rotatoire**. En effet, le D-fructose dévie la lumière polarisée vers la gauche et on le note D (–) – fructose. En revanche, le D-glucose dévie la lumière polarisée vers la droite, d'où sa notation D (+) – glucose.

De plus, un mélange d'un énantiomère D et de son correspondant L en quantités égales entraîne la formation d'une solution optiquement inactive. Il s'agit d'un mélange racémique, noté DL.

d. Les diastéréoisomères

Les autres isomères de configuration sont appelés diastéréoisomères. Ce sont les **épimères** et les **anomères**. Ils possèdent tous au moins deux carbones asymétriques. Ils divergent par leurs propriétés physico-chimiques et leur activité optique. En biochimie humaine, les épiméries et les anoméries concernent essentiellement les oses (ou glucides simples).

- **L'épimérie :** Deux composés se différenciant par la configuration absolue d'un seul carbone asymétrique sont des épimères. Par exemple, le D-galactose est l'épimère du D-glucose car ils divergent au niveau du quatrième carbone asymétrique.
- **L'anomérie :** Cette diastéréoisomérie provient de la cyclisation des composés glucidiques. En effet, la cyclisation fait apparaître un nouveau carbone chiral que l'on appelle **carbone anomérique**. Ce carbone anomérique peut porter sa fonction hydroxyle en position α, vers le bas, ou en position β, vers le haut. Ceci est très important pour la formation des liaisons osidiques, en α ou en β, et pour l'hydrolyse enzymatique de ces liaisons.

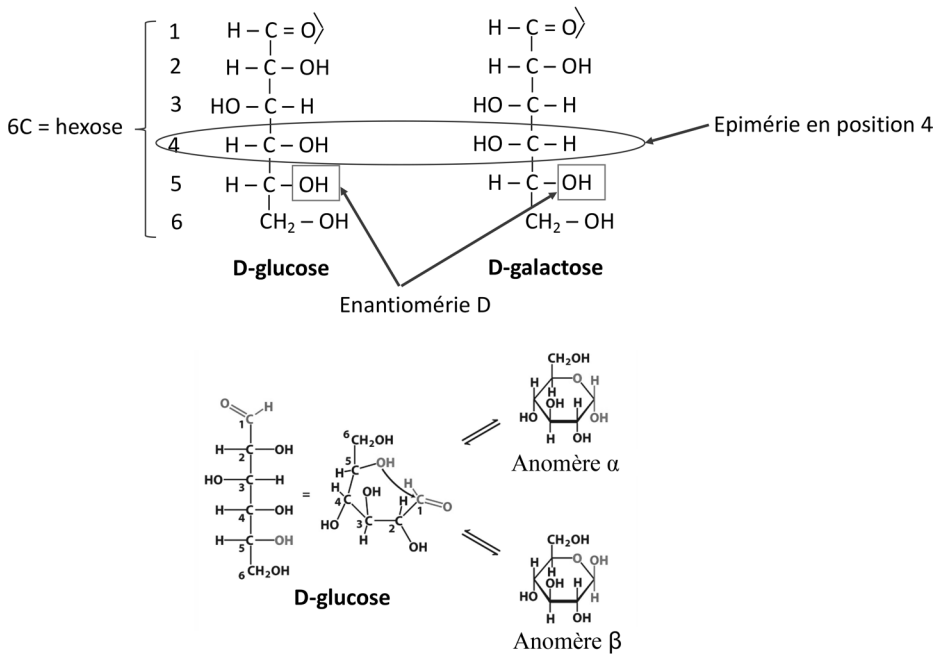


Illustration 10 : Anomérie et épimérie

2. Enzymologie

A. Les enzymes, des protéines réactionnelles

1. Cinq réactions fondamentales

Les mécanismes physiologiques et cellulaires reposent sur des réactions biochimiques très diverses. Néanmoins, il est possible de regrouper l'ensemble de ces réactions en six grandes catégories, toutes représentées dans le tableau 4 :

- **Les réactions d'oxydoréduction**, déjà étudiées dans le chapitre précédent ;
- **Les réactions de transfert** dans lesquelles des fonctions sont transférées d'une molécule à une autre ;
- **Les réactions de condensation** au cours desquelles des liaisons covalentes se forment entre molécules avec un départ d'eau ;
- **Les réactions d'hydrolyse** qui permettent de rompre les liaisons formées précédemment par hydratation (ajout d'une molécule d'eau) ;
- **Les réactions de biosynthèse et de clivage** qui consistent également à former ou à rompre des liaisons intermoléculaires mais sans faire intervenir l'eau. Ces réactions peuvent être ou non consommatrices d'énergie, donc dépendantes ou non de l'ATP ;
- **Les réactions d'isomérisation** qui permettent de modifier la configuration des molécules.

Tableau 4 : Les six grandes catégories de réactions enzymatiques

Classes	Schéma de la réaction	Sous-classes importantes
1. Oxydoréductases	Réaction d'oxydoréduction A + B ⇌ A + B Red 1 Ox 2 Ox 1 Red 2	Déshydrogénases = enlève deux hydrogènes (H) Oxydases – Peroxydases Réductases
2. Transférases	Réaction de transfert A–B + C ⇌ A–C + B	Aminotransférases = transfert d'amine (NH2) Phosphotransférases = transfert de phosphates (P)
3. Hydrolases	Réaction d'hydrolyse A–B + H_2O ⇌ A–H + B–OH	Estérases = hydrolyse des liaisons esters Glycosidases = hydrolyse des liaisons glycosidiques Peptidases = hydrolyse des liaisons peptidiques
4. Lyases = Synthases	Réaction de biosynthèse, non ATP dépendante A + B ⇌ A–B	C-C lyases = liaison carbone-carbone C-O lyases = liaison carbone-oxygène C-N lyases = liaison carbone-azote
5. Les isomérases	B A B ⇌ A B B	Epimérases Cis-Trans isomérases Transférases intramoléculaires
6. Ligases	Réaction de biosynthèse, ATP dépendante A + B + ATP ⇌ A–B + ADP + Pi	C-C ligases C-O ligases C-N ligases...

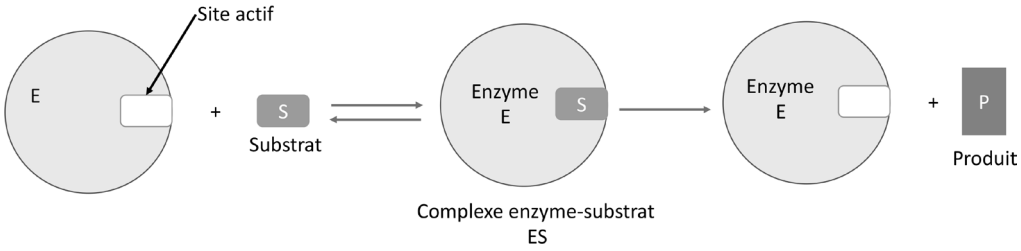
Il est possible d'inclure une sixième catégorie : **les réactions acidobasiques** qui reposent sur des échanges de protons, H^+. Pour mémoire, un acide est une espèce chimique capable de libérer un H^+ en solution et une base est une espèce chimique capable de capter un H^+ en solution. Cependant, les réactions acidobasiques sont différentes des cinq réactions répertoriées ci-dessus car elles se déroulent spontanément et sans assistance enzymatique. En effet, **les cinq grandes catégories précitées se produisent difficilement de façon naturelle : il leur faut des enzymes**.

2. Définition et propriétés des enzymes

Par définition, les enzymes sont des catalyseurs de réactions biochimiques. Plus précisément, une enzyme est une protéine permettant de catalyser, c'est-à-dire accélérer, les réactions chimiques sans en modifier les résultats finaux. Les enzymes agissent en très **faible concentration**.

Comme toutes les protéines, elles ont une **conformation tridimensionnelle (3D) qui leur confère un site de fixation pour leur substrat**. Ce site de fixation, également appelé **site actif**, est l'endroit où l'enzyme se lie par liaisons faibles avec son réactif, le substrat, grâce à la complémentarité de forme. Le substrat, généralement noté S, est la molécule qui subit l'action catalytique de l'enzyme pour la transformer en produit, P. L'enzyme, notée E, se retrouve intacte à la fin de la réaction.

L'équation de la réaction peut s'écrire ainsi : $E + S \leftrightarrows ES \rightarrow E + P$



Grâce à leur site actif, les enzymes possèdent une double spécificité réactionnelle :

- **Une spécificité de substrat** : Une enzyme donnée n'agit que sur un substrat ou un type de substrats. En effet, **cette spécificité peut être étroite**. Par exemple, l'uréase ne catalyse que l'urée, dissociant la molécule en dioxyde de carbone et en ammonium ($(NH_2)_2CO \rightarrow CO_2 + 2\ NH_3$). **Ou cette spécificité peut être large**. Par exemple, une protéase hydrolyse les liaisons peptidiques liant les acides aminés d'une protéine ou d'un peptide. Cette spécificité permet de désigner des catégories enzymatiques en employant le nom de leur substrat auquel le suffixe –« ase », suffixe généralement usité pour identifier les enzymes, est ajouté. Substrat : Urée → Enzyme : Uré**ase**. Substrat : Protéines → Enzymes : protéin**ases**.
- **Une spécificité d'action** : Une enzyme ne peut réaliser qu'un seul type de réaction. En reprenant les cinq réactions de base précitées, il est possible de retrouver les six principales classes d'enzymes. Ces catégories sont à l'origine de la nomenclature officielle des enzymes.

Par ailleurs, la nature protéique des enzymes leur confère d'autres caractéristiques. L'une d'entre elles est l'existence d'**isoenzymes**. Comme bon nombre de protéines, **les enzymes sont constituées de plusieurs unités, protéiques ou non, liées les unes aux autres par diverses liaisons, faibles ou fortes. Les isoenzymes sont des enzymes constituées d'unités différentes mais elles catalysent une même réaction. La répartition tissulaire de ces isoenzymes est également spécifique**. Par exemple, la lactate déshydrogénase (LDH) – une oxydoréductase impliquée dans le métabolisme glucidique – est relativement ubiquitaire. La LDH est constituée de quatre unités (tétramère) issues du réarrangement de deux structures protéiques de base, structures encore appelées monomères, de type H ou M. La LDH possède cinq isoenzymes réparties de façon préférentielle dans l'organisme :

La LDH-1 est constituée de 4 unités de type H (H4) et elle est essentiellement présente dans le tissu cardiaque ; la LDH-2, de formule H3M1, est essentiellement synthétisée dans le système réticulo-endothélial ; la LDH-3, H2M2, est retrouvée dans les poumons ; les LDH-4 (H1M3) et LDH-5 (M4) sont produites respectivement par les reins ou par le foie et les muscles.

