

Sous la direction de P. PEYCRU, D. GRANDPERRIN et C. PERRIER :
B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER,
J.-F. FOGELGESANG, C. VAN DER REST.



BIOLOGIE

BCPST 1

TOUT-EN-UN

4^e édition

DUNOD

Conception et création de couverture : Hokus Pokus Créations
Maquette intérieure : Yves Tremblay

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.

Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du

Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



Nouvelle présentation, 2019

© Dunod, 2017

11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff

ISBN 978-2-10-080102-2

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), 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 » (art. 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.

Table des matières

Avant propos	VIII
Les plus en ligne	IX
Présentation de l'ouvrage	X
Abréviations	XIV
Remerciements	XVI

Des molécules du vivant à la cellule : organisation fonctionnelle

1	L'eau, les petites molécules organiques	2
1.1	La composition du vivant : atomes et molécules	3
1.2	L'eau	12
1.3	Les glucides simples ou oses	15
1.4	Les lipides	22
1.5	Les acides aminés	28
1.6	Les nucléotides	31
1.7	Les conversions	33
2	Les macromolécules	38
2.1	Les macromolécules glucidiques, polysides ou glycanes, polymères d'oses et de dérivés	39
2.2	Les acides nucléiques, polymères séquencés de nucléotides	45
2.3	Les protéines, polymères séquencés d'acides aminés	52
2.4	Les polyphénols, hétéropolymères pariétaux des cellules végétales	70
3	Membranes cellulaires : organisation, propriétés et interrelations structurales	76
3.1	Architecture moléculaire et propriétés des membranes cellulaires	77
3.2	Les matrices extracellulaires, interfaces fonctionnelles entre la cellule et son milieu	87

3.3	Les relations structurales entre membranes, cytoplasme et milieu extracellulaire	94
4	Échanges et membranes	105
4.1	Caractérisation des échanges transmembranaires	105
4.2	Les transports individuels : supports moléculaires et importance biologique	113
4.3	Transports cytotiques : exocytose et endocytose	124
5	Membrane plasmique et communication nerveuse	132
5.1	Le potentiel d'action, variation particulière du potentiel de membrane des cellules excitables	132
5.2	Le potentiel d'action : un messenger nerveux régénéré de proche en proche par les membranes	142
5.3	La synapse : transmission d'information via un messenger chimique	145
6	Les réactions chimiques du vivant	157
6.1	Les enzymes et la réalisation du métabolisme	157
6.2	Les mécanismes de la catalyse : association enzyme-substrat(s) et ajustement induit	160
6.3	Le contrôle de l'activité enzymatique par des changements conformationnels	168
6.4	Les enzymes et la spécialisation fonctionnelle des compartiments et des cellules	172
7	Biosynthèses caractéristiques	178
7.1	Panorama des principales biosynthèses	179
7.2	La traduction, processus de polymérisation des acides aminés	184
7.3	La maturation et l'adressage des protéines	191

8	Métabolisme et formes d'énergie de la cellule	202	TP3	La cinétique enzymatique et son contrôle	312
8.1	Les trois formes d'énergie directement utilisables par la cellule	202	3.1	Cinétique d'une peroxydase : détermination de k_m , v_{max} et k_{cat}	312
8.2	Le rôle des mitochondries et des chloroplastes dans le métabolisme énergétique	213	3.2	Influence du pH sur la catalyse du lysozyme	316
8.3	Architecture moléculaire et couplages au sein des membranes : crêtes, thylacoïdes, plasmalemma bactérien	221	3.3	Analyse de deux cinétiques d'inhibition réversible	318
	Conclusion	237			
9	Métabolisme et transferts de matière	240		L'organisme : un système en interaction avec son environnement	
9.1	Deux sources d'approvisionnement des cellules	240	11	Regards sur l'organisme animal, la vache (<i>bos taurus</i>, mammifère bovidé)	322
9.2	Les fondements métaboliques de l'hétérotrophie	241	11.1	La vache dans son milieu de vie	323
9.3	Les fondements métaboliques de l'autotrophie	252	11.2	Une fonction de nutrition : l'alimentation de la vache	329
10	Synthèse sur l'organisation fonctionnelle de la cellule	268	11.3	Vue d'ensemble sur les fonctions de nutrition	336
10.1	La cellule, un volume aqueux limité par une ou plusieurs structures	269	11.4	La reproduction de la vache	339
10.2	La compartimentation des cellules	275	11.5	La vache, un animal domestique	346
10.3	Les cellules, systèmes thermodynamiques ouverts	276	12	Plans d'organisations et relation entre les organismes et leur milieu	353
10.4	Une information génétique supportée par une molécule séquencée d'adn	277	12.1	Les mêmes fonctions pour tous les animaux	353
TP1	Organisation fonctionnelle de la cellule	280	12.2	Des structures convergentes associées à des fonctions comparables dans un milieu donné	360
1.1	Mise en œuvre de techniques d'études simples de la cellule	280	12.3	Les modalités de réalisation des fonctions en relation avec les caractéristiques des milieux	364
1.2	Observation et identification des éléments d'organisation de la cellule	288	TP4	La souris	371
1.3	Organisation fonctionnelle dans l'espace et dans le temps des cellules	302	4.1	Tégument des mammifères	371
TP2	Nature, propriétés et techniques d'étude des biomolécules	305	4.2	Morphologie de la souris	373
2.1	Électrophorèse de protéines en conditions native et dénaturante	305	4.3	Appareil cardio-respiratoire	374
2.2	Chromatographie de pigments photosynthétiques de chlorophyte et de rhodophyte	310	4.4	Appareil digestif	375
			4.5	Appareil urogénital	379
			TP5	Un téléostéen	384
			5.1	Observations avant dissection	384

5.2	Anatomie fonctionnelle des appareils reproducteur et digestif ; relations avec le milieu de vie	386	15	Développement embryonnaire et acquisition du plan d'organisation	452
5.3	Anatomie fonctionnelle de l'appareil respiratoire et relations avec le milieu de vie	387	15.1	De l'ovocyte à la cellule œuf : l'acquisition des symétries radiaire et bilatérale	453
TP6	Un crustacé (langoustine, écrevisse)	390	15.2	La segmentation : l'acquisition de l'état pluricellulaire	459
6.1	Observation d'une écrevisse avant dissection	390	15.3	La gastrulation : les mouvements morphogénétiques et la mise en place des trois feuillets embryonnaires	463
6.2	Anatomie fonctionnelle des appareils circulatoire et respiratoire de l'écrevisse	392	15.4	L'organogenèse : mise en place des tissus, des organes et achèvement du plan d'organisation	473
6.3	Anatomie fonctionnelle de l'appareil reproducteur de l'écrevisse	394	16	Contrôle du développement embryonnaire	484
6.4	Anatomie fonctionnelle de l'appareil digestif de l'écrevisse	394	16.1	Analyse des caractéristiques d'une induction à l'échelle cellulaire	484
6.5	Anatomie fonctionnelle de la chaîne nerveuse abdominale de l'écrevisse	395	16.2	Identification des molécules impliquées dans l'induction du mésoderme par les blastomères végétatifs	492
TP7	Le criquet	397	16.3	Contrôle de l'évolution du mésoderme par des cascades d'induction	502
7.1	Morphologie et tégument du criquet	397	16.4	Un exemple de différenciation : des territoires somitiques aux myocytes	509
7.2	Dissection des pièces buccales	400	TP8	Structures et cellules impliquées dans la reproduction	523
7.3	L'appareil respiratoire trachéen : stigmates et trachées	401	8.1	Localisation des cellules reproductrices des mammifères	523
7.4	Conclusions	401	8.2	Observation des gamètes d'une algue, le fucus.	526
13	Du rapprochement des gamètes à la fécondation chez les animaux et les végétaux	403	8.3	Localisation des structures reproductrices des angiospermes	527
13.1	La reproduction d'un végétal aquatique fixé : le fucus	404	8.4	Localisation des structures reproductrices du polypode	529
13.2	Le rapprochement des gamètes : unité et diversité dans le monde vivant	406	TP9	Le développement embryonnaire des amphibiens	531
13.3	Des mécanismes favorisant la fusion entre gamètes de génomes différents	425	9.1	Analyse des étapes du développement embryonnaire	531
13.4	La fusion des gamètes et la formation d'un nouvel individu	428	9.2	Cartes des territoires présomptifs	534
13.5	La reproduction sexuée dans les cycles de développement	436	9.3	Étude de la gastrulation à partir de modèles en polystyrène	535
14	La reproduction asexuée	443	9.4	Réponses des cellules compétentes à un inducteur	535
14.1	Modalités de la reproduction asexuée des angiospermes	443	9.5	Analyses des interactions cellules-matrice extracellulaire	536
14.2	Caractéristiques de la reproduction asexuée	447			
14.3	Conséquences de la reproduction asexuée	448			

TP10 Les fleurs des angiospermes	539	18.4 Contrôle de la transcription chez les eucaryotes	587
10.1 Étude pratique d'une fleur d'angiosperme : la morelle noire	539	18.5 La diversité des transcriptomes	594
10.2 Diversité de l'organisation florale en liaison avec le mode de pollinisation	542	19 Duplication de l'information génétique, mitose et cycle cellulaire	602
10.3 Détermination d'une espèce à l'aide d'une flore	547	19.1 Le cycle cellulaire	603
10.4 Place des angiospermes dans la classification	549	19.2 La diversité des protéines impliquées dans la réplication de l'adn	604
TP11 Fruits et graines	552	19.3 Conservation de l'information génétique lors du fonctionnement de la fourche de réplication	606
11.1 Grands traits de l'organisation des fruits et des graines	552	19.4 Les origines des erreurs de réplication et conséquences	610
11.2 Adaptation de l'organisation des graines et des fruits au mode de dissémination	555	19.5 La mitose, mécanisme de répartition égale du matériel génétique entre les deux cellules filles	614
La biodiversité et sa dynamique		20 La diversification des génomes : mutations et brassages génétiques	618
17 Structure du génome des eubactéries et des eucaryotes	560	20.1 La diversité des mutations à l'origine de la diversification des génomes	619
17.1 Le support de l'information génétique	560	20.2 Diversification des génomes par brassage des allèles associé à la sexualité	630
17.2 Les particularités du génome des eubactéries	567	20.3 Diversification des génomes par transferts horizontaux de gènes	644
17.3 Les particularités du génome des eucaryotes	568	TP12 Quelques outils pour l'étude des génomes	653
17.4 Le dynamisme du support de l'information génétique nucléaire et son expression	570	12.1 Séparer des fragments de restriction d'ADN par électrophorèse sur gel	653
18 L'expression du génome : la transcription et son contrôle	575	12.2 Étudier des séquences nucléotidiques	656
18.1 De l'adn à l'arn : le mécanisme de la transcription	575	12.3 Quelques techniques de biologie moléculaire	658
18.2 Maturation post-transcriptionnelle : de l'arn pré-messager à l'arn messager	580	TP13 Chromosomes, mitose et méiose	665
18.3 Contrôle de la transcription chez les eubactéries	582	13.1 Identification des phases de la mitose et de la méiose	666
		13.2 Résultats de croisement chez sordaria	670
		13.3 Analyse de caryotypes	671
		13.4 Le contrôle du cycle cellulaire	672

Fiches méthode		Corrigés des exercices	696
Fiche 1	Faire un plan	Chapitre 1	696
Fiche 2	Rédiger une introduction et une conclusion	Chapitre 2	697
Fiche 3	Rédiger un devoir de synthèse	Chapitre 3	699
Fiche 4	Réaliser un schéma de synthèse	Chapitre 4	700
Fiche 5	Analyser un document	Chapitre 5	702
Fiche 6	Analyser une micrographie	Chapitre 6	704
Fiche 7	Réussir une khôlle	Chapitre 7	705
Fiche 8	Réaliser un herbier	Chapitre 8	707
Fiche 9	Gérer le passage de 1 ^{re} en 2 ^e année	Chapitre 9	708
		Chapitre 10	710
		Chapitre 11	711
		Chapitre 12	712
		Chapitre 13	713
		Chapitre 14	715
		Chapitre 15	716
		Chapitre 16	719
		Chapitre 17	722
		Chapitre 18	722
		Chapitre 19	723
		Chapitre 20	724
		TP9	724
		Bibliographie	728
		Index	730

Avant propos

Le manuel « Tout en un BCPST 1^{re} année » a été rédigé, par une équipe composée de professeurs de classe préparatoire BCPST et d'universitaires.

Cette édition est nouvelle sur divers points. Des chapitres ont été profondément remaniés. D'autres ont subi des modifications ponctuelles. Des fiches méthode ont été adaptées aux nouvelles modalités des concours. Des apports conséquents complètent le **site numérique** essentiellement dédié à divers sujets corrigés.

Chacun des items du programme est clairement affiché au début du paragraphe de cours qui l'illustre. Ils apparaissent dans un cartouche sur fond coloré, portant la mention « **Connaissances clés** » ou « **Capacités exigibles** ». Les « **liens** » avec d'autres chapitres, TP ou disciplines, mentionnés dans le programme, sont repris et parfois complétés, sous la forme d'un encadré à la fin du cours.

La page d'entrée de chapitre comporte le plan, l'introduction, et un encadré qui reprend les **notions acquises du lycée**. En marge du texte, sont indiqués les **renvois** utiles vers d'autres chapitres. Divers encarts ponctuent le cours pour aller plus loin en apportant des précisions techniques, historiques. Des **exercices intégrés** sont proposés au fil des cours et des TP, pour illustrer une notion du programme. Leur corrigé suit immédiatement l'énoncé. Des **résumés** clairement identifiés terminent chaque grande partie de chapitre. La partie « **Réviser** » comporte un résumé général, « **l'essentiel** », une figure de synthèse, les mots-clés et une rubrique de mise en garde sur les erreurs à ne pas commettre. La partie « **S'entraîner** » comporte des sujets de synthèse ainsi que des analyses de documents dont les corrigés figurent en fin d'ouvrage. Enfin, diverses « **Fiches méthodes** » relatives à l'analyse d'un document, la rédaction d'un sujet de synthèse, l'interrogation orale... apportent des conseils pratiques. Les **travaux pratiques**, abondamment illustrés par des clichés photographiques et des schémas, sont exposés à la suite de la partie de cours qu'ils illustrent. Un certain nombre d'entre eux comporte un lien vers le site dunod.com où le protocole de diverses dissections est téléchargeable.

Des **rabats de couverture** permettent au lecteur de trouver des informations générales utiles dans les divers domaines du programme. À savoir : une échelle de dimensions des objets biologiques les plus courants, une chronologie des découvertes importantes en relation avec les notions du programme, une classification des divers groupes abordés dans l'ouvrage, diverses illustrations...

Des **compléments en ligne** sont présentés en détail p. IX et accessibles sur le site dunod.com, complètent cette édition. Ils comportent, entre autre, divers sujets corrigés d'épreuves écrites et orales, d'autres exercices d'analyse de documents, des vidéos de dissection...

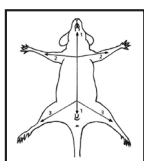
Ainsi, ce nouveau manuel et ses compléments en ligne proposent un large choix **d'exercices d'entraînement** accompagnés de leur corrigé.

Les plus en ligne



sont des contenus complémentaires à ce livre.

Vous y trouverez



des protocoles
de dissection



des vidéos
de dissection



des sujets d'annales
corrigées et d'exercices
d'entraînement



des sites avec
des ressources
complémentaires

COMMENT ÇA MARCHE ?



1

Je me rends sur la page
de mon livre sur dunod.com



2

Je trouve mes



sous la présentation
de mon livre

3

J'accède à la liste
des contenus, en accès
classés par

CATÉGORIE



RÉSERVÉ

Je me munis
de mon livre



J'entre le
demandé

MOT DE PASSE

4

Je clique
et c'est téléchargé



PRÉSENTATION DE L'OUVRAGE

Le cours

Structure du génome des eubactéries et des eucaryotes

CHAPITRE 17

Plan

- 17.1 Le support de l'information génétique
- 17.2 Les particularités du génome des eubactéries
- 17.3 Les particularités du génome des eucaryotes
- 17.4 Le dynamisme du support de l'information génétique nucléaire et son expression

Introduction

L'unité de constitution du vivant, la cellule, est un système hautement organisé dans sa structure et dans son fonctionnement à la fois dans l'espace et dans le temps. L'édification de cette organisation, son maintien et son fonctionnement reposent sur l'expression de son information génétique.

- Où est localisée l'information génétique ?
- Quelles sont la nature et les caractéristiques du support de cette information ?

Ce que vous avez vu au lycée

- La transgénèse montre que l'information génétique est contenue dans la molécule d'ADN et qu'elle y est inscrite dans un langage universel.
- L'universalité du rôle de l'ADN est un indice de la parenté des êtres vivants.
- Les chromosomes sont des structures constantes des cellules eucaryotes qui sont dans des états de condensation variables au cours du cycle cellulaire.

17.1 LE SUPPORT DE L'INFORMATION GÉNÉTIQUE

Connaissances clés

L'ensemble des molécules d'ADN contenues dans une cellule et l'information qu'elles portent forment son génome. Chez les eubactéries, le génome à localisation cytoplasmique est formé d'un chromosome circulaire et éventuellement de plasmides. Chez les eucaryotes, on distingue le génome nucléaire et le génome des organites. Le génome nucléaire est constitué de chromosomes.

Capacités exigibles

- On ne détaille pas l'organisation moléculaire du chromosome bactérien.
- Comparer les génomes des eubactéries et des eucaryotes, les grands traits de leur organisation, de leur expression.
- Étudier les similitudes entre le génome extranucléaire eucaryote et celui des eubactéries.
- Utiliser des résultats de techniques de séquençage pour analyser et décrire les génomes.

Les connaissances acquises au Lycée

Les connaissances clés

Les capacités exigibles

Des résumés de fin de paragraphe

Des renvois en marge aux autres parties du programme

Les liens avec les autres chapitres et TP

Chapitre 4 • Échanges et membranes

En résumé...

Les processus d'endocytose sont donc très divers. Cette diversité porte à la fois sur le contenant et le contenu. Les vésicules formées sont soit recouvertes, soit nues. L'endocytose peut ou non impliquer l'intervention de récepteurs. Comme l'exocytose, l'endocytose implique de nombreuses interactions moléculaires dont certaines nécessitent de l'énergie ; à ce titre, elle peut aussi être rangée dans les transports actifs en rappelant toutefois qu'il s'agit d'un transport en masse.

4.3.3 Endocytose et exocytose

Nous venons de signaler qu'il s'agit de processus complémentaires, l'un compensant l'autre. Ils interviennent tous les deux dans la dynamique membranaire, le recyclage des membranes, et peuvent s'accompagner de transformations de la composition membranaire.

Ces processus sont également associés dans la traversée de « barrières » cellulaires. Les vésicules d'endocytose formées à un pôle de la cellule transitoirement dans le cytoplasme pour rejoindre le plasmalemm opposé où elles sont exocytées. Il s'agit de **transcytose**, mécanisme impliquant des vésicules en général issues. Un tel transport est courant dans les cellules endothéliales des capillaires où il permet le transfert de grosses molécules entre le plasma et la lymphe interstitielle. Enfin l'exocytose comme l'endocytose permettent de contrôler le nombre de récepteurs présents à la surface du plasmalemm et donc la réactivité d'une cellule cible à un message. Des vésicules proches de la périphérie cellulaire constituent des réserves de récepteurs et de messagers hormonaux (insuline). Une exocytose rapide permet d'exposer ces récepteurs et de les rendre fonctionnels. Une endocytose impliquant le secteur du plasmalemm dans lequel ils sont insérés les rend momentanément inactifs.

Il en est de même pour la modulation de l'absorption du glucose au niveau des myocytes et des adipocytes par exemple, des vésicules sous-membranaires riches en glucose-perméases pouvant être exocytées lors de la réception d'un signal hypoglycémiant (insuline) ce qui accroît rapidement la capacité d'absorption du glucose par les cellules cibles.

Soulignons pour terminer quelques notions importantes :
• L'endocytose et l'exocytose sont des processus fondamentalement associés au fonctionnement du cytosquelette (microtubules et microfilaments en particulier) et sont donc absents chez les procaryotes.

• Les cellules végétales réalisent également de l'exocytose dès la constitution du phragmoplaste puis lors de leur croissance par apposition de matériaux pariétaux sur la face interne de leur paroi.

Enfin, soulignons le point commun entre ces processus d'échanges entre milieux intra- et extracellulaires et ceux qui participent à la réalisation de transferts souvent réversibles entre compartiments dans le cadre du trafic cellulaire. Le transport de vésicules du réticulum vers le Golgi fait intervenir d'autres protéines de revêtement, les coatamines. En retour, d'autres vésicules du Golgi reviennent au réticulum. Ces échanges impliquent la constitution de vésicules tant lisses que recouvertes, de clathrine ou de coatamines.

→ Cours : ch. 3 sur l'organisation et les propriétés des membranes ; ch. 5 sur la membrane plasmique et les communications nerveuses pour le fonctionnement des canaux de fuite et leur importance aux côtés de la pompe Na⁺/K⁺ ATP dépendante dans la genèse et l'entretien d'un potentiel de membrane (potentiel de repos), pour les relations structure-fonction des canaux à porte chimiodépendants et voltages dépendants et sur leur rôle dans la constitution, la propagation régénérative et sur la transmission du message nerveux, pour la présentation intégrée à l'étude de la transmission du message nerveux.

→ Liens : ch. 6 pour les échanges réalisés au travers des endomembranes dans le cadre des synthèses cellulaires ; ch. 8 sur les différentes formes d'énergie et de couplages énergétiques dans les cellules ; ch. 9 sur les échanges au travers des endomembranes dans le cadre des voies de l'autotrophie et de l'hétérotrophie à l'échelle cellulaire.

Liens

À la fin de chaque chapitre

une partie pour réviser

Réviser

L'essentiel

Entre deux compartiments biologiques séparés par une membrane, il existe différents flux qui concernent aussi bien l'eau, solvant biologique, des petites molécules dissoutes dans l'eau (solutés), mais aussi des macromolécules.

Les solutés sont souvent présents à des concentrations différentes de part et d'autre d'une membrane séparant deux compartiments biologiques ; il en résulte un gradient transmembranaire chimique (pour un soluté neutre), ou électrochimique (pour un soluté chargé). Ce gradient est une forme d'énergie que l'on peut évaluer par le calcul de la variation molaire d'enthalpie libre associée au transfert de cette substance d'un compartiment à l'autre au travers de cette membrane ($\Delta G^{\circ}_{transm}$).

Les transferts d'eau et de solutés au travers d'une membrane sont donc régis par des lois thermodynamiques ; on distingue ainsi des transferts passifs diffusifs, qui se réalisent spontanément ($\Delta G^{\circ}_{transm} < 0$) sans dépense énergétique de la part des systèmes cellulaires, et des transferts actifs ($\Delta G^{\circ}_{transm} > 0$) permis grâce à des couplages énergétiques, chimioosmotiques (transports actifs primaires), ou osmoosmotiques (transports actifs secondaires).

La cinétique des transferts diffusifs est caractéristique des modalités de franchissement de la membrane. Elle peut être linéaire pour la diffusion simple au travers de la bicouche lipidique membranaire (de type loi de Fick sans saturation), ou hyperbolique (avec saturation possible des transporteurs) pour la diffusion facilitée par protéines porteuses (uniports) et canaux.

Les transports actifs mettent également en jeu des protéines porteuses, à cinétique hyperbolique, qui jouent de plus le rôle majeur d'agents de couplage.

Des transferts sont aussi réalisés entre compartiments biologiques par des bourgeonnements ou des fusions de vésicules (endocytose-exocytose). Leurs mécanismes reposent sur les propriétés des membranes (fluidité notamment) et impliquent l'intervention de nombreuses protéines ainsi qu'une dépense énergétique de la part des cellules.

Ces échanges ont des fonctions diverses en liaison avec la nutrition des cellules (approvisionnement, débarras), leur métabolisme (échanges de molécules entre compartiments cellulaires), mais aussi des fonctions informatives à l'échelle des cellules (signaux calciques par exemple) ou de l'organisme (exocytose par ouverture provoquée de canaux calciques par exemple) ou de l'organisme (exocytose d'hormones ou de neurotransmetteurs).

Attention

- Distinguez les notions de gradient chimique pour une substance neutre et de gradient électrochimique pour une substance chargée.
- Soyez capable d'évaluer la variation d'enthalpie libre associée au transfert d'une substance (neutre ou chargée) au travers d'une membrane en fonction de la différence de concentration de cette substance entre les deux compartiments qu'elle sépare et du potentiel de membrane. Prenez soin alors d'identifier en indice le sens du transfert et en déduire le sens spontané du transfert de cette substance.
- Sachez calculer un coefficient de partage huile-eau d'une substance donnée.
- Retenez les influences conjuguées de la masse moléculaire et du coefficient de partage huile-eau d'une substance pour rendre compte de la perméabilité diffusive de la membrane à son égard.
- Sachez distinguer les transports individuels actifs et les transports diffusifs suivant des critères énergétiques.
- Sachez également distinguer différents types de transports diffusifs en fonction de leur cinétique.