De plus, les enzymes peuvent appartenir soit à la catégorie des **holoprotéines**, molécules considérées comme des protéines pures, soit à la catégorie des **hétéroprotéines**, molécules constituées d'une partie protéique et d'une partie non protéique, de nature très diverse. Néanmoins, les holoprotéines possédant une activité enzymatique sont rares, et **la plupart des enzymes nécessite l'assistance de constituants complémentaires pour être actives**. **La grande majorité des enzymes sont, en effet, des hétéroprotéines**. Les compléments enzymatiques sont appelés **coenzymes**.

Deux possibilités peuvent se présenter :

- Dans le premier cas de figure, le coenzyme est solidement lié à l'enzyme et, de ce fait, ils sont inséparables. Ces complexes moléculaires « enzyme-coenzyme », biologiquement actifs, sont désignés sous le terme d'**holoenzymes**. Le coenzyme est appelé « **groupement prosthétique** », *prosthesis* signifiant « à côté de » en grec. Généralement, ce type de coenzyme est de nature **non protéique**. La partie protéique de l'enzyme, inactive sans le coenzyme, est quant à elle désignée sous le terme d'**apoenzyme**.
- Dans le second cas de figure, enzyme et coenzyme interagissent de manière transitoire, par des liaisons faibles, pour permettre l'activité enzymatique. À la fin de la réaction, le coenzyme se détache de l'enzyme et se retrouve intact dans le milieu réactionnel. Globalement, ces coenzymes sont des dérivés vitaminiques (cf. tableau 5)

Tableau 5 : Principales coenzymes d'origine vitaminique

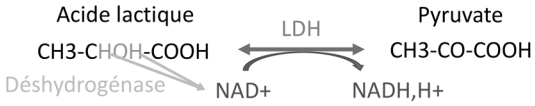
Coenzyme	Origine	Rôle(s)
NAD+/NADH,H+ (Nicotinamide adénine dinucléotide) NADP+/NADPH,H+ (Nicotinamide adénine dinucléotide phosphorylé)	Niacine ou vitamine B3 (PP)	- Transfert de 1H+/2e- dans les réactions d'oxydoréduction - Intervient dans le métabolisme glucidique et le cycle de Krebs - Transporteur réduit en bioénergétique
FAD/$FADH_2$ (Flavine adénine dinucléotide)	Riboflavine ou vitamine B2	- Transfert de 2H+/2e- dans les réactions d'oxydoréduction - Intervient dans le cycle de Krebs - Transporteur réduit en bioénergétique
Le coenzyme A ou CoA-SH	Acide pantothénique ou vitamine B5	Le CoA-SH permet la formation de nombreux intermédiaires métaboliques dont : - l'acétylCoA, molécule au carrefour de nombreuses voies métaboliques ; - le succinylCoA du cycle de Krebs et intervenant dans le métabolisme glucidique (néoglucogenèse) et lipidique (catabolisme des corps cétoniques).
La TPP (Thiamine pyrophosphate)	Thiamine ou vitamine B1	- Transfert de résidus aldol, cétol - Elle intervient dans l'activation du cycle de Krebs en servant de coenzyme à la pyruvate déshydrogénase.
La biotine	Biotine ou vitamine B8	- Transfert du CO_2 pour les réactions de carboxylation - Elle intervient notamment dans la biosynthèse des acides gras
Le PALP (Phosphate de pyridoxal)	Pyridoxine ou vitamine B6	-Transfert de groupements aminés - Elle intervient notamment dans la biosynthèse de l'hème

Pour finir, la nature protéique des enzymes influence directement leur activité catalytique puisque, comme toutes les protéines, elles sont sensibles à leur environnement, notamment à la température et au pH. En effet, les enzymes sont thermosensibles : elles se dénaturent, c'est-à-dire perdent leur conformation et donc la capacité d'interagir avec leur substrat, à des températures élevées. Le pH a les mêmes inconvénients mais certaines

enzymes agissent préférentiellement à pH acide comme la pepsine, une protéase active dans l'estomac, et d'autres à pH basique comme la trypsine, une protéase active dans le duodénum.

3. La nomenclature des enzymes

Pour résumer la nomenclature officielle des enzymes, il s'agit d'un code attribué par la Commission des Enzymes de l'Union Internationale de la Biochimie Moléculaire. Ce numéro est précédé des lettres EC et comporte quatre chiffres séparés par des points : EC (W.X.Y.Z). Le premier chiffre indique la classe de l'enzyme. Il en existe six et ils sont répertoriés dans le tableau 4 ci-dessus. Le second chiffre indique la sous-classe qui est en lien avec la nature du groupement chimique donné et du substrat métabolisé. Le troisième chiffre, la sous-sous-classe, indique la nature chimique de l'accepteur. Et, enfin, le quatrième chiffre donne le numéro d'ordre de l'enzyme (dans la sous-sous-classe), en relation avec le substrat de l'enzyme.



LDH ou lactate déshydrogénase
EC.1.1.1.27 :
-1. Oxydoréductase
-1. Déshydrogénase sur le CHOH de l'acide lactique
-1. Accepteur de 2H+ : le NAD+
-27. Numéro d'ordre

Par exemple, la lactate déshydrogénase a pour code EC.1.1.1.27. Le premier chiffre indique une oxydoréductase. Le deuxième chiffre montre que l'enzyme appartient à la sous-classe des déshydrogénases (elle retire $2H^+$) qui agissent sur des groupements hydroxyles – ici, la fonction alcool de l'acide lactique. Le troisième chiffre désigne le coenzyme de la LDH, soit l'accepteur des $2H^+$, le NAD^+. Et le quatrième chiffre représente le numéro d'ordre de la LDH.

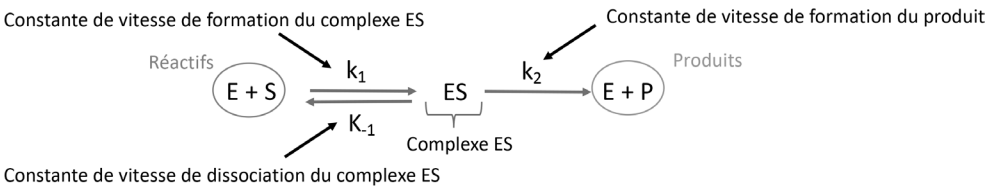
Néanmoins, à ce numéro s'ajoutent un nom systématique et un nom commun. Ici, il s'agit de la L-lactate déshydrogénase à NADH pour le nom systématique et le nom commun est la lactate déshydrogénase ou LDH. Il est à noter que certaines enzymes sont encore désignées par **leur nom d'usage**... La plupart des enzymes digestives sont ainsi dénommées. Par exemple, la trypsine, une endoprotéase duodénale, a pour code EC.3.4.21.4. Mais, seul le nom usuel de « trypsine » sera retenu.

B. L'activité enzymatique : de la cinétique à la régulation

1. Étude de la cinétique

Étudier les réactions enzymatiques revient à analyser les vitesses réactionnelles et les différents facteurs pouvant les impacter.

Si on reprend l'équation d'une réaction enzymatique, on constate qu'il y a **trois parties distinctes :** la première phase consiste à former les complexes ES à partir des réactifs E et S, ce qui induit la seconde partie, à savoir la dissociation des complexes ES en E et S. Enfin, la troisième partie correspond à la transformation du substrat S en produit P. **Ces trois étapes sont caractérisées par des constantes k (k_1, k_{-1} et k_2) qui influencent la vitesse de réaction**.



La représentation graphique (cf. illustration 11) de la réaction enzymatique montre bien l'existence de ces trois phases différentes et elle permet de débuter l'étude de sa cinétique.

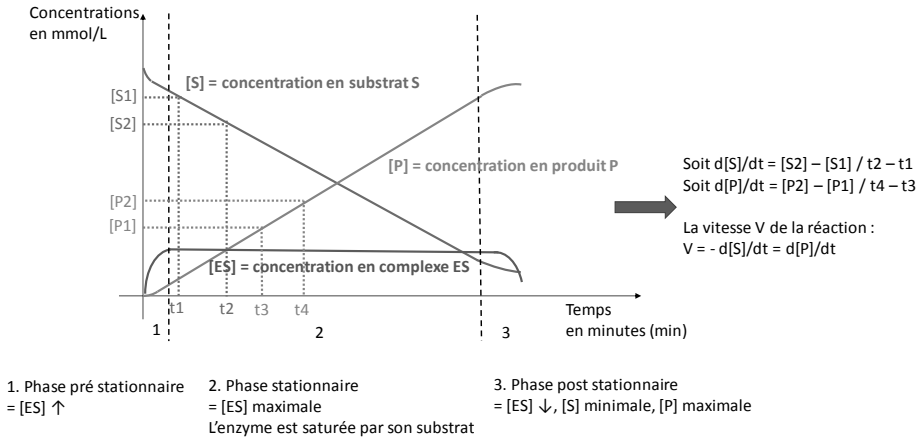


Illustration 11 : Les trois phases de la réaction enzymatique

On constate que la vitesse maximale de la réaction enzymatique est atteinte quand la concentration en complexes ES est au maximum, ce qui correspond au plateau de la phase stationnaire (la phase 2). Ce plateau s'explique aisément : pour une concentration enzymatique déterminée, n'ayant qu'un seul site actif, l'enzyme ne peut prendre en charge qu'une molécule de substrat, exercer son activité catalytique puis libérer le produit, et… recommencer avec une autre molécule de substrat. **L'enzyme est qualifiée de « saturée » quand toutes les molécules enzymatiques en solution sont occupées par une molécule de substrat, c'est-à-dire quand la concentration en complexe ES est maximale (lors de la phase stationnaire)**. À ce moment-là, la vitesse de la réaction ne peut plus augmenter : la V_{max} est atteinte. **La V_{max} dépend donc de la concentration initiale en enzyme :** plus cette concentration augmente, plus la V_{max} augmente et de façon proportionnelle.

La constante de Michaelis-Menten, K_M, définie une concentration particulière en substrat : **celle pour laquelle la vitesse est égale à la moitié de la V_{max}**. Contrairement à la V_{max}, K_M est indépendante de la concentration initiale en enzyme. En effet, **le K_M est propre à une enzyme donnée**. Cette constante est donc un invariant et **elle définit l'affinité de l'enzyme pour son substrat**. Plus le K_M est élevé, moins l'enzyme est affine pour son substrat.

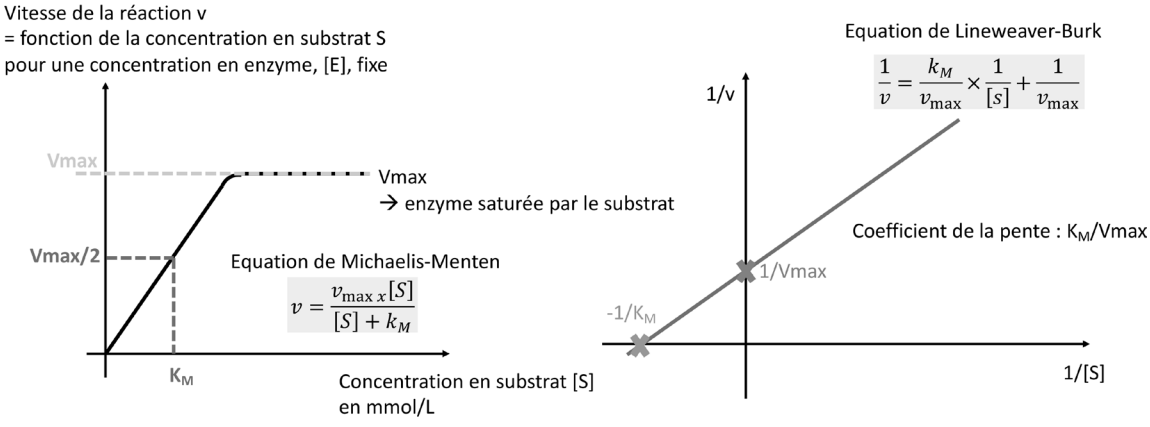


Illustration 12 : Courbes de la cinétique des enzymes michaeliennes

Pour résumer, pour une réaction enzymatique donnée, V_{max} et K_M sont déterminées (cf. illustration 12 ci-dessus). **La vitesse globale de la réaction enzymatique, v, va dépendre essentiellement de la concentration en substrat [S]**. L'équation de Michaelis-Menten établit cette relation, $v = f([S]) : v = (V_{max} \times [S])/([S] + K_M)$

Lineweaver et Burk ont linéarisé cette relation en utilisant les inverses.

Ainsi : $1/v = (K_M/V_{max}) \times 1/[S] + 1/V_{max}$

2. Régulations de l'activité enzymatique

Du fait de sa puissance, la réaction enzymatique doit être finement régulée. La régulation consiste à inhiber l'activité enzymatique ou, au contraire, à l'activer.

a. Les inhibiteurs

Tout mécanisme bloquant une activité moléculaire ou cellulaire est une inhibition. Dans ce contexte, il s'agit d'empêcher l'activité d'une enzyme. Il existe deux grandes catégories d'inhibition :

- **Des inhibitions non spécifiques** représentées par tous les agents physico-chimiques dénaturant les enzymes. Ce sont des corps chimiques tels que les sels de métaux lourds ou des phénomènes physiques comme la température qui modifient la conformation de la protéine et donc, bloque son activité catalytique. L'enzyme étant une production cellulaire, la cellule peut réguler l'activité de cette enzyme en ne la synthétisant pas, tout simplement.
- **Des inhibitions spécifiques** qui consistent à agir sur la cinétique de la réaction. Ce sont des mécanismes réversibles dont la cible peut être le substrat, l'enzyme directement ou son site actif.

Si la première catégorie d'inhibiteurs présente peu d'intérêt, la seconde catégorie doit être maîtrisée car elle intervient dans de nombreuses voies métaboliques.

a.1. Les inhibiteurs compétitifs

Ce sont des molécules ayant une structure proche de celle des substrats enzymatiques. Ils se fixent sur les sites actifs, empêchant ainsi la formation des complexes ES. De ce fait, l'affinité des enzymes pour leur substrat, donc le K_M, sera modifiée mais en apparence seulement. En effet, si la concentration en substrat augmente dans le milieu, l'effet inhibiteur va diminuer.

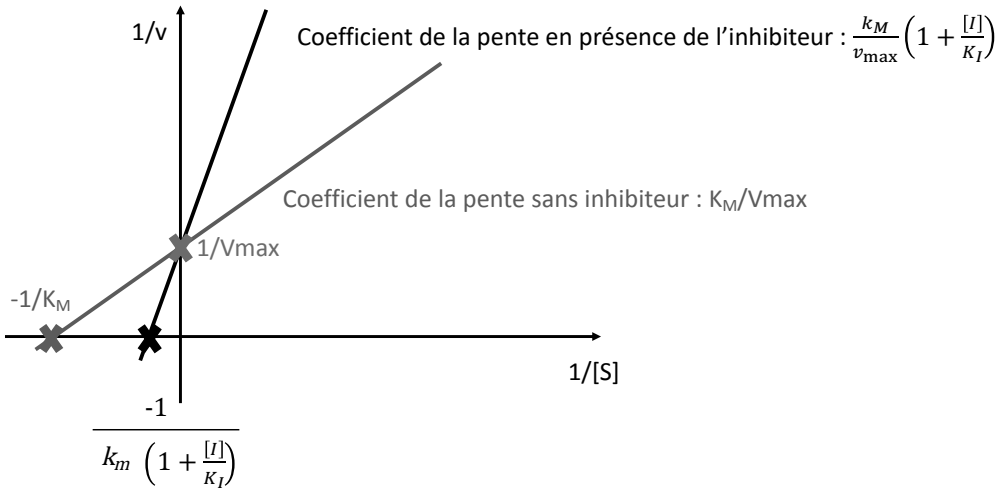


Illustration 13 : Courbe d'une inhibition compétitive

a.2. Les inhibiteurs incompétitifs

Ce sont des molécules qui se fixent sur les complexes ES, bloquant l'activité catalytique de l'enzyme. On se retrouve dans cette configuration :

$$E + S \leftrightarrows ES (+ I) \leftrightarrows ESI$$

Dans ce cas de figure (cf. illustration 15), le coefficient de la pente est inchangé mais les V_{max} et K_M sont impactés. En effet, si la concentration en substrat augmente, le nombre de complexes ES croît et, donc, il y a accroissement de l'effet inhibiteur par la formation de complexes ESI.

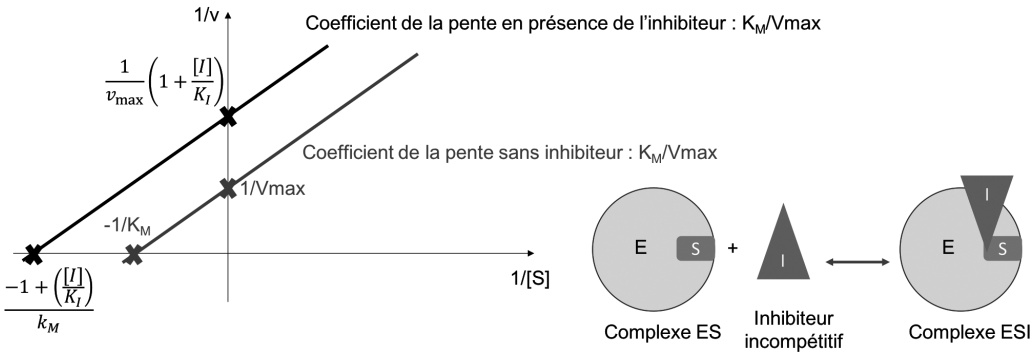


Illustration 14 : Représentation d'une inhibition incompétitive

a.3. Les inhibiteurs non compétitifs

Ce type d'inhibiteur ne se fixe jamais à l'enzyme sur son site actif. Néanmoins, il inhibe l'activité catalytique de l'enzyme, ce qui bloque la transformation du substrat en produit. Par conséquent, l'affinité de l'enzyme pour son substrat reste inchangée mais la vitesse de réaction est impactée.

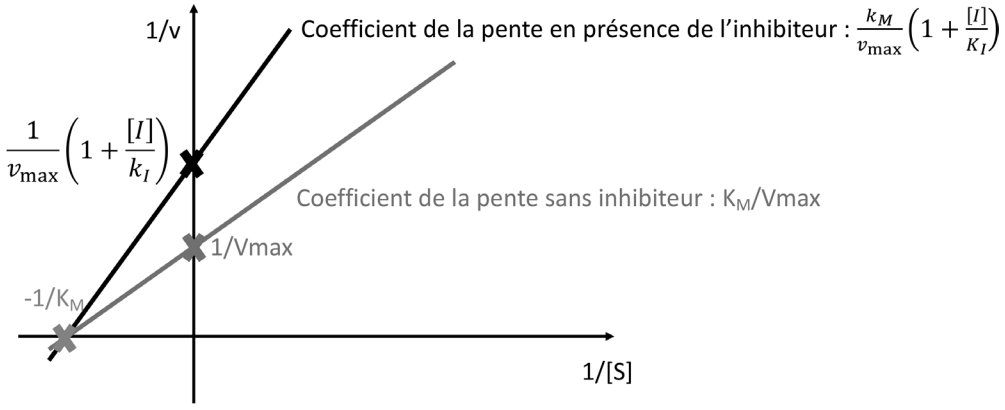
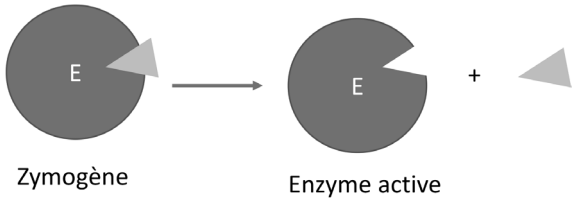


Illustration 15 : Graphique d'une inhibition non-compétitive

b. Les activateurs

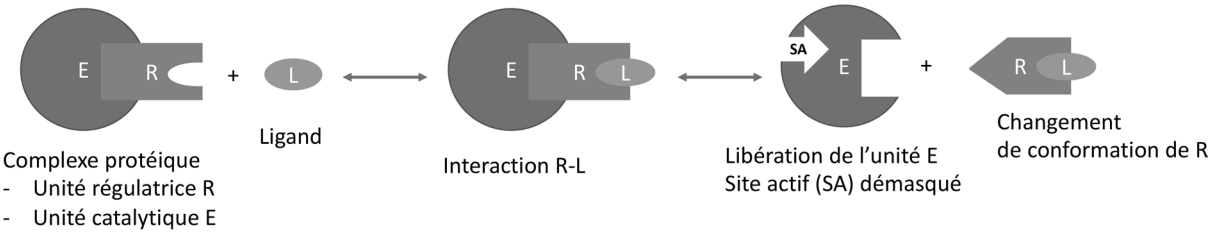
b.1. L'activation des zymogènes

Les zymogènes sont des précurseurs enzymatiques, c'est-à-dire des formes inactives d'enzymes. Généralement, les enzymes sécrétées sous forme de zymogènes ont leur site actif masqué par une séquence peptique. L'activation consiste donc à démasquer leur site actif. Ce cas de figure est généralement rencontré pour les enzymes digestives.



b.2. L'activation par levée d'inhibition

Dans ce contexte, il s'agit d'un complexe protéique composé de deux unités : une unité régulatrice et une unité catalytique, l'enzyme. Ces deux unités s'associent pour donner une structure générale inhibant l'activité catalytique de l'enzyme. L'unité régulatrice possède un site de fixation pour une molécule, dite régulatrice ou ligand. Leur affinité est très forte, de telle sorte qu'elle prime sur l'affinité enzyme-substrat de l'unité catalytique. L'interaction entre l'unité régulatrice et son ligand modifie sa conformation, libérant l'enzyme et son site actif. L'activité catalytique peut alors se déclencher.