Mots-clés

- Canaux
- Coefficient de diffusion
- Coefficient de partage huile-eau
- Couplage chimioosmotique
- Couplage osmochimique
- Diffusion simple

- Diffusion facilitée
- Endocytose
- Exocytose
- Gradient transmembranaire
- Loi de Fick
- Perméabilité

- Protéine porteuse
- Transcytose
- Transport actif primaire
- Transport actif secondaire
- Transport passif

129

une partie pour s'entraîner

S'entraîner

Questions de synthèse

Analyse de documents

Importance des protéines dans les échanges membranaires
Importance de la fluidité membranaire dans les échanges au travers du plasmalemm

Exercice 4.1 : Des ARNm codant pour l'aquaporine de l'hématie (AQP1) sont injectés dans des ovocytes de Xénope. Après expression de la protéine, l'osmolarité du milieu est diminuée. On suit la vitesse du gonflement de la cellule et constate. Deux autres expériences similaires sont réalisées, l'une sur des ovocytes n'exprimant pas AQP1, l'autre sur des ovocytes exprimant AQP1 mais préincubés en présence de HgCl₂, avant diminution de l'osmolarité du milieu.

Analysez et interprétez ces résultats. Quelle hypothèse pouvez-vous formuler quant à la perméabilité des ovocytes de Xénope n'ayant pas reçu d'ARNm vis-à-vis de l'eau ?

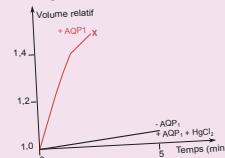


FIGURE 4.15 Gonflement d'ovocytes de Xénope après diminution de l'osmolarité extracellulaire (modifiée d'après E. Shechter, Biochimie et biophysique des membranes, Dunod, 2004).

Exercice 4.2 : La figure 4.16 traduit l'évolution du volume de liposomes et de protoliposomes reconstitués avec la protéine AQP1 (aquaporine d'hématie) ayant subi un choc hypertonique (transfert dans une solution de très faible potentiel hydrique au regard de la leur). Analysez et interprétez ces résultats.

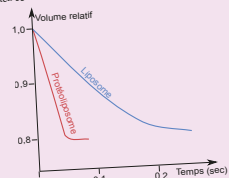


FIGURE 4.16 Évolution du volume de liposomes et de protoliposomes après transfert en milieu hypertonique (modifiée d'après E. Shechter, Biochimie et biophysique des membranes, Dunod, 2004).

131

Une figure de synthèse

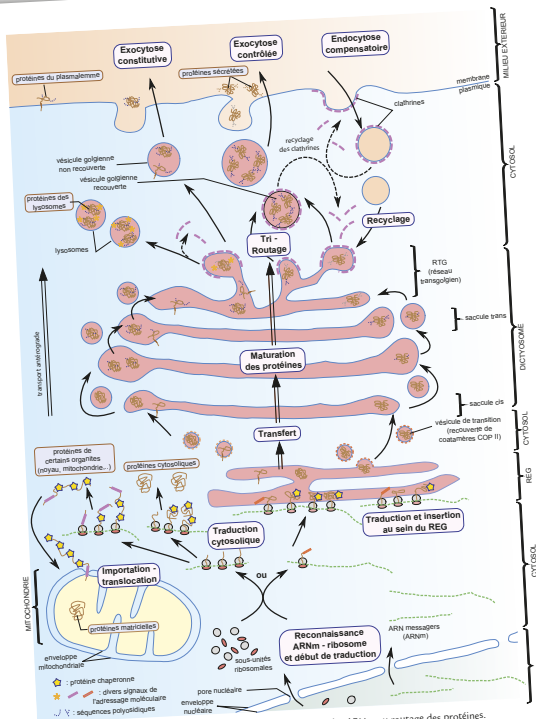


FIGURE DE SYNTHÈSE La protéosynthèse, de la traduction des ARNm au routage des protéines.

TP 6

Il est possible d'inciser l'estomac à l'aide de ciseaux fins pour observer des dents chitineuses médianes et latérales ainsi que des lamelles calcifiées qui constituent le moulin gastrique. L'estomac comporte 2 parties : la **région cardiaque** antérieure et la **région pylorique** postérieure (figure TP6.6). La région cardiaque est volumineuse. Elle participe à la trituration et au broyage des aliments grâce au **moulin gastrique actionné par des muscles développés**. La nourriture traverse un canal étroit muni de soies jouant le rôle de filtre et atteint la région pylorique. L'estomac peut contenir par ailleurs deux **gastrolithes** : ces concrétions calcaires sont une réserve de calcium utilisable lors de la prochaine mue.

La nourriture, liquide, passe dans l'intestin moyen relié à un cécum. Une partie de l'**hépatopan- créas** (de couleur jaune ou verte) sécrète une enzyme cellulaire permettant la digestion des aliments (parois des cellules végétales) à son niveau ainsi qu'au niveau de l'intestin moyen. L'intestin conduit le bol alimentaire jusqu'à l'anus.

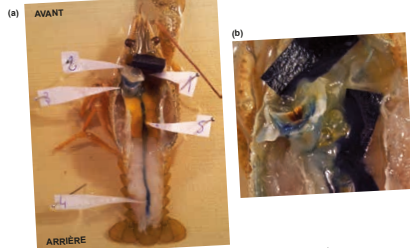


FIGURE TP6.6 Le tube digestif de l'écrevisse, face dorsale : (a) estomac intègre ; (b) estomac ouvert.
De 1 à 4 : tube digestif ; 1 : oesophage ; 2 : région cardiaque de l'estomac ; 3 : région pylorique de l'estomac ; 4 : intestin ; 5 : hépatopancreas (glande associée au tube digestif).

6.5 ANATOMIE FONCTIONNELLE DE LA CHAÎNE NERVEUSE ABDOMINALE DE L'ÉCREVISSE

La chaîne nerveuse est ventrale (figure TP6.7). C'est une caractéristique des protostomiens. Elle apparaît transverse et brillante, plaquée entre les muscles et la cuticule.

Le système nerveux de l'écrevisse est à disposition métamérique (1 paire de ganglions nerveux par métamère) comme chez tous les arthropodes. L'abdomen comprend 6 métamères par des 6 paires de ganglions abdominaux (figure TP6.7a). Ces paires de ganglions sont reliées par des commissures connectives (figure TP6.7b). Les ganglions d'une même paire sont réunis par une commissure transversale mais cette structure, de sorte que les deux ganglions semblent ne former qu'une seule masse (figure TP6.7b). Les ganglions sont reliés aux organes (ex. : muscles contrôlant le mouvement des appendices abdominaux, organes sensoriels) par des **nerfs** moteurs, sensitifs ou mixtes selon le cas.

395

TP 10

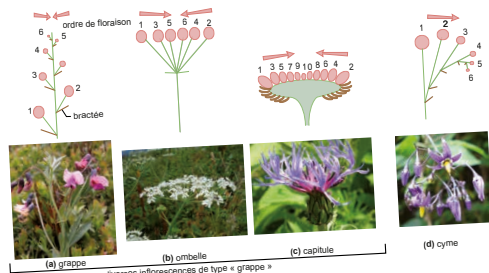


FIGURE TP10.12 Inflorescences indéfinies.

(a) Grappe de gerse (*Lathyrus montanus*, fabacées) ; (b) ombelle d'ombellifères de berce (*Hemidulum spondylium*, apiacées) ; (c) capitule de bleuet (*Centaurea montana*, astéracées) ; (d) inflorescence définie, cyme (*Solanum dulcamara*, solanacées). Les chiffres 1 à 6 indiquent l'ordre d'épanouissement des fleurs.

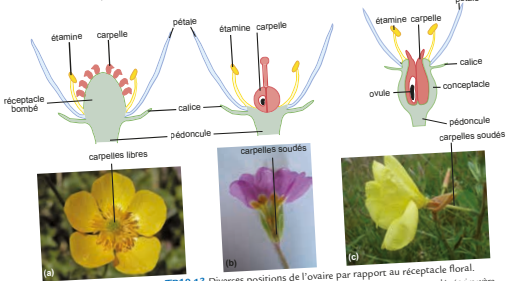


FIGURE TP10.13 Diverses positions de l'ovaire par rapport au réceptacle floral.
(a) Ovaire supérieur et carpelles libres (renoncule) ; (b) ovaire supérieur et carpelles soudés (primula) ; (c) ovaire inférieur et carpelles soudés (onagre, onagracées) ; (d) ovaire inférieur et carpelles soudés (cistace, cistacées).

551

Des fiches méthodes qui regroupent des conseils

1 Faire un plan

Un plan bien structuré est un outil efficace pour présenter vos connaissances. Il doit mettre en valeur le cheminement de votre pensée, votre raisonnement. Apprendre à nommer des termes que vous comprendrez le problème de la compétence. Consultez une argumentation scientifique en articulant différentes références.

1. Lisez le sujet pour bien le comprendre

► **Lisez très attentivement le sujet ; soulignez les mots importants** qui seront définis dans l'introduction. C'est en réfléchissant à la signification de ces termes que vous comprendrez le problème posé par le sujet et le délimitez. Prêtez une attention particulière à la ponctuation et aux mots de liaison.

► **Procédez à un quadrillage** par des questions systématiques. Quelles structures sont concernées ? (Comment ?) Où ? Quand ? Y a-t-il des variations ? dans le temps, dans l'espace, d'un organisme à un autre ?

► À la fin de cette étape, cherchez à reformuler le sujet avec vos propres mots. Attention : ne le confondez pas avec un autre de libellé proche ; cernez bien ses limites.

Noter les difficultés que vous aurez identifiées de façon à ne pas tomber dans ces pièges dans la suite du travail.

2. Répondez le champ des connaissances utiles

En quelques minutes, notez au brouillon, les différentes parties du cours qui se rapportent au sujet. Concentrez-vous ; mobilisez rapidement les points essentiels des chapitres du programme ; écartez ceux qui ne concernent pas le sujet.

Ce bref survol du programme peut vous conduire à repérer les limites définies à l'étape 1.

3. Recherchez la logique de votre plan

Le plan doit comporter un **petit nombre de grandes parties** (deux à quatre). Les points abordés dans chaque grande partie sont de même importance et s'enchaînent logiquement. Ils couvrent tout le sujet sans sortir du cadre du sujet ; vérifiez le souvent en vous référant à l'étape 1.

► Organisez la matière première du devoir

• À partir des points (très généraux) recensés à l'étape 2, faites au brouillon l'inventaire des connaissances précises utiles au sujet. Ne retenez que celles qui répondent aux questions dégagées dans l'étape 1. Référez-vous fréquemment au quadrillage du sujet effectué alors.

• Structurez cet inventaire. Repérez, par exemple en les surlignant, les points les plus importants. Séparez en deux colonnes distinctes, d'un côté les idées importantes, de l'autre les faits (expériences, détails des mécanismes, organisation des structures biologiques) qui démontrent ou précisent ces idées.

► Trouvez une logique adaptée au sujet

• Si les étapes précédentes ont été bien menées, dans la colonne « idées » apparaît un petit nombre de points importants, pouvant être regroupés logiquement. Le plan est alors une suite logique d'idées, de thèmes : c'est un plan thématique.

• Vous pouvez aussi essayer d'adapter quelques enchaînements classiques. Par exemple, dans un plan fonctionnel, les grandes parties correspondent chacune à l'étude d'une des fonctions d'une entité biologique. Ou encore, lorsque le sujet porte sur l'étude d'un processus, un plan mettant en valeur la démarche est adapté : vous commencerez par mettre en évidence le processus, puis vous étudierez son fonctionnement pour terminer par les mécanismes de contrôle. Si le sujet porte sur plusieurs mécanismes, pensez à privilégier un plan comparatif, plutôt que de faire une étude successive.

► **Préparez vos conclusions.** À ce stade de votre travail, résumez ce que vous vous apprêtez à démontrer dans chaque partie. Cela vous servira de matière première pour rédiger les bilans partiels à la fin de chaque partie et la conclusion finale.

Fiche 9 : Gérer le passage de 1^{re} en 2^e année

9 Gérer le passage de 1^{re} en 2^e année

Vous êtes admis en BCPST2. Bravo ! Une étape est franchie mais ce n'est là qu'une étape. La seconde année est celle des concours et leurs épreuves, écrites comme orales, portant sur le programme des deux années de la classe préparatoire. Plusieurs points importants doivent être notés.

En deuxième année, chaque programme d'interrogation (ou programme de Kholles) de SVT porte sur deux semaines d'enseignement du programme de BCPST2 auxquelles s'ajoute celui de trois semaines d'enseignement du programme de BCPST1 constituant des révisions : ces programmes de Kholles sont donc volumineux.

Le rythme des Kholles et des devoirs surveillés est élevé (2 Kholles et 1 devoir surveillé par semaine). Des devoirs « maison » peuvent s'y ajouter.

Au cours de l'année, les devoirs surveillés voient les sujets se rapprocher de plus en plus de sujets de concours et porter sur une part de plus en plus grande du programme.

Les cours de deuxième année reprennent et complètent souvent des notions ouvertes en première année. Une bonne compréhension du cours exige donc que vous arriviez en deuxième année en ayant revu le cours de première année.

La masse de travail personnel à fournir est donc importante. Pour réussir à intégrer une Grande École, un étudiant de CPGE doit donc être acquis à l'idée d'un travail soutenu et d'un effort continu de longue durée (sur 2 ou 3 années). Il faut considérer qu'il est possible d'intégrer dès la première tentative et d'envisager le redoublement qu'en cas de nécessité (en cas d'échec ou pour obtenir une école plus conforme à ses souhaits). Réussir suppose donc, outre l'aptitude au travail, une motivation de tous les instants et une bonne solidité physique et psychologique. Ce sont d'ailleurs les qualités qui sont requises pour le métier que vous avez choisi.

Enfin, il n'y a pas de discipline accessoire. Dans un concours, tous les points comptent et la différence entre les candidats dépend des points obtenus dans toutes les matières : l'intégration dans une école plutôt qu'une autre peut être due à un demi point glané en géographie ou en langue vivante 2.

Alors que faire pendant vos vacances d'été pour optimiser vos chances de réussite ?

1. Entretenez vos connaissances et relisez les autant que possible à du concret

Où que vous passiez vos vacances : entretenez vos connaissances et relisez-les autant que possible à du concret ! Pensez à la mise en pratique des cours et TP à contenu naturaliste. Vous pourrez alors observer, réfléchir, lire et vous intéresser à...

► La géologie

Il existe des Guides Géologiques Régionaux (entre autres ceux publiés par les Éditions Dunod) pour chaque région de métropole. Vous pouvez les consulter pour tracer vos itinéraires de promenades et, surtout, pour noter les observations de terrain. À la rentrée, pensez à les apporter au laboratoire des SVT pour leur identification à condition qu'ils soient de taille significative et en précisant le lieu (exact et pas approximatif) de leur collecte.

La carte géologique de la France éditée par le BRGM est un extraordinaire document qui recense des informations multiples. Sa présentation est faite en 1^{re} année, mais elle resservira en 2^e année. L'acquisition de ce document est vivement recommandée. Et les temps des vacances peut vous permettre d'approfondir son analyse, de vous pencher sur les particularités de votre région, de votre lieu de vacances... Vous pourrez conserver ce document, son observation vous révélera pendant longtemps des points que vous n'avez pas vu auparavant.

► La flore

Il n'y a pas de « honte » à se promener avec sa flore, une loupe et une forte épingle de forestier en guise de pince à dissection ; c'est même vivement conseillé ! C'est à l'occasion :

- d'identifier les familles, les genres et les espèces les plus communes ;
- de constituer un **herbier** (voir la fiche méthode n° 2) ;
- de reconnaître les arbres et les arbustes (port, feuilles, écorce) fruitiers et forestiers à la faveur de promenades champêtres ou forestières ;
- de visiter et visiter **jardins potagers, vergers, grandes cultures** pour y reconnaître les plantes cultivées les plus communes, leurs fruits, leurs graines sans oublier les plantes sauvages (« mauvaises »).

Abréviations

A	région antérieure	CTP	cytosine triphosphate
A	adénine	$\Delta\mu H^+$	différence de potentiel électrochimique de protons (force proton-motrice)
ACh	Acétylcholine	D	région dorsale
AChE	Acétylcholine estérase	Da	Dalton
ADN	acide désoxyribonucléique	DAG	diacylglycérol
ADNbc	acide désoxyribonucléique bicaténaire	DHAP	dihydroxyacétone phosphate
ADNc	acide désoxyribonucléique complémentaire	dNDP	désoxyribonucléotide di-phosphate
ADNct	acide désoxyribonucléique chloroplastique	dNMP	désoxyribonucléotide mono-phosphate
ADNmt	acide désoxyribonucléique mitochondrial	dNTP	désoxyribonucléotide tri-phosphate
ADN pol	ADN polymérase	DTT	dithiotréitol
ADP	adénosine diphosphate	E'	potentiel redox réel
AGI	acide gras insaturé	E°'	potentiel redox standard
AGS	acide gras saturé	ESB	encéphalopathie spongiforme bovine
AGNS	acide gras non saturé	FAD	flavine-adénine dinucléotide
AMP	adénosine monophosphate	FGF	facteur de croissance fibroblastique
AMP_c	adénosine monophosphate cyclique	Fuc	fucose
A.N.	application numérique	G	guanine
AQP	aquaporine	GABA	acide γ aminobutyrique
ARN	acide ribonucléique	GAG	glycosaminoglycane
ARNm	acide ribonucléique messager	Gal	galactose
ARNr	acide ribonucléique ribosomien	Gal3P	glycéraldéhyde 3-phosphate
ARNt	acide ribonucléique de transfert	Glc	glucose
ARN pol	ARN polymérase	GDP	guanosine diphosphate
ATP	adénosine triphosphate	GMP	guanosine monophosphate
BET	bromure d'éthidium	GMPc	guanosine monophosphate cyclique
bHLH	basique hélice-boucle-hélice	GTP	guanosine triphosphate
BMP	protéine morphogénétique osseuse	G1P	glucose 1-phosphate
C	cytosine	G6P	glucose 6-phosphate
CDP	cytosine diphosphate	HAT	histone acétyltransférase
CK	cytokinine	Hb	hémoglobine
CMP	cytosine monophosphate	HDAC	histone désacétylase
CoA	coenzyme A	HDL	<i>High density lipoprotein</i> (lipoprotéine de haute densité)
CoE	coenzyme E	HK	hexokinase
COMT	centre organisateur des microtubules		
cP	centipoise		

HRE <i>Hormone Response Element</i> (élément de réponse aux hormones)	Pi phosphate inorganique ou encore orthophosphate
HSP <i>Heat Shock Protein</i> (protéine de choc thermique)	PKA protéine kinase AMP _c dépendante
IDL lipoprotéine de densité intermédiaire	PKG protéine kinase GMP _c dépendante
kb kilobase	PPi pyrophosphate inorganique
kDa kilodalton	PPSE potentiel post-synaptique exciteur
kj kiloJoule	PQ plastoquinone
KO « Knock-Out »	PS I photosystème I
LDL <i>Low density lipoprotein</i> (lipoprotéine de basse densité)	PS II photosystème II
MEB microscopie électronique à balayage	PV pôle végétatif
MEC matrice extracellulaire	Q quinone
MET microscopie électronique à transmission	REG (ou RER) reticulum endoplasmique granuleux (ou rugueux)
MLC chaîne légère de la myosine	REL reticulum endoplasmique lisse
MM masse moléculaire	RuBiP ribulose 1-5 biphosphate
MO microscopie optique	Rubisco ribulose biphosphate carboxylase-oxygénase
MRFs facteurs régulateurs de la myogenèse	SDS Sodium Dodécyl Sulfate
MTOC centre organisateur des microtubules	Shh Sonic-hedgehog
MyoD <i>Myogenic determination factor D</i>	SNARE récepteur de protéine SNAP (<i>Soluble N-ethylmaleimide sensitive factor attachment protein</i>)
Myf-5 <i>Myogenic factor 5</i>	SSB (protéine -) <i>Single-Stranded Binding</i> (protéine stabilisatrice de l'ADN)
nAChR récepteur nicotinique à l'acétylcholine	T thymine
NAD nicotinamide-adénine-dinucléotide	Te thymine forme éol
NADP nicotinamide-adénine-dinucléotide-phosphate	TTP thymidine triphosphate
NAG N-acétyl glucosamine	TB transition blastulénne
NcoR corépresseur	Tk thymine forme cétone
NDP nucléotide diphosphate	TEA ions tétra-éthyl-ammonium
NMP nucléotide mono-phosphate	TTX tétrodotoxine
no nombre d'oxydation	TGF facteur de croissance transformant
NTP nucléotide tri-phosphate	U uracile
OGM organisme génétiquement modifié	UDP uridine diphosphate
ORF <i>Open Reading Frame</i> (phase ouverte de lecture)	UMP uridine monophosphate
P région postérieure	UTP uridine triphosphate
PA pôle animal	UV ultra-violet
PAGE <i>PolyAcrylamide-Gel-Electrophoresis</i> (électrophorèse en gel de polyacrylamide)	V région ventrale
pb paires de bases	Vd voltage dépendant
PCR <i>Polymerase Chain Reaction</i> (polymérisation en chaîne)	VLDL <i>Very low density lipoprotein</i> (lipoprotéine de très basse densité)
pdb <i>protein data bank</i>	V_M potentiel de membrane
PDI <i>protein disulfide isomérase</i>	V_{rep} potentiel de repos
PFK phosphofructokinase	Xyl xylose
pHi pH isoélectrique	

Remerciements

La parution de cet ouvrage « Biologie BCPST », fruit de la collaboration d'une équipe de professeurs, est pour nous l'occasion de remercier tous ceux qui nous ont aidés à mener à bien ce projet, par leurs conseils et leurs critiques constructives.

Les versions initiales de certains chapitres ont été relues par des collègues universitaires, Valérie FENELON, professeur à l'Université de Bordeaux I, Stéphane MAURY, professeur à l'Université d'Orléans, Eric QUEINNEC, professeur à l'Université Pierre et Marie Curie et Jean-Claude BAEHR, professeur à l'Université de Poitiers, et par François CARIOU, professeur en BCPST au lycée Blaise Pascal de Clermont Ferrand. Nous les remercions.

Merci à Nacer BENMERADI, directeur technique de la plateforme d'imagerie cellulaire, faculté de médecine Rangueil à Toulouse, Philippe COCHARD, responsable de la plateforme d'imagerie cellulaire, Université Paul Sabatier à Toulouse, Pierre Emmanuel GLEIZES, responsable du plateau de Microscopie Electronique Intégrative du laboratoire de Biologie Moléculaire Eucaryote de l'Université Paul Sabatier de Toulouse, Lionel MOUREY, directeur de recherche CNRS à l'Institut de Pharmacologie et de Biologie Structurale, CNRS, de l'Université Paul Sabatier de Toulouse, pour les documents iconographiques qu'ils ont aimablement mis à notre disposition.

Merci à Dominique LARROUY, professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse, pour les réponses à nos questions et les indications bibliographiques qu'il nous a fournies.

Daniel POISSON, professeur en BCPST au lycée Masséna à Nice, et Jérôme Davion, technicien au laboratoire de SVT du lycée Janson de Sailly à Paris, ont puisé dans leur photothèque pour nous fournir divers clichés. Nous les remercions.

Merci également à nos collègues les Dr Michel Delarue et Christian Aimar du service Biomédia-UPMC, Faculté de Biologie, qui ont puisé dans leurs photothèques pour nous fournir divers clichés.

Nos remerciements s'adressent aussi à l'équipe éditoriale, Emmanuelle Chatelet et Eric d'Engenières qui ont à nouveau largement collaboré à la réalisation de cet ouvrage.

Les questions, les difficultés et les idées de nos étudiants ont nourri notre réflexion. Nous souhaitons que cet ouvrage constitue un outil efficace pour leur formation.

Enfin, nous n'oublions pas nos proches, qui cette fois encore, ont accepté patiemment l'intrusion de notre activité professionnelle dans la vie familiale.

Des molécules du vivant à la cellule : organisation fonctionnelle

L'eau, les petites molécules organiques

CHAPITRE

1

Plan

- 1.1 La composition du vivant : atomes et molécules
- 1.2 L'eau
- 1.3 Les glucides
- 1.4 Les lipides
- 1.5 Les acides aminés
- 1.6 Les nucléotides
- 1.7 Les conversions

Introduction

Tous les êtres vivants sont constitués de substances minérales (eau et sels minéraux) et de composés organiques. Ces derniers, ainsi nommés car ils sont élaborés par les êtres vivants, appartiennent à quatre grandes familles - glucides, lipides, protides, acides nucléiques – et sont impliqués dans les activités cellulaires.

- Quelles sont les principales caractéristiques fondamentales de ces molécules ?
- Quels sont les liens entre leurs propriétés physico-chimiques et leurs fonctions biologiques ?

Nous répondrons à ces questions en présentant les principaux atomes constitutifs du vivant. Nous montrerons ensuite que ces éléments, liés chimiquement, forment des biomolécules. Nous présenterons ensuite les propriétés de l'eau, composant majoritaire des cellules, aux fonctions multiples. Suivra l'étude des quatre types principaux de petites molécules, glucides simples, lipides, acides aminés et nucléotides. Les voies de conversion entre ces familles biochimiques clôtureront ce chapitre.