On retrouve ce mécanisme dans la transduction cellulaire d'un signal, ce qui permet à la cellule d'adapter son activité à son environnement.

b.3. La phosphorylation

Les kinases et les phosphatases sont des enzymes capables de phosphoryler ou déphosphoryler des protéines, et donc, des enzymes. Or, la phosphorylation ou la déphosphorylation d'une enzyme entraîne une modification de sa conformation. Par conséquent, cela impacte son activité catalytique. La phosphorylation/déphosphorylation est un système classique de contrôle enzymatique rencontré dans les voies métaboliques. En effet, ce mécanisme permet d'orienter des métabolites dans le métabolisme cellulaire.

b.4. L'allostérie

Beaucoup d'enzymes disposent de domaines, des sites de liaison, annexes à leur site actif. Ces domaines fonctionnent comme des interrupteurs, activant ou inhibant l'activité catalytique. Ces sites ou domaines étant différents des sites actifs, les substances qui s'y lient ne ressemblent aucunement aux substrats. Par conséquent, ces domaines annexes sont appelés **sites allostériques** (« *allo* » en grec signifie « différent ») et les substances qui s'y fixent sont appelées **effecteurs allostériques**. Quand un effecteur allostérique se lie à son site, cela modifie la conformation de l'enzyme, entraînant ainsi une modification de son activité catalytique. Il peut s'agir d'une inhibition ou d'une activation. Le plus souvent, il s'agit d'inhibition… D'où le terme souvent rencontré d'inhibiteurs allostériques.

Par ailleurs, de nombreuses enzymes sont constituées de plusieurs unités qui coopèrent aux activités catalytiques. Cette coopérativité se manifeste souvent chez les enzymes allostériques. Pour saisir le phénomène, il suffit de prendre l'exemple d'une enzyme tétramérique, constituée de quatre unités protéiques. Chaque unité dispose d'une forme tendue T de faible affinité pour le substrat et d'une forme relâchée R de forte affinité pour le substrat. À faible concentration en substrat, les quatre unités sont sous la forme T et l'activité enzymatique est faible. Mais, si la concentration en substrat augmente et qu'il se lie à l'une des quatre unités, cette unité va alors changer de conformation passant de la forme T à la forme R. Cela va entraîner aussi un changement de conformation des unités voisines qui passeront de la forme T à la forme R beaucoup plus affine pour le substrat. Par conséquent, l'activité catalytique s'accélère. Ce processus est désigné par le terme « coopérativité » et il est repérable graphiquement : la courbe représentant la vitesse de la réaction en fonction de la concentration en substrat devient sigmoïde (cf. illustration 16).

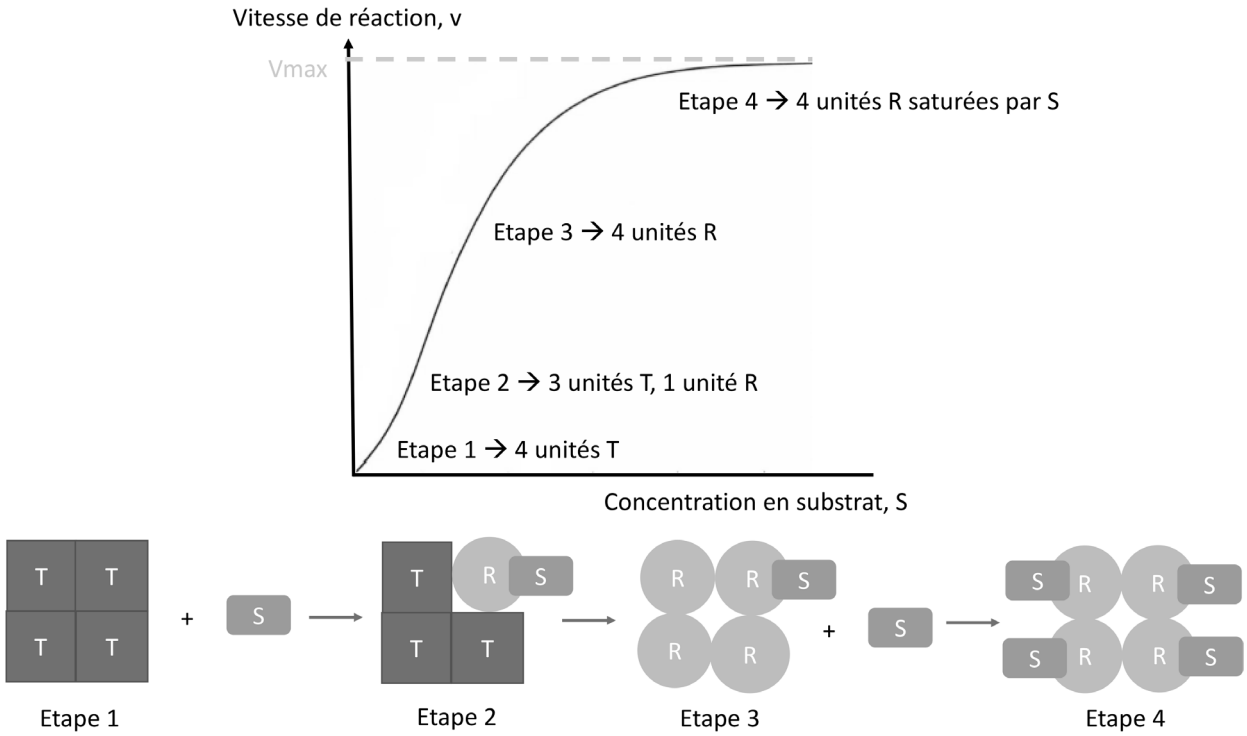


Illustration 16 : Courbe et activité d'une enzyme allostérique

3. Introduction au métabolisme et à la bioénergétique

A. Présentation générale du métabolisme

1. Définitions et objectifs

Le métabolisme désigne l'ensemble des réactions chimiques qui s'opèrent dans un organisme vivant. Ce terme provient du mot « métabole » qui signifie « changement ». Le métabolisme représente donc la somme des changements ou opérations chimiques qui convertissent la matière première, matière nécessaire au développement des organismes, en énergie et produits finaux.

Les objectifs du métabolisme sont :
- Fournir de l'énergie aux organismes vivants, énergie nécessaire soit pour effectuer des réactions chimiques, soit pour effectuer un travail, soit à des fins de stockage ;
- Renouveler les molécules des cellules ;
- Assurer la croissance et le développement des organismes ;
- Assurer la reproduction et donc, la perpétuation de l'espèce.

Pour atteindre ces objectifs, le métabolisme remplit plusieurs fonctions dont l'extraction de l'énergie chimique, son stockage et son déstockage. Bien entendu, le métabolisme fait intervenir de nombreux réactifs, notamment des enzymes. Il existe d'ailleurs tout un cheminement faisant passer la matière première, le substrat premier, en produits finaux : ce sont les **voies métaboliques**. **On appelle « voie métabolique » l'ensemble des réactions biochimiques qui se déroulent en continuité.** Généralement, les voies métaboliques sont intriquées, liées les unes aux autres *via* des métabolites intermédiaires. Il existe environ **520** intermédiaires mais **seules deux doivent être connus : le pyruvate et l'acétyl-CoA.**

Le pyruvate peut provenir du métabolisme azoté, glucidique ou lipidique : il constitue un point de **convergence métabolique**. *Via* un complexe enzymatique, la pyruvate déshydrogénase, le pyruvate se transforme en acétyl-CoA, un métabolite pouvant entrer dans le cycle de Krebs à des fins énergétiques. Cependant, l'acétyl-CoA peut également être orienté vers la biosynthèse des acides gras ou servir dans une autre voie métabolique comme la cétogenèse. L'acétyl-CoA représente un point de **divergence métabolique**. **Le pyruvate et l'acétyl-CoA sont des carrefours métaboliques, d'où leur importance**.

Pour bien faire, **les cellules compartimentent les voies métaboliques** : les voies convergentes se déroulent du cytoplasme cellulaire vers la mitochondrie ; les voies divergentes s'organisent de la mitochondrie vers le cytoplasme cellulaire. Néanmoins, si le produit formé possède au moins deux destinées métaboliques différentes, comme l'acétyl-CoA, la direction de la transformation va dépendre d'un **régulateur métabolique**. En effet, les voies métaboliques sont extrêmement régulées et ce, par différents moyens.

2. Catabolisme et anabolisme

Tous les organismes vivants sont classés en fonction de leur trophisme, c'est-à-dire la façon dont ils alimentent leurs cellules et tissus. Ils sont catégorisés en fonction de :

- La source de carbone : les organismes **autotrophes** synthétisent de la matière organique *de novo* à partir de substances minérales, alors que les organismes **hétérotrophes** utilisent la matière organique qu'ils absorbent ;
- La source d'énergie : les organismes **phototrophes** tirent leur énergie de la lumière du soleil ; les organismes **chimiotrophes** obtiennent leur énergie par la combustion de molécules énergétiques.

Il est alors possible de différencier un grand nombre de fonctionnements métaboliques. Par exemple, chez les bactéries, il existe les organismes chimio-autotrophes dont le métabolisme permet d'extraire de l'énergie de substances organiques tout en les synthétisant à partir de molécules inorganiques comme le CO_2. La grande majorité des végétaux sont des photoautotrophes : leur métabolisme permet d'emmagasiner de l'énergie solaire en la convertissant en sucres, de la matière organique énergétique. En ce qui concerne les animaux, notamment les hominidés, il s'agit de **chimio-hétérotrophes**. En effet, notre métabolisme utilise les nutriments issus de la digestion pour construire nos propres biomolécules et d'en tirer de l'énergie. Les molécules énergétiques par excellence sont le glucose et les acides gras. **L'extraction d'énergie est possible à partir de ces deux substrats par des réactions d'oxydation** qui nécessite de l'oxygène.

Là aussi, il existe des métabolismes différents : **l'oxygène peut être nécessaire ou pas**. Certains organismes vivants se développent en **condition anaérobie**, c'est-à-dire sans oxygène… À l'inverse, d'autres organismes ont un besoin en oxygène vital – ils croissent en condition **aérobie stricte**. D'autres organismes se développent indépendamment de la présence ou de l'absence d'oxygène : ces organismes sont **aérobie-anaérobie facultatif**.

Quoi qu'il en soit, il faut différencier deux types de voies métaboliques : **les voies de production énergétique (la source énergétique)** et **les voies de construction des biomolécules (la source de carbone)**. Il s'agit du catabolisme et de l'anabolisme.

Le catabolisme désigne l'ensemble des réactions de dégradation des molécules permettant d'en extraire de l'énergie. Globalement, ce sont des réactions d'oxydation et l'énergie libérée peut être stockée sous deux formes :

- *via* des liaisons pyrophosphates, notamment au niveau de l'ATP (ou adénosine triphosphate) ;
- ou *via* des transporteurs énergétiques réduits comme le NADH, H^+ et le $FADH_2$.

D'ailleurs, les voies cataboliques sont convergentes : dégrader les molécules jusqu'au stade de déchets métaboliques pour en tirer un maximum d'énergie.

À l'inverse, l'anabolisme regroupe toutes les réactions utilisant l'énergie de la matière pour synthétiser les molécules propres à l'organisme ou à la cellule. Généralement, ce sont des réactions consommant de l'énergie (ATP ou transporteurs réduits) et des réactions de condensation. À partir de quelques précurseurs métaboliques, il est possible de former une grande diversité de molécules. En effet, les voies anaboliques sont divergentes.

Néanmoins, la plupart des précurseurs utilisés dans l'anabolisme proviennent du catabolisme : l'anabolisme et le catabolisme sont associés dans le métabolisme intermédiaire. Et **ces deux voies se déroulent simultanément dans la cellule**.

Il est nécessaire de préciser que certaines voies métaboliques ont un double rôle, à la fois catabolique et anabolique. Ces voies sont dites **amphiboliques**. Par exemple, le cycle de Krebs permet de produire de l'énergie et permet d'apporter des métabolites intermédiaires pour la biosynthèse de certains composés.

3. La régulation des voies métaboliques

Bien qu'ils poursuivent des objectifs différents, l'anabolisme et le catabolisme peuvent synthétiser ou dégrader une même molécule. Par exemple, la glycolyse est une voie catabolisant le glucose pour le transformer en pyruvate.

La néoglucogenèse est voie de biosynthèse du glucose, en partant potentiellement du pyruvate. Il s'agit, en quelque sorte, d'une glycolyse inversée. Toutefois, si la glycolyse est activée, la néoglucogenèse est inhibée et vice versa.

De façon très schématique, les processus de régulation sont :

- **La régulation *via* la compartimentalisation des voies métaboliques**. En effet, pour passer d'un compartiment cellulaire à un autre, les molécules doivent franchir certaines barrières, la principale étant **la double membrane mitochondriale**. Par exemple, pour être catabolisés dans les mitochondries *via* la β-oxydation, les acides gras présents dans le cytoplasme de la cellule doivent d'abord être activés en acyl-CoA puis être pris en charge par un complexe enzymatique dépendant de la carnitine, système présent au niveau de la membrane mitochondriale interne. Si ce complexe enzymatique est inhibé, les acides gras, même activés en acyl-CoA, ne peuvent pas franchir la membrane mitochondriale et donc, ne peuvent pas être utilisés à des fins énergétiques.
- **Les régulations allostériques.** Elles permettent de moduler l'activité enzymatique en fonction de la concentration en substrat, en produit ou en cofacteurs. Par exemple, la phosphofructokinase (PFK) est une enzyme clé de la glycolyse, voie catabolique du glucose produisant de l'ATP, son propre régulateur allostérique. En effet, si la concentration en ATP est élevée dans la cellule, la PFK est inhibée. *A contrario*, si la concentration cellulaire en ATP diminue, la PFK est activée. Il est à noter que la régulation des voies métaboliques n'est pas dénuée de logique : pourquoi activer les voies cataboliques pour produire de l'ATP quand les réserves énergétiques sont au maximum ?
- **Les régulations enzymatiques par modifications covalentes.** Il s'agit de modifier la conformation d'une enzyme ou d'un complexe enzymatique pour l'activer ou l'inhiber. Le mécanisme le plus usité est celui de la **phosphorylation/déphosphorylation réversible**. Par exemple, la pyruvate déshydrogénase est un complexe enzymatique responsable de la transformation du pyruvate en acétyl-CoA. Il s'agit d'une étape clé, un pivot, dans la régulation du métabolisme énergétique. De plus, la pyruvate déshydrogénase est inactive quand elle est phosphorylée, et, inversement, elle est active quand elle est déphosphorylée. Or, dans le cytoplasme des cellules, il y a tout un système de kinases – des enzymes qui phosphorylent, c'est-à-dire qui greffent un groupement phosphate sur des molécules – et de phosphatases – des enzymes qui retirent ce groupement phosphate. Ainsi la pyruvate kinase inactive la pyruvate déshydrogénase en la phosphorylant, et la pyruvate phosphatase l'active.
- **Pour finir, il y a une régulation hormonale très importante.** Chez l'Homme, les grandes hormones en charge de la régulation du métabolisme énergétique sont l'insuline, le glucagon, l'adrénaline, le cortisol et les hormones thyroïdiennes. De manière générale, cette régulation joue sur des mécanismes d'activation ou d'inactivation d'enzymes-clés des diverses voies métaboliques.

Par exemple, comme le montre l'illustration 17, l'insuline entraîne l'activation des enzymes-clés de la glycolyse dans les hépatocytes et les adipocytes, induisant la transformation du pyruvate en acétyl-CoA. Si les réserves énergétiques sont faibles, l'acétyl-CoA entre dans le cycle de Krebs pour fournir de l'énergie. En revanche, si les réserves énergétiques sont au maximum, l'acétyl-CoA formé est redirigé vers la lipogenèse, ce qui permet de le stocker sous forme de triglycérides dans les adipocytes. De plus, l'insuline provoque également l'activation de la glycogène synthase, ce qui induit la polymérisation du glucose en glycogène, sa forme de réserve cellulaire dans le foie et les muscles.

A contrario, le glucagon provoque une augmentation de la concentration en AMPc dans les hépatocytes, ce qui provoque la phosphorylation des enzymes-clés de la glycolyse, inhibant ainsi le catabolisme du glucose. En parallèle, il active la glycogénolyse, la lipolyse et la néoglucogenèse.

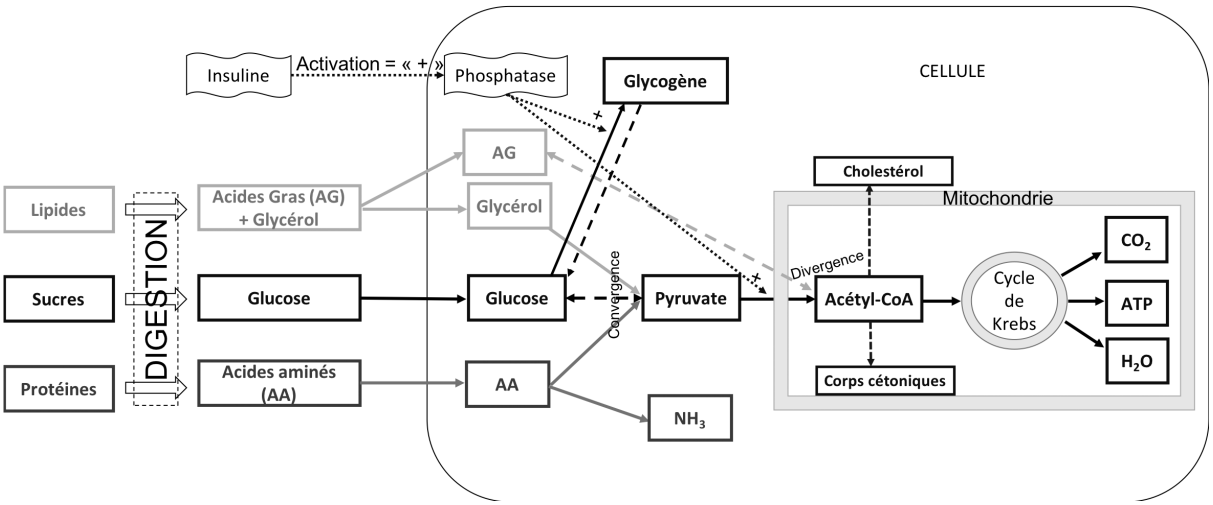


Illustration 17 : Schéma du métabolisme cellulaire

Pour conclure, l'insuline aura tendance à favoriser le stockage énergétique, et donc la biosynthèse qui en découle. Le glucagon, l'adrénaline et le cortisol auront plutôt les effets inverses.

À retenir

L'AMPc est un signal intracellulaire de faim. Si le glucagon et l'adrénaline activent l'adénylate cyclase, produisant ainsi de l'AMPc dans la cellule, l'insuline active, *via* son récepteur, la phosphodiestérase qui dégrade l'AMPc, entraînant ainsi une baisse conséquente de sa concentration. L'insuline, le glucagon et l'adrénaline modulent très rapidement le métabolisme énergétique *via* l'AMPc. Les autres hormones agissent sur le long terme car elles gèrent l'énergie à des fins de croissance et de différenciation cellulaire.