Ce que vous avez vu au lycée

- Les êtres vivants sont constitués d'éléments chimiques disponibles sur le globe terrestre. Les proportions de ces éléments sont différentes dans le monde inerte et dans le monde vivant.
- Ces éléments chimiques se répartissent dans diverses molécules formant la matière organique carbonée (matière produite par les êtres vivants) et la matière minérale constitutives du vivant.
- Parmi les molécules minérales constitutives du vivant, l'eau est la molécule la plus abondante ; les principales formes de matière organique sont les lipides, les glucides, les protides, les nucléotides et les acides nucléiques (ADN et ARN).
- L'unité chimique des êtres vivants peut être considérée comme un indice de leur parenté.

Connaissances clés

Les atomes de carbone des molécules biologiques portent des fonctions variées qui déterminent leurs propriétés physico-chimiques (dimension, solubilité, polarité, ionisation).

Le rôle biologique des molécules organiques dépend de leurs propriétés physico-chimiques et de leur réactivité. Des réactions d'oxydoréduction modifient et diversifient les fonctions chimiques des petites molécules biologiques. Une même molécule biologique peut appartenir à plusieurs familles.

L'analyse qualitative et quantitative des diverses molécules du vivant ([tableau 1.1](#)) montre la présence de deux types de constituants, minéraux et organiques. Les premiers sont les plus abondants car l'eau, constituant majeur des cellules, représente en moyenne 60 % de la masse totale

des animaux, 75 % de celle des végétaux. Ces valeurs varient de 10 % (majorité des graines) à 98 % (méduse). Les sels minéraux sont peu abondants mais participent à des fonctions essentielles comme nous le verrons plus loin.

TABEAU 1.1 CONSTITUANTS D'UNE CELLULE EUCARYOTE ET D'UNE CELLULE PROCARYOTE.

Constituants		Cellule eucaryote (ex : hépatocyte de rat)	Cellule procaryote (ex : <i>Escherichia coli</i>)
Constituants minéraux	Eau	74	70
	Sels minéraux	1	1
Constituants organiques	Glucides	1,5	3
	Lipides	2,5	2
	Protides	16	17
	Acides nucléiques	5	7

Valeurs exprimées en % de la masse totale. Les parts de l'eau et des glucides sont plus élevées dans les cellules végétales.

Voir chapitre 8,
figure 8.14

1.1 LA COMPOSITION DU VIVANT : ATOMES ET MOLÉCULES

Selon leur abondance, les atomes constitutifs des êtres vivants sont classés en trois groupes :

- les éléments majeurs ou **macroéléments** : les quatre atomes H, C, O, N représentent plus de 95 % de la masse des organismes. Ce sont les atomes fondamentaux des molécules organiques essentielles, glucides, lipides, protides et acides nucléiques. L'eau, présente en grande quantité, explique l'abondance de l'oxygène.
- Les **oligoéléments** : peu abondants (0,03 à 1,3 %) comme S, P, Ca, Mg..., ils participent à la constitution de molécules complexes (ex. : Mg^{2+} de la molécule de chlorophylle ou assurent seuls une fonction : Na^+ , K^+ et potentiel d'action).
- Les microéléments : à l'état de traces, ils sont indispensables à la constitution et au fonctionnement de diverses molécules (fer et molécules de cytochromes, de myoglobine et d'hémoglobine...).

Le monde vivant est organisé autour du carbone : en se liant à lui-même par covalence, il forme des motifs variés (chaînes linéaires ou ramifiées, cycles) et établit des liaisons robustes avec d'autres atomes comme O, N ou H au sein de molécules organiques très diverses.

1.1.1 Les caractéristiques des principaux atomes (H, C, N, O, S et P)

a) Organisation schématique d'un atome

Électriquement neutre, un atome est constitué d'un noyau central autour duquel sont répartis des électrons. Le noyau représente à lui seul la quasi-totalité de la masse de l'atome ; il contient Z protons, chargés positivement, et N neutrons électriquement neutres. L'atome d'un élément X est caractérisé par 2 nombres, Z (nombre de charge ou **numéro atomique**) et A (**nombre de masse**) avec $A = Z + N$; ${}_Z^AX$ représente le noyau de cet atome. Exemples : ${}^{12}_6C$, ${}^{16}_8O$.

Les réactions chimiques entre atomes impliquent les électrons périphériques. Leur nombre conditionne les propriétés chimiques de l'élément considéré. Il intervient dans l'établissement de liaisons chimiques et détermine la valence de l'élément c'est-à-dire le nombre de liaisons covalentes possibles (tableau 1.2).

L'aptitude d'un atome à attirer les électrons lors d'une mise en liaison avec un atome de nature différente est une grandeur sans unité, l'électronégativité. Les éléments les plus fortement attracteurs et accepteurs d'électrons sont les plus électronégatifs (ex. : O et N), les éléments les plus fortement donneurs d'électrons sont donc les moins électronégatifs (ex. : H et P).

Le [tableau 1.2](#) résume les caractéristiques des principaux atomes de la matière vivante, rangés de haut en bas par ordre croissant de leur numéro atomique Z.

TABLEAU 1.2 CARACTÉRISTIQUES DES PRINCIPAUX ATOMES DE LA MATIÈRE VIVANTE.

	Numéro atomique Z	Nombre d'électrons de valence	Masse atomique A (Da et g.mol ⁻¹)	Rayon de covalence (pm)	Rayon de Van der Waals (pm)	Electro-négativité
H	1	1	1	38	120	2,2
C	6	4	12	77	170	2,5
N	7	3	14	75	155	3,0
O	8	2	16	73	152	3,4
P	15	3 ou 5	31	106	180	2,2
S	16	2 ou 4 ou 6	32	102	180	2,6

1 pm = 1 picomètre = 10⁻¹² m ; Da (le dalton) = masse d'un atome d'hydrogène.

Capacités exigibles

- ➔ Décrire les fonctions alkyl, alcool, aldéhyde, cétone, acide, amine.
- ➔ Identifier et analyser les réactions d'oxydoréduction du vivant en termes de transfert d'électrons.
- ➔ Mettre en relation les caractéristiques d'une molécule (nature, taille...), ses propriétés (hydrophilie, solubilité, ionisation), sa réactivité (acides, bases, esters et thio-esters, phosphorylations, équilibre céto-énolique) et in fine sa stabilité, ses fonctions.

1.1.2 Les liaisons covalentes entre atomes ; groupes fonctionnels

Les atomes forment des molécules par liaisons chimiques. Dans la chimie du vivant, le carbone joue un rôle central : il peut établir des liaisons covalentes grâce à la présence de quatre électrons périphériques. Il existe aussi des liaisons non covalentes qui conditionnent le comportement des groupes fonctionnels (§ 1.1.3).

a) Une mise en commun d'électrons

Une liaison covalente unit deux atomes par la mise en commun d'une paire ou doublet d'électrons. Le [tableau 1.5](#) donne l'ordre de grandeur de la taille des liaisons covalentes simples et de l'énergie de ces liaisons. Cette énergie est très élevée (quelques centaines de kJ.mol⁻¹). C'est une **liaison de forte énergie** donc stable en général dans les conditions cellulaires. L'énergie de liaison diminue quand la taille des atomes liés augmente : plus les atomes sont petits, plus les liaisons covalentes qui les unissent sont fortes. C'est le cas des atomes C, H, O et N qui participent à la construction des molécules du vivant.

La mise en commun d'un seul doublet donne naissance à une liaison simple symbolisée par un trait : liaison de type σ (sigma). Mais deux atomes liants peuvent apporter chacun deux électrons : il en résulte une double liaison symbolisée par un double trait. La deuxième paire d'électrons forme la liaison π (pi). Les doubles liaisons sont plus courtes (135 pm) et plus solides (≈ 600 kJ.mol⁻¹) que les liaisons simples.

Toutefois les électrons π , plus instables, sont facilement délocalisables. Cette propriété confère le caractère rigide et polaire aux liaisons peptidiques (§ 1.5.3). Par ailleurs ces électrons π sont excitables par la lumière (absorption de photons du visible), processus à l'origine de la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

b) Mésonérie et résonance

Lorsqu'une simple liaison est encadrée par deux doubles liaisons, les électrons π sont délocalisés sur l'ensemble des atomes de telle sorte que la molécule possède plusieurs structures. Ce phénomène est appelé **mésomérie**. La molécule est considérée comme un **hybride de résonance** entre des structures limites. Il en résulte un surplus d'énergie (structure plus stable) appelé énergie de résonance. Ce phénomène concerne les pigments photosynthétiques lors de la photoconversion, les liaisons phosphoanhydrides lors de l'hydrolyse de l'ATP. La liaison peptidique unissant deux acides aminés (§ 1.6.2 et figure 1.1) est un hybride de résonance suite au partage des électrons π de la double liaison $C=O$ entre les 3 atomes O, C et N.

Voir chapitre 8,
§ 8.3.1

Voir chapitre 8,
§ 8.1.4b

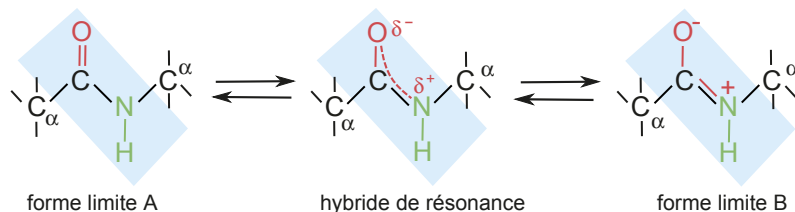


FIGURE 1.1 La liaison peptidique, un hybride de résonance.

c) Certaines liaisons covalentes sont polaires

Lorsque des atomes différents sont unis par covalence, chacun exerce sur le doublet une attraction spécifique fonction de son électronégativité ; le plus électronégatif attire davantage le doublet d'électrons (tableau 1.2). Ainsi, dans la liaison O-H, le noyau de l'atome d'oxygène attire le doublet vers lui. Cette attraction confère un caractère ionique partiel à la liaison et on attribue à chaque atome une charge partielle notée δ^+ et δ^- (figure 1.2). Les principales liaisons covalentes polaires en biologie sont : O-H, N-H, C=O, P=O. De tels dipôles électriques attirent d'autres dipôles comme ceux que forme la molécule d'eau (voir les liaisons H, § 1.1.3b).

d) Les chaînes hydrocarbonées

Les molécules à base de carbone et d'hydrogène sont des chaînes hydrocarbonées. Celles-ci sont soit linéaires (chaînes aliphatiques), soit ramifiées ou encore cycliques. Dans une chaîne hydrocarbonée linéaire, les angles de liaison des C successifs sont de 109° pour les simples liaisons et de 120° pour les doubles liaisons. Ceci concerne en particulier les acides gras membranaires dont les doubles liaisons induisent des coudes, affectant grandement la fluidité de la bicouche lipidique (figure 1.15).

Ces chaînes, en général peu réactives, constituent un radical alkyle, noté **R**, de la molécule par distinction avec les sites où d'autres atomes remplacent l'hydrogène et rendent l'ensemble plus réactif. Les substituants les plus fréquents de l'hydrogène, O, N et S, déterminent des groupes fonctionnels dont les propriétés chimiques définissent les fonctions alcool, aldéhyde, cétone, acide et amine (figure 1.2).

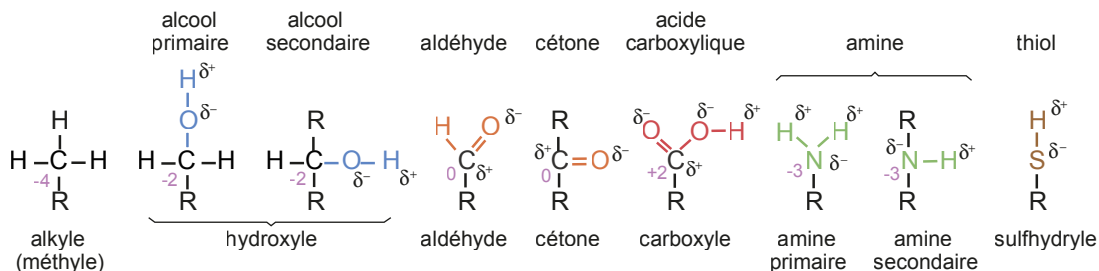


FIGURE 1.2 Les groupes fonctionnels (ligne du bas) et les fonctions associées (ligne du haut).

Le nombre d'oxydation du carbone (§ 1.1.2f) est indiqué en violet ; δ^+ et δ^- sont les charges partielles des liaisons covalentes polaires.

e) Les principaux groupes fonctionnels des molécules et leurs fonctions associées

Les radicaux alkyl

Ce sont des structures binaires, constituées de carbone et hydrogène (formule générale $C_n H_{2n+1}$) comme le groupe fonctionnel méthyle ($-CH_3$), très fréquent dans les biomolécules.