B. Introduction à la bioénergétique

Comme son nom l'indique, la bioénergétique s'intéresse à l'énergie circulant dans les systèmes biologiques. On parle également de thermobiologie en référence à la thermodynamique, domaine de la physique qui étudie les échanges énergétiques entre différents systèmes. De fait, la bioénergétique s'intéresse aux flux énergétiques et à ses conversions dans les organismes vivants. Cela inclut donc la production d'énergie résultant de la transformation de la biomasse, c'est-à-dire la production de molécules énergétiques, notamment l'ATP.

1. Présentation des flux énergétiques dans les systèmes biologiques

Les systèmes biologiques se différencient des autres systèmes étudiés en thermodynamique parce qu'ils font intervenir des enzymes, ce qui permet de moduler les réactions biochimiques. Or, **le principal objectif de ces opérations biochimiques est de garantir l'homéostasie, c'est-à-dire l'équilibre du milieu intérieur**. En effet, en règle générale, la pression, la température, la volémie, les équilibres ioniques (etc.) sont constants chez les organismes supérieurs comme l'Homme. Grâce à cet équilibre, les organismes vivants peuvent interagir avec le milieu extérieur indépendamment des conditions qui y règnent. Pour illustrer ce propos, il suffit de comparer l'influence de la température sur les pneus d'une voiture et le mécanisme respiratoire d'un individu. Ces deux

systèmes se gonflent ou se dégonflent en fonction de la quantité d'air qu'ils contiennent. Une variation brutale de la température impacte directement les pneumatiques : plus il fait froid, plus l'air se comprime, entraînant une baisse de volume dans les chambres à air et donc, une baisse de pression. En revanche, un individu inspire et expire un volume d'air équivalent aussi bien en hiver qu'en été, indépendamment des conditions climatiques extérieures grâce à la bioénergétique.

a. L'enthalpie standard H

Les réactions biochimiques permettent aux organismes de se nourrir, de communiquer, de se reproduire, de respirer, de grandir... Ces réactions nécessitent généralement des transferts d'énergie, soit sous la forme d'un travail (W), soit sous la forme d'un échange de chaleur (q). Pour illustrer ce propos, reprenons l'exemple de la respiration chez l'Homme : pour inspirer de l'air, certains muscles de la cage thoracique et le diaphragme se contractent. Cette contraction musculaire est le résultat d'un travail (W) fourni par les fibres musculaires à la suite d'une consommation d'ATP, la forme d'énergie moléculaire ubiquitaire dans notre organisme. En parallèle, l'air inspiré se réchauffe et s'humidifie au contact des muqueuses tapissant les cavités et les voies respiratoires, ce qui permet de maintenir une pression constante dans le système respiratoire. Il y a donc transfert de chaleur (q) des muqueuses vers l'air ambiant. Finalement, pour respirer, une consommation d'énergie (W) et un transfert de chaleur (q) sont nécessaires.

En outre, **les réactions biochimiques peuvent capter ou libérer de la chaleur**. Un processus qui libère de l'énergie sous forme de chaleur est dit **exothermique**. Dans le cas contraire, le processus est qualifié d'**endothermique**. **Par convention, toute énergie reçue par un système est positive. À l'inverse, toute énergie dépensée par un système est négative**.

Ces données permettent d'introduire une première notion : celle de l'enthalpie. **Par définition, l'énergie totale d'un système biologique constitue son énergie interne ou enthalpie (H)**. Il s'agit de modéliser les flux énergétiques dans un système biologique en étudiant les variations provenant soit d'un transfert de chaleur soit d'un travail effectué. Ces variations impactent l'enthalpie du système, le faisant passer d'un état énergétique initial H1 à un état énergétique final H2. Cette variation est donnée par l'équation :

$$\Delta H\ (= H2 - H1) = W\ (\text{travail}) + q\ (\text{chaleur})$$

En respirant, l'individu fait varier son enthalpie standard H en fournissant un travail musculaire W et un transfert de chaleur q.

Néanmoins, pour accomplir toutes ses fonctions (bouger, se nourrir, respirer, etc.), les systèmes biologiques utilisent de **l'énergie libre**. **Chaque molécule dispose d'une énergie libre G récupérable sous forme de travail**. Par exemple, l'hydrolyse de l'ATP (état G1) en ADP (état G2) libère de l'énergie ΔG. Cette énergie libérée permet aux fibres musculaires de se contracter, soit d'effectuer un travail, et donc de faire varier l'enthalpie interne H. Par conséquent, l'enthalpie libre G et l'enthalpie standard H sont liées : **ΔG est fonction de ΔH**.

b. L'enthalpie libre G

Pour développer cette notion d'enthalpie libre G, il faut introduire la notion d'entropie S, le second principe de la thermodynamique. **Ce principe stipule qu'un système ne peut évoluer spontanément qu'en allant dans le sens d'un désordre grandissant**. Un état ordonné se caractérise par une entropie S basse. Plus S augmente, plus l'état est désordonné.

Or, l'entropie est proportionnelle à la température du milieu T. En effet, plus la température T augmente, plus les particules sont agitées et le système passe d'un état ordonné à un état désordonné. Pour se représenter cette notion, il suffit d'étudier l'agitation des molécules d'eau sous forme de glace ou de gaz. Les molécules d'eau se cristallisent à basse température pour former de la glace : il s'agit d'un système ordonné présentant une agitation moléculaire faible (donc une entropie S basse), alors que sous forme gazeuse, les molécules d'eau sont dispersées

dans l'air et présentent une forte agitation moléculaire (donc une entropie S élevée). Il existe donc **une variation de l'entropie dans un système**, **ΔS**, proportionnelle à la température T constante qui s'inscrit dans la relation : TΔS.

Pour comprendre la relation qui relie ΔG, ΔH et TΔS, il s'agit ni plus ni moins que de faire une omelette en cassant un œuf. Un œuf contient une énergie interne standard H. Étant un système ordonné, l'œuf possède une entropie S basse. L'énergie totale G du système de l'œuf tient compte de son énergie interne H et de son entropie S.

Pour récupérer l'énergie contenue dans l'œuf, il faut le casser, le battre, le cuire, le manger puis le digérer, ce qui va le décomposer en particules. Il y aura donc une variation de l'énergie interne ΔH de l'œuf par transfert de chaleur et une variation de l'entropie ΔS de l'œuf qui passe d'un état ordonné à un état désordonné. Mais, pour augmenter S, il y a bien une dépense énergétique liée à une somme de transformations. TΔS doit donc être retiré de l'enthalpie interne ΔH. La transformation de l'œuf en omelette le fait donc passer d'un état G1 à un état G2 – soit un ΔG – avec une variation ΔH de son énergie interne moins la variation ΔS de son entropie. **La relation est donc : ΔG = ΔH – TΔS**.

Dans l'organisme, toutes les réactions biochimiques font varier l'enthalpie H et l'entropie S du système. Par conséquent, pour chaque opération ou transformation moléculaire, il est possible de calculer un ΔG. Ce qui revient à dire que toute molécule possède une énergie libre G.

Prenons une réaction biochimique simple, de type : A + B ⇆ C + D.

Le ΔG de la réaction sera égal à : ΔG = (Gc + Gd) – (Ga + Gb) = ΔH – TΔS du système. Peu importe la façon dont la réaction s'est déroulée... ΔG est une fonction d'état qui ne dépend que de l'énergie libre des produits et des substrats.

Cependant, trois cas de figure peuvent se présenter :

- **ΔG = 0 →** dans ce cas-là, la réaction est à l'équilibre et il n'y a pas de flux particulier dans le système.
- **ΔG < 0 →** l'énergie finale est plus faible que l'énergie initiale. On va dans le sens d'une entropie S augmentée, un niveau de désordre grandissant, ce qui répond au second principe de la thermodynamique. Et, dans le même temps, on obéit à une loi très importante : tous les systèmes naturels vont vers des niveaux de basse énergie. La réaction biochimique donc va s'opérer préférentiellement dans le sens de la formation des produits C et D. **La réaction est dite EXERGONIQUE et elle libère de l'énergie utilisable pour effectuer le travail**.
- **ΔG > 0 →** dans cette situation, l'énergie finale du système est plus importante que l'énergie initiale. Ce gain d'énergie ne peut se réaliser qu'avec un apport énergétique extérieur. **La réaction biochimique ne peut donc pas se réaliser spontanément. Elle est dite ENDERGONIQUE et elle doit capter de l'énergie pour effectuer le travail**.

2. Les intérêts de la bioénergétique

a. Énergie libre d'une molécule et apports énergétiques en diététique

Comme cela a déjà été mentionné, chaque molécule possède une énergie libre G récupérable. Chez l'Homme, l'enthalpie libre standard (ΔG) des molécules a été déterminée dans des conditions particulières :

- la température est à 37 °C ;
- le pH est neutre (pH = 7) ;
- la concentration moléculaire est standard, de 1 mol/L ;
- la pression équivaut à 1 atmosphère (atm), soit 101 325 Pascal (Pa) ou 1,013 25 bar.

Ainsi, l'ATP possède une énergie libre ΔG = – 30,5 kJ/mol. Cela signifie que l'hydrolyse d'une mole d'ATP en ADP fournie une énergie de 30 kilojoules, soit 30 000 joules (1 kJ = 1 000 J). En effet, dans le système international, l'unité de mesure de l'énergie ou de la quantité de chaleur est le joule (J). En diététique, il est d'usage d'employer la calorie (cal) comme unité de mesure. Pour convertir les calories en joules et inversement, il est

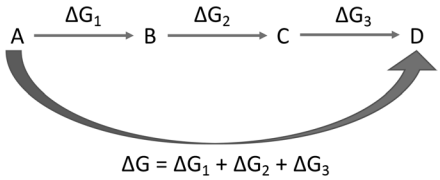
possible d'employer l'égalité suivante : 1 calorie = 4,184 joules (1 cal = 4,184 J). Cette unité permet de se rendre compte de l'apport énergétique au système ou de sa dépense en énergie.

À retenir

1 gramme de lipides apporte 9,1 kcal (soit 9 100 cal), soit 38 074 J.
1 gramme de sucre apporte 4,1 kcal, soit 17 154 J.
1 gramme de protéines donne 4 kcal, soit 16 736 J.

b. Comprendre le métabolisme

Le métabolisme est complexe, les voies cataboliques et anaboliques étant représentées par des successions de réactions biochimiques. En effet, il est possible de schématiser les cascades enzymatiques ainsi :



La variation de l'enthalpie libre étant additive, il est possible d'estimer si une voie métabolique est réalisable ou pas. Dans certains cas, notamment dans l'anabolisme, le bilan ΔG des réactions est supérieur à 0... Il est alors nécessaire de réaliser **des couplages réactionnels avec des éléments libérant de l'énergie pour réaliser la catalyse. Les réactions cataboliques étant exergoniques, les réactions anaboliques étant endergoniques, le lien entre catabolisme-anabolisme a alors un sens**.

Pour mémoire, le catabolisme représente toutes les réactions de dégradation des molécules permettant d'en extraire de l'énergie... Cette définition répond bien aux principes de la thermobiologie énoncés précédemment. Cependant, l'énergie libérée lors de ces réactions cataboliques est généralement stockée sous forme de molécules énergétiques possédant un ΔG négatif. Et voici les molécules énergétiques les plus couramment rencontrées :

Tableau 6 : Énergie libre standard ΔG de composés produits lors du catabolisme

Molécules	ΔG en kJ/mol	ΔG en kcal/mol
Acétyl-CoA	-31,4	-7,5
ATP/ADP	-30,5	-7,3
NADH, H^+/NAD^+	-219	-52 342
$FADH_2$/FAD	-199	-47 562

Ces composés hautement énergétiques sont généralement des cofacteurs enzymatiques dérivés de vitamines. Ils jouent un rôle essentiel dans notre organisme : **celui de transporteurs d'énergie. Ces transporteurs doivent également être régénérés et ce processus s'opère dans la mitochondrie par oxydation**. Dans le chapitre traitant de la bioénergétique, les mécanismes y seront bien détaillés.

4. Les sucres et le métabolisme glucidique

A. Présentation générale des sucres

1. Classification et nomenclature des principaux glucides

Les glucides, encore appelés sucres, sont des molécules organiques porteurs :
- De plusieurs fonctions alcool → ce sont des polyalcools ;
- D'une fonction carbonyle, soit de type aldéhyde soit de type cétone ;
- Parfois, d'une fonction acide et/ou aminée. Les osamines et les acides dérivés des sucres appartiennent à la famille des sucres.

Pour résumer, les glucides sont, en général, des aldéhydes ou des cétones poly-hydroxylés. Ces molécules sont également désignées dans la littérature sous le terme « hydrates de carbone », en référence à leur formule brute Cn (H_2O) n.

Les glucides sont divisés en deux grandes catégories :
- Les molécules élémentaires, non hydrolysables, appelées « oses » ;
- Et les molécules plus complexes, hydrolysables, appelées « osides »

Les osides sont des polymères d'oses. Les **holosides** sont constitués uniquement de monomères glucidiques, les oses constitutifs pouvant être identiques ou différents. Cependant, en fonction de leur nombre, il est possible de distinguer :
- Les oligosides qui sont composés de deux à dix oses ;
- Et les **polyosides qui peuvent contenir plusieurs milliers de résidus**. On y retrouve les **homoglycanes**, des polymères ne contenant qu'un seul et unique ose, et les **hétéroglycanes**, des osides constitués d'oses différents.

Les osides contenant une partie glucidique et une partie aglycone, c'est-à-dire non glucidique, sont des hétérosides. De nombreuses molécules, de nature très diverse, sont des composés glycoconjugués contenant une partie glucidique plus ou moins importante. Il s'agit des glycoprotéines, des glycolipides et… des nucléosides qui entrent dans la constitution des acides nucléiques. En effet, l'acide désoxyribonucléique (ADN) contient un dérivé osidique : le désoxyribose. L'acide ribonucléique (ARN) contient un ose : le ribose. En somme, les composés glycoconjugués représentent une vaste catégorie de biomolécules.

De façon analogue au ribose ou au désoxyribose, une nomenclature spécifique, issue de la classification, a été établie pour chaque ose.

a. Les oses

Outre le nom usuel, les critères de classification et de dénomination des sucres font appel à l'ossature de la biomolécule et à la nature de sa fonction carbonyle. De manière générale, il existe uniquement **deux séries** de résidus : les **aldoses** portant une fonction aldéhydique et les **cétoses** portant une fonction cétonique. Ensuite, la classification s'établit en fonction du nombre de carbones constituant le squelette de la biomolécule. Ainsi, un sucre possédant six carbones et portant une fonction cétone est un cétohexose. Son isomère de fonction, portant donc une fonction aldéhyde, est un aldohexose.

Ces deux séries, aldoses et cétoses, se constituent à partir de deux molécules de base :

- Le glycéraldéhyde, un aldotriose, pour la série des aldoses ;
- La dihydroxyacétone, un cétotriose, pour la série des cétoses.

Le glycéraldéhyde, de formule CHO–CHOH–CH_2OH, possède une chiralité induite par la présence d'un carbone asymétrique en deuxième position. Il existe donc deux énantiomères : le D-glycéraldéhyde et le L-glycéraldéhyde. Néanmoins, **dans notre corps, seuls les sucres de la série D sont utilisables car les composés de la série L ne sont pas reconnus par le système enzymatique. Par conséquent, seul le D-glycéraldéhyde est à l'origine des aldoses entrant dans la composition des biomolécules d'intérêt**. D'ailleurs, pour établir la filiation chimique des aldoses, il suffit d'ajouter un groupement « –CHOH– » entre la fonction carbonyle et le carbone asymétrique du D-glycéraldéhyde. Ce groupement contenant lui aussi un carbone asymétrique, deux composés différents sont formés : un D, D aldotétrose (les deux carbones asymétriques étant en configuration D) appelé le D-Erythrose, et un D, L aldotétrose (le premier carbone asymétrique hérité du D-glycéraldéhyde étant en configuration D et le second carbone asymétrique étant en configuration L) nommé le D-Thréose. **Le D-Erythrose et le D-Thréose sont des diastéréoisomères**... Pareillement, tous les aldopentoses sont des diastéréoisomères entre eux et il en va de même pour les aldohexoses.

En ce qui concerne les cétoses, **la dihydroxyacétone**, de formule $CH_2OH–CO–CH_2OH$, **étant dépourvu de carbone asymétrique, la série D ne commence qu'au niveau du cétotétrose, le D-Erythrulose**. La filiation chimique des cétoses s'établit toujours par ajout de groupement « –CHOH– » entre la fonction cétone et le carbone asymétrique du D-Erythrulose. Ensuite, comme les aldoses, les cétopentoses et les cétohexoses sont des diastéréoisomères.

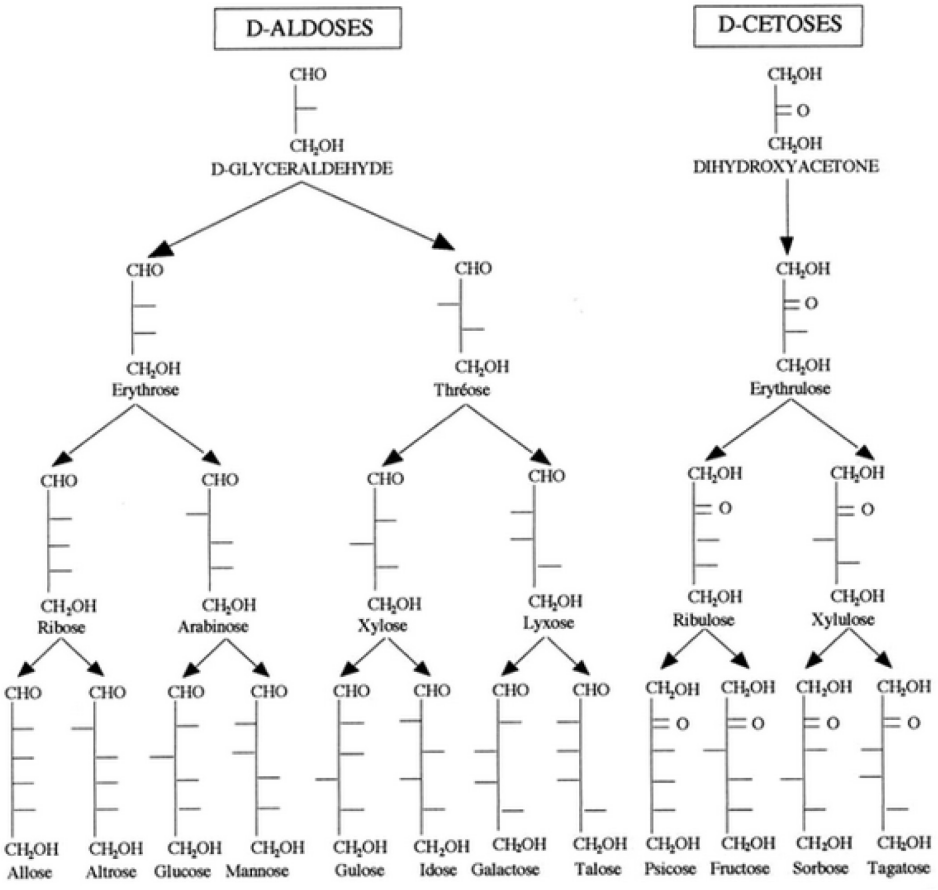


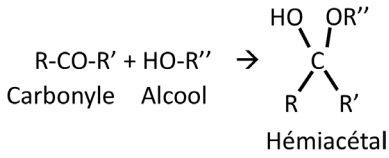
Illustration 18 : Filiation chimique des oses de la série D

De plus, il existe deux façons de représenter les oses :

- La représentation de Fischer est une simple projection de la biomolécule sur un plan. Cette méthode permet de représenter les molécules de façon linéaire ;
- La représentation de Haworth est une représentation cyclique des sucres.

En solution, les oses sont essentiellement sous forme cyclisée, la fonction carbonyle réagissant avec une fonction hydroxyle pour former un hémiacétal.

En effet, l'angle des liaisons carbone-carbone des oses rapproche la fonction carbonyle des quatrième ou cinquième carbones hydroxylés, permettant ainsi la formation de l'hémiacétal. Des cycles « pyrane », à six côtés, et « furane », à cinq côtés, se forment alors et ils sont stipulés dans la nomenclature des oses. Ainsi, le glucose sous sa forme pyrane est désigné sous le terme D-glucopyranose. Sous sa forme furane, le glucose est appelé le D-glucofuranose (cf. illustration 20).