Du fait de leurs liaisons covalentes C–H non polaires, les chaînes hydrocarbonées sont insolubles dans l'eau : elles sont **hydrophobes**. Cette propriété et ses conséquences biologiques sont expliquées plus loin (§ 1.2.2). A titre d'exemple, la méthylation des protéines histones eucaryotiques entraîne la condensation de la chromatine, rendant l'expression génétique impossible.

La fonction alcool

Caractérisée par le groupe fonctionnel hydroxyle $-OH$, sa formule générale est $C_n H_{2n+1} -OH$. Citons l'éthanol [C_2H_5-OH], produit de la fermentation alcoolique anaérobie des levures. Le groupe fonctionnel $-OH$ confère aux molécules un caractère polaire, les rendant **hydrophiles** (§ 1.2.2). Les glucides simples comme le glucose sont des polyalcools (§ 1.3) très solubles dans l'eau. La fonction alcool est oxydable ; par oxydation, elle forme le groupe carbonyle présent dans les fonctions aldéhyde ($-CHO$) ou cétone ($-C=O$), voire le groupe fonctionnel carboxyle ($-COOH$) : cas des oses oxydés en acides uroniques (§ 1.3.2d). Elle réagit avec les acides par une réaction d'**estérification** (tableau 1.14) comme dans le cas du glucose et de l'acide phosphorique lors des premières étapes de la glycolyse. Les fonctions alcool réagissent entre elles par **éthérification**, formant des éther-oxydes (figure 1.4). La polymérisation du glucose en amidon ou en cellulose par liaisons O-glycosidiques en est un exemple.

La fonction aldéhyde

Un aldéhyde, appelé aussi alcool déshydrogéné, est de formule générale $R - CHO$. Ainsi $H-CHO$ est le méthanal ou formaldéhyde dont la solution aqueuse constitue le formol. La fonction aldéhyde, très polaire au niveau de $-C=O$, confère aux molécules organiques un caractère hydrophile. Elle s'oxyde facilement en acide en présence d'un réactif comme la liqueur de Fehling dont l'ion Cu^{2+} est réduit en Cu^+ et précipite sous forme de Cu_2O de couleur rouge brique. Cette réaction caractérise la présence des sucres réducteurs en solution. La fonction aldéhyde est **réductible** : c'est le cas du glycéraldéhyde $CH_2OH-CHOH-CHO$ réduit en glycérol $CH_2OH-CHOH-CH_2OH$, constituant de nombreux lipides. Elle peut enfin réagir avec une fonction alcool en hémiacétal lors de la cyclisation des oses (§ 1.3.2c).

Le tableau 1.3 présente les règles de nomenclature à partir de l'exemple du méthane.

TABLEAU 1.3 EXEMPLES DE NOMENCLATURE SELON LE GROUPE FONCTIONNEL.

Groupe fonctionnel	Exemple d'alcane	Suffixe	Exemple
Alkyle	Méthane (CH_4)	- yle	Méthyle : CH_3
Alcool		- ol	Méthanol : CH_3-OH
Aldéhyde	Méthane (CH_4)	- al	Méthanal : $H-CHO$
Carboxylique		- oïque	Acide méthanoïque : $H-COOH$

La fonction cétone

Une cétone est caractérisée par un groupe fonctionnel carbonyle $=C=O$ dont le carbone est lié à deux groupements carbonés notés R et R' (figure 1.2). Elle est désignée par le nom du carbure correspondant en remplaçant le -e terminal par la terminaison -one.

Le groupe fonctionnel $=C=O$, très polaire et donc hydrophile, participe à la solubilisation des molécules. Comme la fonction aldéhyde, la fonction cétone peut être réduite en fonction alcool.

Les fonctions aldéhyde et cétone existent sous deux formes tautomères, en équilibre : la forme cétonique (terme utilisé tant pour l'aldéhyde que pour la cétone) et la forme énolique. L'équi-

Voir chapitre 9,
§ 9.2.1a

Voir chapitre 2,
§ 2.1.2

Voir chapitre 6,
§ 6.2.1.d et
chapitre 9, § 9.2.1.a

libre chimique entre les deux formes fait intervenir le transfert d'un proton. La forme énolique est instable. Citons en exemple (figure 1.3) la conversion du glycéraldéhyde 3-phosphate en dihydroxyacétone phosphate qui a lieu lors de la glycolyse.

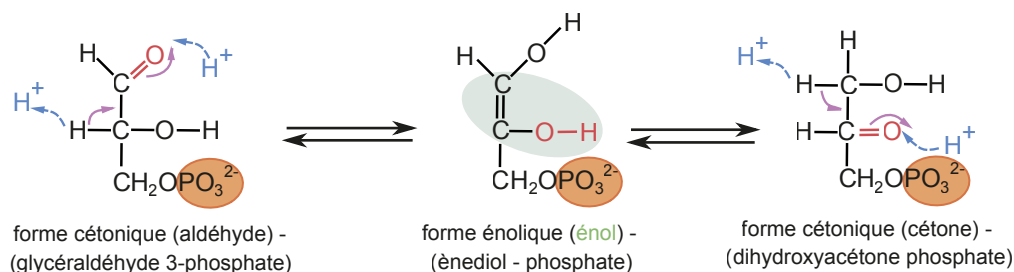


FIGURE 1.3 L'équilibre cétone-énolique ; exemple de l'isomérisation du glycéraldéhyde 3-phosphate en dihydroxyacétone phosphate.

Les flèches bleues et les flèches violettes indiquent respectivement le transfert de protons et le déplacement intramoléculaire des électrons.

La fonction acide carboxylique

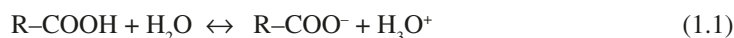
De formule générale $R-COOH$, un acide présente un groupe fonctionnel acide carboxylique (figure 1.2). Il est désigné par le nom du carbure correspondant en remplaçant le -e terminal par -oïque mais la nomenclature usuelle remplace la nomenclature officielle (tableau 1.4).

TABLEAU 1.4 QUELQUES ACIDES ORGANIQUES FRÉQUENTS EN BIOLOGIE.

n	Formule semi-développée	Nom usuel	Remarques
1	$H - COOH$	Acide formique	Acide gras volatil (AGV) produit par les fourmis
2	$CH_3 - COOH$	Acide acétique	AGV du vinaigre
3	$CH_3 - CO - COOH$ $CH_3 - CHOH - COOH$	Acide pyruvique Acide lactique	Produit de la glycolyse Produit de la fermentation lactique
4	$COOH - (CH_2)_2 - COOH$ $COOH - CH_2 - CHOH - COOH$	Acide succinique Acide malique	Métabolite du cycle de Krebs Métabolite du cycle de Krebs et de la photosynthèse en C4
16	$CH_3 - (CH_2)_{14} - COOH$	Acide palmitique	Acide Gras Saturé (AGS) extrait de l'huile de palme
18	$CH_3 - (CH_2)_7 - CH = CH - (CH_2)_7 - COOH$	Acide oléique	Acide Gras Insaturé (AGI) extrait de l'huile d'olive

n : nombre d'atomes de carbone.

Un acide est une espèce chimique **ionisable**, apte à libérer des ions H^+ (protons). Les acides carboxyliques sont généralement des acides faibles. En solution aqueuse, ils ne sont pas totalement dissociés et il s'établit un équilibre sous la forme :



Cet équilibre est caractérisé par la constante d'équilibre $K_a = [R-COO^-] \cdot [H_3O^+] / [R-COOH]$. Plus K_a est grand, plus l'acide est fort. La valeur de K_a variant de plusieurs puissances de 10, on utilise le cologarithme ($-\log K_a$) appelé **pKa**. **Plus le pKa est élevé, plus l'acide est faible**. Le déplacement de l'équilibre est essentiel dans la catalyse de type acide-base. Fortement polaire sous forme neutre et ionisée, la fonction carboxyle est très hydrophile et peu réactive. La fonction carboxyle estérifie les fonctions alcool et thiol ; citons la liaison thio-ester du coenzyme A.

Voir chapitre 6,
§ 6.2.1d et TP3, § 3.2

Voir chapitre 9,
§ 9.2.2a et § 9.2.2b

La fonction amine

Les amines dérivent de l'ammoniac (NH_3) ; elles sont facilement **ionisables** selon la réaction :



Ce sont des bases faibles ($\text{pK}_a \approx 10$) dont l'étude est abordée avec les acides aminés (§ 1.5). Cette fonction est fortement polaire donc hydrophile car l'atome N est plus électronégatif que H. La réaction d'une fonction amine et d'une fonction carboxyle forme une **liaison amide**, principe de la polymérisation des acides aminés en peptides (§ 1.5.3) et protéines.

Remarque : lorsque les groupes fonctionnels simples réagissent entre eux, ils forment des groupes fonctionnels complexes : groupes éther, ester et thio-ester, amide ou anhydride d'acide (figure 1.4 et figure 8.4). Les principales réactions sont présentées au § 1.7, tableau 1.14.

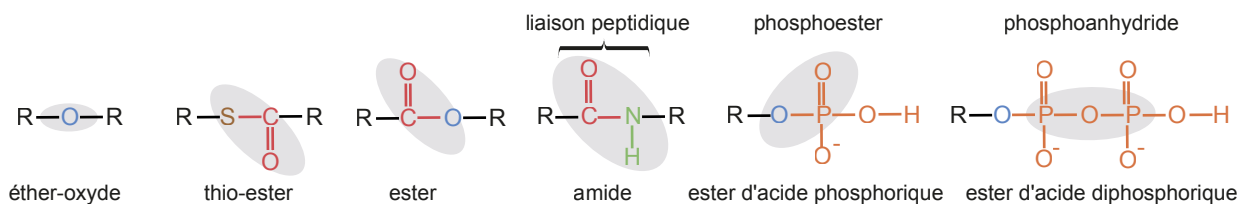


FIGURE 1.4 Les principaux groupes fonctionnels complexes.

f) Les degrés d'oxydation du carbone

Les atomes d'azote et d'oxygène sont très électronégatifs (tableau 1.2). Ainsi, l'atome d'oxygène d'une liaison $\text{C}-\text{O}$ attire plus les électrons que le carbone. Un atome accepteur d'électrons est dit réduit alors qu'un atome donneur d'électrons est dit oxydé. Une **oxydation** est une perte d'électron(s), une **réduction** est un gain d'électron(s). Une déshydrogénation, réaction fréquente en biologie, consiste en une perte d'hydrogène donc d'électron ($\text{H} = \text{H}^+ + \text{e}^-$) ; c'est un exemple d'oxydation. Une hydrogénation est une réduction. On quantifie l'oxydation ou la réduction d'un élément par le calcul du nombre d'oxydation.

Définition du degré ou nombre d'oxydation n.o.

C'est une valeur algébrique attribuée à un élément : plus elle est élevée, plus l'élément est oxydé (moins il est réduit). Quelques règles simples permettent son calcul.

- La somme des nombres d'oxydation de chaque élément $\Sigma(\text{n.o.})$ dans une molécule neutre est nulle ; pour un ion, elle est égale à la charge de celui-ci.
- Ex. : $\Sigma(\text{n.o.})$ eau = 0, $\Sigma(\text{n.o.})$ glucose = 0, $\Sigma(\text{n.o.})$ nitrate $\text{NO}_3^- = -1$; n.o. $\text{H}^+ = +1$.
- Dans un composé, la valeur attribuée à l'élément O est de -2 , celle attribuée à H est de $+1$. Exceptions : n.o. O dans l'eau oxygénée H_2O_2 est égal à -1 et, dans un corps pur simple, n.o. de l'élément est égal à 0 (n.o. O dans O_2 , n.o. H dans H_2). Le n.o. d'un groupement alkyl R est par convention égal à $+1$.

Exemples de calcul

Soit $x = \text{n.o. de C dans le glucose}$; on peut écrire $\Sigma(\text{n.o.}) \text{ C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 = 0 = 6x + 12 \times (+1) + 6 \times (-2)$; ainsi n.o. C = 0. De même il vient pour n.o. de C dans le dioxyde de carbone : $\Sigma(\text{n.o.}) \text{ CO}_2 = 0 = x + 2 \times (-2)$; $x = +4$. On constate alors que l'élément carbone est plus oxydé dans le dioxyde de carbone que dans le glucose ; pour passer du carbone minéral (CO_2) au carbone organique (glucose), il faut fournir à chaque carbone 4 e^- , donc le réduire.

On peut faire le même calcul pour le carbone des différents groupes fonctionnels étudiés (figure 1.2). Soit x le n.o. de C :

- C de la fonction méthyle $\text{R}-\text{CH}_3$: $0 = +1 + x + 3 \times (+1)$ d'où n.o. C = -4 ;

- C d'une fonction alcool $R-CH_2OH$: $0 = +1 + x + 2 \times (+1) + (-2) + 1$ soit n.o. $C = -2$;
- C de la fonction aldéhyde $R-CHO$: $0 = +1 + x + 1 + (-2)$ d'où n.o. $C = 0$;
- C de la fonction cétone $R-CO-R'$: $0 = +1 + x + (-2) + 1$ d'où n.o. $C = 0$;
- C de la fonction carboxyle $R-COOH$: $0 = +1 + x + 2 \times (-2) + 1$ d'où n.o. $C = +2$.

Le carbone est ainsi de plus en plus réduit lorsque l'on passe d'une fonction acide à une fonction aldéhyde ou cétone puis à une fonction alcool et enfin à un radical méthyle.

Le calcul de cette valeur permet :

- de comparer le degré d'oxydation d'un même élément dans deux composés différents ;
- de connaître le nombre d'électrons que nécessite l'oxydation ou la réduction d'un élément.

Le même calcul peut être réalisé pour l'azote. Soit y le n.o. de N :

- pour l'ion nitrate NO_3^- : $-1 = y + 3 \times (-2)$ d'où n.o. de N = +5 ;
- pour le composé $R-NH_2$: $0 = +1 + y + 2 \times (+1)$ d'où n.o. de N = -3.

L'azote organique de la fonction amine est donc moins oxydé que celui de l'ion nitrate. La réduction de l'azote nitrique en azote de la fonction amine nécessite 8 électrons ; n.o. passe de +5 à -3. Inversement l'oxydation complète de l'azote aminé en azote nitrique libère 8 e^- .

Voir chapitre 8, § 8.2

EXERCICE

D'un groupe fonctionnel à l'autre : exemple de l'oxydation acétique

En présence d'air, le micro-organisme spécifique *Mycoderma aceti*, transforme l'éthanol (CH_3CH_2OH) en acide éthanóïque ou acétique (CH_3COOH). Cette réaction est mise à profit dans la fabrication industrielle du vinaigre, solution diluée d'acide éthanóïque (5 à 8 %). La filiation entre ces trois molécules est la suivante : éthanol → éthanal → acide éthanóïque. Pour chaque oxydation, du dioxygène est nécessaire.

1. Ecrivez les équations de chaque oxydation.
2. Donnez l'équation globale de la transformation de l'éthanol en acide éthanóïque.
3. Déterminez le nombre d'oxydation du carbone réactionnel pour chacune de ces trois biomolécules.

Corrigé :

1. $CH_3CH_2OH + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow CH_3CHO + H_2O$; $CH_3CHO + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow CH_3COOH$.
2. $CH_3CH_2OH + O_2 \rightarrow CH_3COOH + H_2O$.
3. n.o. $C_{(R-CH_2OH)} = -2$; n.o. $C_{(R-CHO)} = 0$; n.o. $C_{(R-COOH)} = +2$. La réaction globale mobilise 4 électrons.

Les biomolécules, faites d'atomes unis par des liaisons covalentes stables, possèdent des groupements fonctionnels. Les molécules du vivant développent aussi entre elles et en leur sein des interactions non covalentes, labiles, dites faibles.

1.1.3 Les liaisons non covalentes ou liaisons faibles

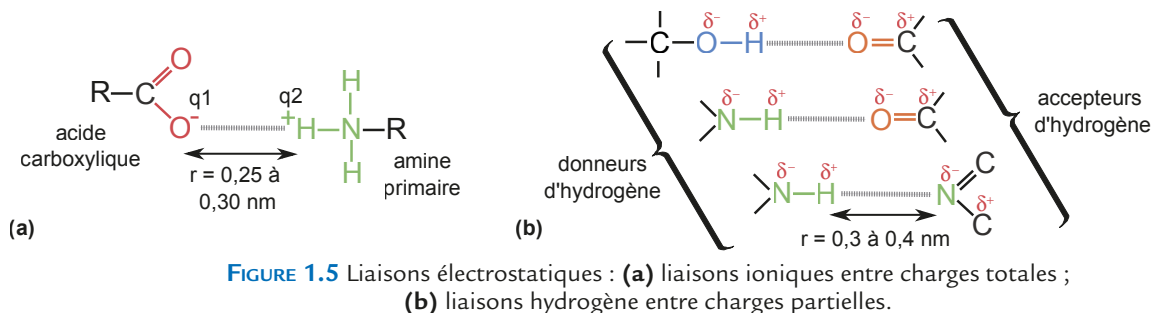
Elles unissent des atomes au sein d'une même molécule ou entre molécules. Les nuages électroniques restent séparés : l'interaction à distance entre les charges électriques, totales ou partielles, des atomes est de type électrostatique. La distance entre noyaux est plus grande que dans la liaison covalente ; l'énergie de liaison est 20 à 100 fois plus faible. Ces liaisons de faible énergie (tableau 1.5) se répartissent en trois catégories.

a) Liaisons ioniques

Elles s'établissent entre groupes ionisés au pH cellulaire (figure 1.5a).

La force établie entre deux charges q_1 et q_2 de signes opposés, distantes d'une longueur r , dans un milieu de constante diélectrique D , obéit à la loi de Coulomb :

$$F = \frac{1}{4\pi D} \cdot \frac{q_1 \cdot q_2}{r^2} \quad (1.3)$$



$D = 80$ dans l'eau, $D = 2$ dans un environnement hydrophobe (ex. : cœur d'une protéine, bicouche lipidique) et $D = 1$ dans le vide ou dans l'air. En présence d'eau, la force de liaison entre les atomes est considérablement affaiblie. Dans le cœur hydrophobe des protéines et dans les sites actifs des enzymes, la force de ces liaisons est stabilisatrice.

Voir chapitre 6,
§ 6.2.1e

b) Interactions entre dipôles : liaisons H et liaisons de Van der Waals

Des composés non ionisés peuvent porter des charges électriques partielles si une liaison covalente est établie entre deux atomes d'électronégativités très différentes. L'atome le plus électronégatif attirant à lui le doublet de la liaison provoque une dissymétrie dans la répartition électronique. Ainsi, dans la liaison O-H, l'oxygène porte une charge δ^- tandis que l'hydrogène porte une charge δ^+ . Cet hydrogène peut alors contracter une liaison appelée **liaison hydrogène** (notée souvent liaison H) avec un atome possédant un doublet libre et très électronégatif comme l'azote ou l'oxygène (figure 1.5b). La liaison H, stable à température ambiante, est fragile (10 à $20 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$) comparée à la liaison covalente. On comprend ainsi son importance dans les réactions biochimiques où les énergies mises en jeu sont faibles. L'existence d'un grand nombre de liaisons H entre macromolécules confère à ces édifices une stabilité notable (double hélice d'ADN, fibrille de cellulose...). L'appariement entre bases azotées dans les duplex ADN-ADN, ADN-ARNm et ARNr-ARNt repose entièrement sur la mise en place de liens H.

Voir chapitres 17,
18 et 19

De plus, le rapprochement des atomes induit des fluctuations dans la répartition de leurs nuages électroniques. Ceci engendre des charges partielles transitoires à l'origine d'attractions faibles dites de **Van der Waals**. Ces attractions s'opèrent jusqu'à une distance limite : le rayon de Van der Waals. Au-dessous de cette distance, les atomes se repoussent fortement. Cette interaction est très faible (énergie ≈ 1 à $5 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$, tableau 1.5).

c) Interactions hydrophobes

Elles concernent les groupes apolaires qui ne peuvent pas contracter de liaisons H avec l'eau. La répulsion de l'eau par ces groupes favorise leur attraction mutuelle (figure 1.6). Ce point est développé dans le paragraphe 1.2.2.

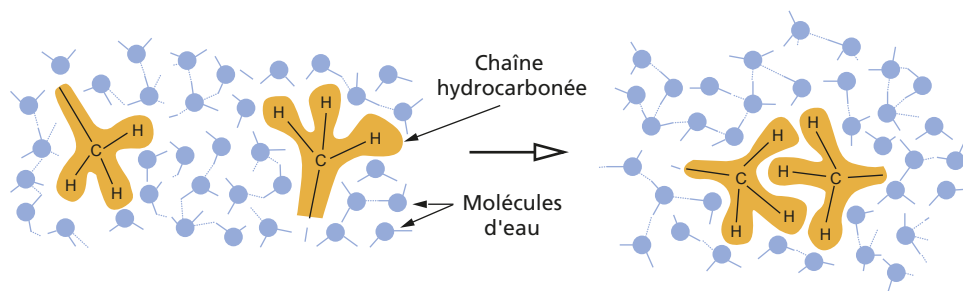


FIGURE 1.6 L'effet hydrophobe contraint les chaînes hydrocarbonées à se regrouper.

(a) état instable : l'encombrement des radicaux méthyle entraîne la rupture d'un grand nombre de liaisons H entre les molécules d'eau ; **(b)** état plus stable : le nombre de liaisons H rompues entre les molécules d'eau est minimisé.

Voir chapitre 2, § 2.4

Voir chapitre 3,
§ 3.1.3b

Voir chapitre 6

Voir chapitre 2,
§ 2.3.1 et § 2.3.2

Lorsque des molécules hydrophobes sont mises en milieu aqueux, elles tendent à se regrouper. Les forces qui les maintiennent groupées sont appelées **interactions hydrophobes**. Ce regroupement n'est pas initié par une attraction entre molécules apolaires ; il résulte de forces exercées par les molécules d'eau qui établissent entre elles un maximum de liaisons H dans le réseau liquide. Il en résulte une exclusion des molécules apolaires qui se rapprochent, favorisant le développement de forces de Van der Waals. Les interactions hydrophobes sont un acteur essentiel de la structure des protéines et de la disposition des lipides membranaires.

Contrairement aux liaisons covalentes, les liaisons faibles génèrent des interactions réversibles entre molécules. Elles sont donc impliquées dans des associations transitoires comme la reconnaissance stéréospécifique d'une enzyme et de son substrat. Elles sont également engagées dans la conformation spatiale des protéines et dans ses changements de forme (phénomènes d'allostérie et de coopérativité). La rupture de ces liaisons faibles explique la perte de fonction par dénaturation des protéines.

Le **tableau 1.5** fournit une comparaison des caractéristiques de ces différentes liaisons.

TABLEAU 1.5 CARACTÉRISTIQUES DES LIAISONS CHIMIQUES.

Type d'interaction	Distance en nm	Energie de liaison à 20°C en kJ.mol ⁻¹
Liaisons covalentes	0,03 à 0,10	300 à 450
Liaisons ioniques	0,25 à 0,30	40 à 100
Liaisons hydrogène	0,30 à 0,40	10 à 20
Liaisons de Van der Waals	0,30 à 0,40	1 à 5
Interactions hydrophobes	0,30 à 0,40	10

1.1.4 Conclusion : 2 catégories de constituants selon la masse.

L'eau et les constituants minéraux sont de petites molécules. Les composés organiques comportent des molécules de faible masse (< 5 kDa) et des macromolécules (masse > 5 kDa) (**tableau 1.6**). Le Dalton (ou Da) est la masse d'un atome d'hydrogène (1g/N) ; la masse d'une molécule d'eau est ainsi de 18 Da.

TABLEAU 1.6 LES CONSTITUANTS DE LA MATIÈRE VIVANTE SELON LEUR MASSE.

Nature chimique	Nom usuel		Exemples	Masse moléculaire (Da)
Minérale	Eau		H ₂ O	18
	Sels minéraux		Na	23
			K	39
			Cl	35
			Ca	40
Organique : petites biomolécules < 5 kDa	Glucides	oses	Glucose	180
		diosides	Saccharose	342
	Lipides		Trioléine	884
	Acides aminés		Gly , Lys	75 et 204
	Nucléotides		ATP	507
Organique : macromolécules > 5 kDa	Polyosides		Amidon	10 ³ à 10 ⁶
	Protides		Hexokinase	
	Acides nucléiques		ADN, ARN	
	Polyphénols		Lignine	

Les biomolécules simples sont les oses, les lipides, les acides aminés et les nucléotides. Les trois types principaux de biopolymères sont les polysaccharides ou polyosides, les protéines et les acides nucléiques.

1.2 L'EAU

1.2.1 L'eau, une molécule polaire

Dans la molécule H_2O , chaque atome d'hydrogène est lié à l'atome d'oxygène par une liaison covalente relativement solide ($462 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$). L'atome d'hydrogène met son unique électron en commun avec un des deux électrons célibataires de la couche externe de l'atome d'oxygène. Les trois atomes engagés complètent ainsi leurs couches externes (2 électrons pour chaque H et 8 électrons pour O), ce qui confère une grande stabilité à la molécule H_2O . Les quatre électrons restants de l'oxygène se regroupent par paires nommées doublets non liants (figure 1.7a).