Nota bene

Le fructose se cyclise essentiellement en D-fructofuranose. De plus, en solution, les cycles se forment et se rompent en permanence, créant ainsi un équilibre entre les formes linéaires (Fischer) et les cycles pyranes et furanes des oses. Il s'agit de la mutarotation.

Par ailleurs, la cyclisation entraîne la formation d'une nouvelle isomérie : l'anomérie. Pour mémoire, la fonction hydroxyle portée par le carbone anomérique peut être en position α ou β. Cette anomérie est également stipulée dans la nomenclature. Ainsi, le D-glucose sous la forme pyrane et dont la fonction hydroxyle du carbone anomérique est en position α est désigné sous le terme : α-D-Glucopyranose.

Nota bene

L'anomérie et l'épimérie des oses ont déjà été abordées au chapitre 1.

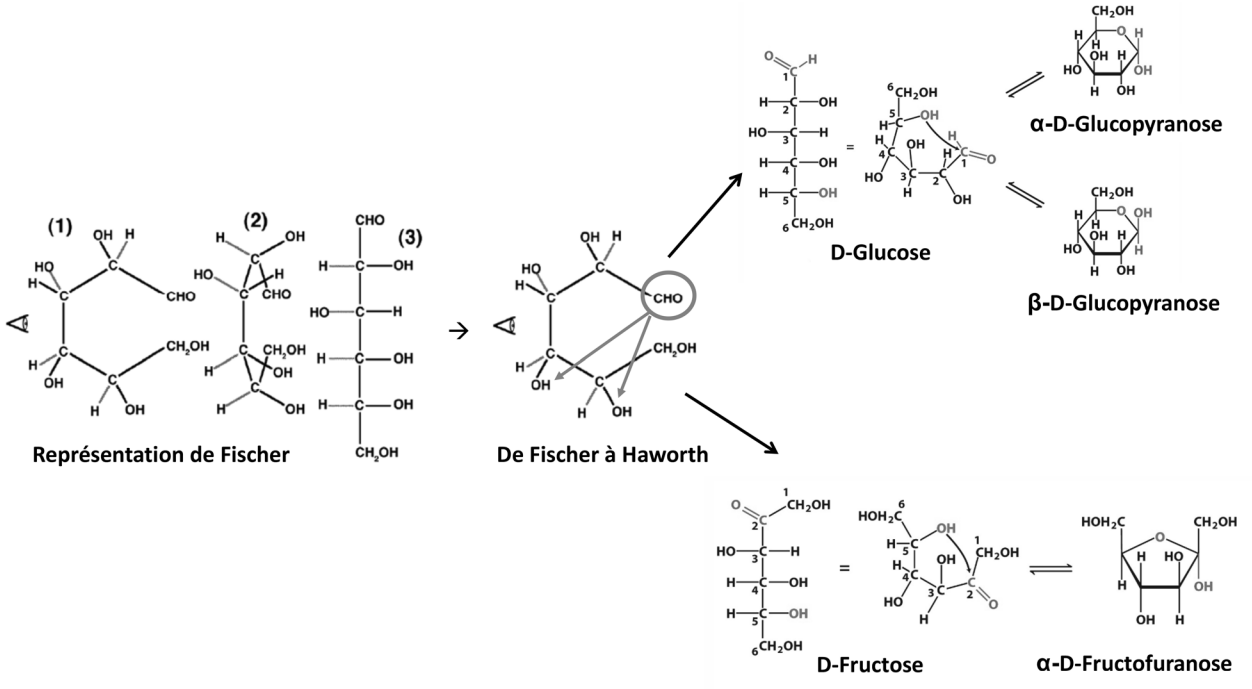


Illustration 19 : Représentations et désignations des oses

Les principaux oses à retenir sont : le glycéraldéhyde, le dihydroxyacétone, le ribose (et désoxyribose associé), le glucose, le galactose et le fructose. Ces sucres sont régulièrement rencontrés, soit dans la physiologie digestive, soit dans le métabolisme.

b. Les osides

Les osides sont des **polymères de résidus glucidiques**. Par conséquent, l'hydrolyse d'un oside peut aboutir à la libération de deux ou de plusieurs oses, identiques ou différents s'il s'agit d'un homoglycane ou d'un hétéroglycane.

Les résidus sont liés les uns aux autres par liaison osidique (ou glycosidique). Selon leur mode de liaison, l'oside est réducteur ou non réducteur.

- Dans le premier cas de figure, il y a condensation de l'hémiacétal d'un ose avec la fonction alcoolique de l'ose suivant, formant une liaison de type « osido-ose ». En bout de chaîne, ayant son carbone anomérique libre, le dernier sucre peut passer de la forme cyclique à la forme linéaire. Ainsi, grâce à sa fonction carbonyle libre, l'oside peut réagir avec la liqueur de Fehling, démontrant ses capacités réductrices.
- Dans le second cas de figure, **les oses forment des liaisons de type « osido-oside » en condensant les fonctions hémiacétaliques**. Tous les carbones anomériques étant engagés dans les liaisons osidiques, l'oside est dans l'incapacité de réagir avec la liqueur de Fehling. Par conséquent, il est **non réducteur**.

De plus, la liaison osidique fige la forme anomérique de l'ose, soit en position α, soit en position β. Par conséquent, chaque oside est caractérisé par la stéréospécificité de sa liaison osidique. Pour nommer un oside, il faut :

- Nommer les sucres cyclisés impliqués dans la liaison osidique ;
- Repérer la configuration du carbone anomérique impliqué dans la liaison ;
- Repérer le numéro de l'atome de carbone portant la fonction alcool impliquée dans la liaison ;
- Attribuer la nomenclature adéquate à chaque élément, c'est-à-dire attribuer les suffixes « osyl », « ose » ou « oside » aux sucres.

Généralement, le nom de l'oside sera :

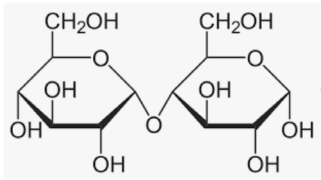
- X... osyl (α1 ou β1 → n) Y... ose où n est le numéro du carbone autre qu'anomérique. Il s'agit de la nomenclature pour une liaison de type « osido-ose » ;
- X... osyl (α ou β1 → α ou β1) Y... oside dans le cas d'une liaison de type « osido-oside ».

En effet, la terminaison du nom de chaque ose dans la nomenclature d'un oside a une signification bien précise :

- ... « ose » : la fonction hémiacétal de l'ose est **libre** ;
- ... « osyl » : la fonction hémiacétal du **premier ose** est **engagée** dans la liaison osidique ;
- ...oside : la fonction hémiacétal du **dernier ose** est **engagée** dans la liaison osidique.

Ainsi, le maltose, constitué de deux molécules de glucose sous forme pyrane liés en α1–4, est un diholoside réducteur désigné sous le terme D-Glucopyranosyl (α1 → 4) D-Glucopyranose. Le maltose est issu de l'hydrolyse de l'amylose, constitué uniquement de résidus de glucose liés en α1–4, ou de l'amylopectine/glycogène, deux polyosides dont les résidus de glucose sont liés en α1–4 ou ramifiés en α1–6 (cf. illustration 21).

L'amylose, l'amylopectine et le glycogène représentent différentes formes de réserve de glucose dans les cellules. Si l'amylose et l'amylopectine sont produits par les végétaux, le glycogène est synthétisé dans les cellules animales, notamment dans les muscles et le foie.



D-Glucopyranosyl α1→4 D-Glucopyranose
MALTOSE

AMYLOSE

(D-Glucopyranosyl α1→4 D-Glucopyranose) x N
MALTOSE x N

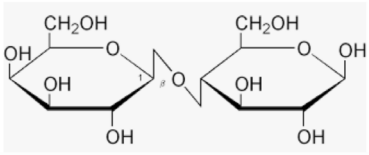
AMYLOPECTINE / GLYCOGENE

(D-Glucopyranosyl α1→4 D-Glucopyranose) x N
MALTOSE x N
(D-Glucopyranosyl α1→6 D-Glucopyranose) x N
ISOMALTOSE x N

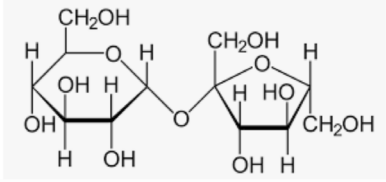
Illustration 20 : Osides composés de résidus de glucose

Trois autres diholosides sont à connaître : le lactose, le saccharose (cf. illustration 21) et la cellobiose.

- Le lactose, un diholoside réducteur, est composé d'une molécule de galactose et d'une molécule de glucose, toutes deux cyclisées sous forme pyrane et liées en β1–4. Le lactose est donc un D-Galactopyranosyl (β1 → 4) D-Glucopyranose. Comme son nom usuel l'indique, il s'agit de l'un des constituants des produits laitiers.
- Le saccharose est un diholoside non réducteur, composé d'un D-Glucopyranose et d'un D-Fructofuranose liés entre eux par leur carbone anomérique. La forme anomérique du glucopyranose est α, celle du fructofuranose est β. Il s'agit donc d'un D-Glucopyranosyl (α1–β2) D-Fructofuranoside.
- La cellobiose, constituant de base de la cellulose de la paroi des cellules des végétaux, est un diholoside composé de deux glucopyranoses liés en β1–4. Il s'agit d'un D-Glucopyranosyl β1 → 4 D-Glucopyranose.



D-Galactopyranosyl β1→4 D-Glucopyranose
LACTOSE



D-Glucopyranosyl α1→β2 D-Fructofuranose
SACCHAROSE

Illustration 21 : Le lactose et le saccharose

c. Quelques oses particuliers

c.1. Les osamines et les acides uroniques

Deux osamines sont intéressants à connaître. Il s'agit de la **glucosamine** et de la **galactosamine**. Dans ces molécules, la fonction alcool du deuxième carbone est remplacée par une fonction amine. Cette fonction est souvent acétylée pour donner les **N-acétylglucosamines** ou **N-acétylgalactosamines**. Complexés avec un acide glucuronique, un dérivé acide du glucose, les osamines entrent dans la constitution de la matrice extracellulaire de certains tissus tels que le derme ou le liquide synovial des articulations. En effet, l'acide hyaluronique est une glycosaminoglycane composé d'un acide β-D-glucuronique et d'une N-acétyle-D-Glucosamine, liés en β1–3.