La molécule d'eau a la forme d'un tétraèdre dont l'atome d'oxygène occupe le centre. Si cette molécule est électriquement neutre, les deux liaisons covalentes O–H sont néanmoins polarisées en raison des différences d'électronégativité entre H et O. L'atome d'oxygène, nettement plus électro-négatif que l'atome d'hydrogène, attire davantage chaque doublet d'électrons des deux liaisons de covalence. Statistiquement, les électrons se situent plus souvent du côté de O que de H si bien que les liaisons covalentes sont polaires. Il en résulte des charges partielles notées δ^+ et δ^- (figure 1.7b).

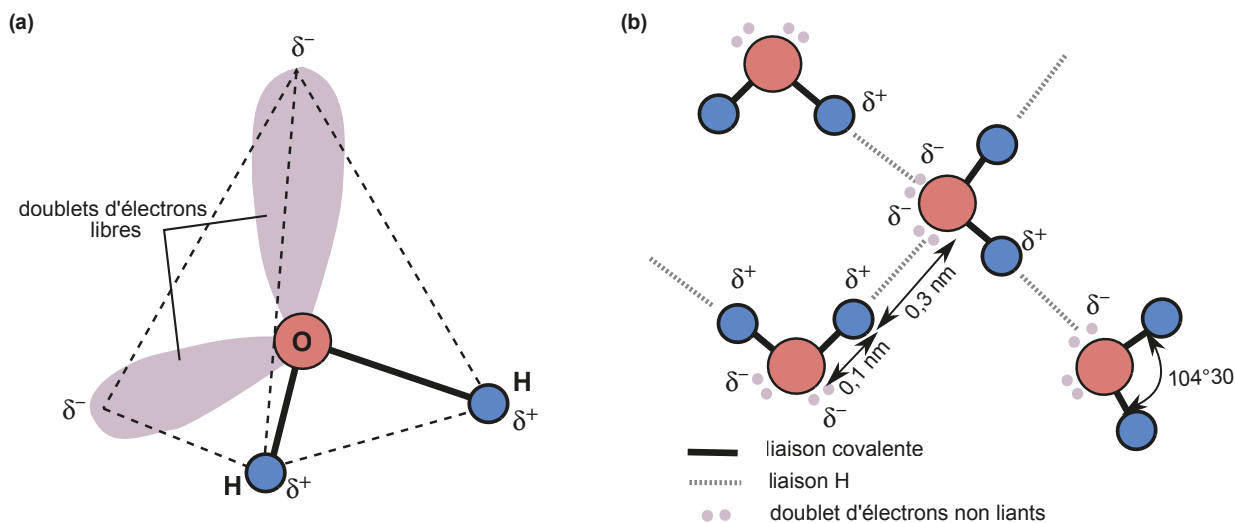


FIGURE 1.7 Architecture de la molécule d'eau (a) et liaisons H entre molécules (b).

1.2.2 L'eau, solvant biologique

L'eau est le composant majeur des liquides biologiques comme le sang, les sèves, le milieu interstitiel et les différents compartiments cellulaires des eucaryotes (tableau 1.1). Or, du fait de sa polarité, l'eau est un excellent solvant et tous ces liquides renferment de nombreux et importants solutés. Le cytosol est une véritable solution colloïdale dans laquelle les biomolécules sont en solution et peuvent réagir entre elles.

On distingue deux catégories de composés selon leur comportement vis-à-vis de l'eau :

1. les composés **hydrophiles**, polaires. Les plus petits, **hydrosolubles**, forment par l'intermédiaire de liaisons H une solution aqueuse. Les plus gros, moins solubles, forment des solutions colloïdales.
2. les composés **hydrophobes**, apolaires, ne forment pas de solution avec l'eau. **Liposolubles**, non miscibles dans l'eau, ils peuvent constituer une émulsion après agitation.

a) Les composés hydrophiles

La solubilisation des sels minéraux

Dans l'eau, les sels comme NaCl sont totalement dissociés en ions Na^+ et Cl^- qui s'entourent d'un manchon aqueux ou couronne de solvation (figure 1.8). Lors de la dissolution d'un cristal de NaCl, les molécules d'eau s'insèrent entre les ions constitutifs du cristal et orientent vers eux leur pôle de charge électrique opposée. Par effet d'écran, ceci affaiblit fortement l'attraction entre les ions. La cohésion du cristal est diminuée, facilitant ainsi sa dissolution.

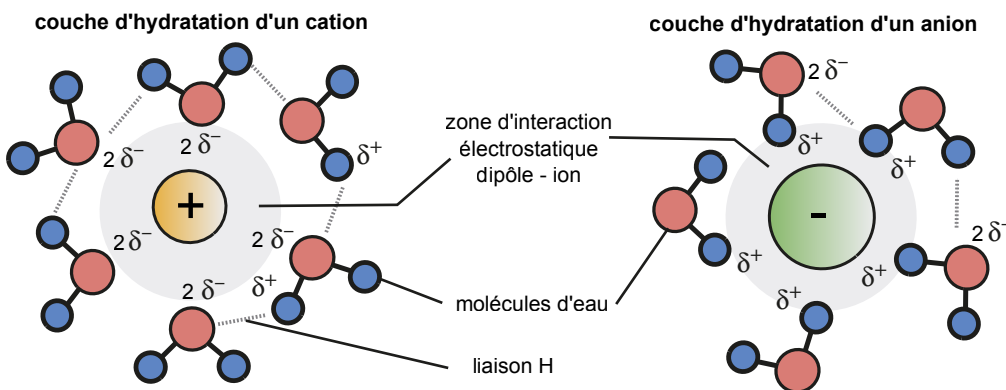


FIGURE 1.8 La solvation des ions dans l'eau.

La couronne de solvation empêche la reconstitution du cristal et c'est sous forme solvatée que les ions diffusent dans la solution aqueuse.

La solubilisation des molécules polaires

Pour les petites molécules organiques ionisées ou polaires, des liaisons H s'établissent entre les dipôles de l'eau et ceux des groupes fonctionnels ionisés ou polaires (carboxyle, aldéhyde, alcool, cétone, amine - figure 1.2) ; ceci conduit à leur solubilisation.

L'eau forme également des couches d'hydratation autour de grosses molécules, dotées de groupements polaires à forte affinité pour l'eau (polyosides, protéines, glycoprotéines recouvertes d'oses très polaires). Ces molécules sont hydrophiles mais peu hydrosolubles dans les conditions ordinaires en raison de leur grande taille ou de leur organisation en réseau. Une élévation de température ou un changement de pH peut suffire à les rendre hydrosolubles. C'est le cas des macromolécules fibreuses des matrices extracellulaires (collagène) et des macromolécules de réserve (amidon).

Dans les conditions naturelles, les acides hyaluroniques des matrices extracellulaires animales se comportent comme de volumineux polyanions dont les fonctions acides carboxyliques $-\text{COO}^-$ forment un maillage qui piège les molécules d'eau. Ceci confère à ces matrices les propriétés d'un gel dont le haut degré d'hydratation est propice aux échanges.

La solubilisation des gaz

L'eau dissout aussi les gaz respiratoires. Une faible part du dioxygène sanguin (1,5 %) est dissoute ; le reste est sous forme combinée à l'hémoglobine. Pour le CO_2 , 7 à 10 % sont transportés sous forme dissoute du fait de la plus grande solubilité de ce gaz. Cette dissolution obéit à la loi de Henry :

$$Ci = Ki \cdot Pi \text{ avec } Pi = \% i \cdot P_{\text{atm}} \quad (1.4)$$

Ci est la quantité molaire de gaz i dissous ; Ki est la constante de solubilité de i dans l'eau : elle est fonction de la température ; Pi est la pression partielle de i dans l'air au-dessus de l'eau et P_{atm} la pression atmosphérique.

Le CO_2 réagit avec l'eau du plasma ou du cytosol des cellules selon la réaction : $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$. Cette réaction, catalysée par l'anhydrase carbonique dans les hématies et certaines

Voir chapitre 3,
§ 3.2.1c

Voir chapitre 9,
§ 9.3.2c

cellules végétales, joue un rôle de premier plan dans le transport des gaz respiratoires et dans l'équilibre acido-basique du sang.

b) Les composés hydrophobes

Ces composés se disposent de façon à présenter un contact minimal avec l'eau (figure 1.6). Leur structure moléculaire révèle un nombre élevé de liaisons covalentes C–H et C–C apolaires ; ainsi, les groupements –CH₃, –CH₂–, –CH= « fuient » le contact avec les molécules d'eau. Cela concerne en particulier les acides gras, composants des lipides (tableau 1.9 et § 1.4.2). Dans une molécule d'acide gras, l'hydrophobie de la longue chaîne carbonée l'emporte sur l'hydrophilie de la fonction –COOH. Ces molécules ayant une extrémité hydrophile et une extrémité hydrophobe sont dites **amphiphiles** ou **amphipathiques**. En présence d'eau et selon leur concentration, elles se disposent en film ou en micelles (structures globulaires à cœur hydrophobe et à périphérie hydrophile). Cette propriété est à la base de structures comme les membranes biologiques ou comme les micelles lipidiques de la lumière intestinale. L'hydrophobie est une propriété importante à l'échelle moléculaire : l'environnement hydrophobe du site actif des enzymes et les sites de fixation d'O₂ de la molécule d'hémoglobine en sont des exemples.

Voir chapitre 3,
§ 3.1.2b

Voir chapitre 6,
§ 6.2.1e

1.2.3 La liaison H confère à l'eau ses propriétés physiques

Les molécules d'eau interagissent par des liaisons H (§ 1.1.3 et figure 1.7) dès qu'elles sont suffisamment proches. Leur énergie est maximale lorsque les atomes sont alignés mais elle ne dépasse pas 10 à 20 kJ.mol⁻¹. Chaque molécule d'eau peut établir au plus quatre liaisons H avec d'autres molécules d'eau : deux avec l'oxygène et une pour chaque atome d'hydrogène (figure 1.7). L'eau liquide forme ainsi un vaste réseau lié par des liaisons H. Le nombre de liaisons par molécule est fonction de la température ; il est maximal (4) dans la glace, nul pour la vapeur d'eau, et intermédiaire dans l'eau liquide (3 en moyenne par molécule à 37 °C). Comparée à une molécule semblable mais non polaire, le méthane CH₄, qui est gazeux à température ordinaire, l'eau est un liquide de viscosité modeste ce qui facilite son transport. L'eau est fortement cohésive ; ceci a plusieurs conséquences importantes résumées dans le tableau 1.7.

TABLEAU 1.7 LES PROPRIÉTÉS DE L'EAU DUES AUX LIAISONS H.

Nom de la propriété	Définition	Conséquences biologiques
Tension superficielle $T = 7,3 \cdot 10^{-2} \text{ N.m}^{-1}$	Force développée à l'interface eau-air et qui résulte de la cohésion des molécules d'eau entre elles	Phénomène de compliance alvéolaire (<i>Biologie 2^e année</i> , ch. 1, § 1.2.2a). Mécanisme de l'aspiration foliaire : loi de Jurin : $F = -2T/r$ avec r = rayon du ménisque dans le mésophylle (<i>Biologie 2^e année</i> , ch. 5, § 5.1.4a). Déplacement possible en surface de certains insectes (pâtineur d'eau).
Forte chaleur de vaporisation $2,26 \text{ kJ.g}^{-1}$	Energie à fournir pour vaporiser 1 g d'eau à 37° C et donc rompre toutes les liaisons H	Thermorégulation : animaux par sudation et végétaux terrestres par transpiration foliaire Préserve l'état liquide de l'eau en toutes saisons : fluide de transport au sein de l'organisme et entre les organismes et le milieu extérieur (vecteur de gamètes).
Chaleur spécifique élevée. $4,18 \text{ J.g}^{-1}$ soit 1 calorie	Quantité d'énergie nécessaire pour élever de 1 °C la température de 1 gramme d'eau à 25 °C	Excellent tampon thermique qui protège les structures cellulaires thermolabiles lors de brusques variations de température externes ou internes (activité musculaire par exemple).

1.2.4 L'eau et le métabolisme

L'eau est un acteur du métabolisme. Le [tableau 1.8](#) présente les propriétés qui seront reprises dans d'autres chapitres de l'ouvrage.

TABLEAU 1.8 IMPORTANCE DE L'EAU DANS LE MÉTABOLISME.

Propriété métabolique	Mécanisme et réaction impliqués	Conséquences biologiques
L'eau est ionisable	L'eau est capable de s'ioniser faiblement en quantités égales de protons (ions hydronium) et d'anions hydroxyle selon l'équation : $2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_3\text{O}^+ + \text{OH}^-$ ou sous forme simplifiée : $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}^+ + \text{OH}^-$.	$[\text{H}_3\text{O}^+]$ ou $[\text{H}^+] = [\text{OH}^-] = 10^{-7}$. Ainsi, l'eau pure a un pH de 7 ($\text{pH} = -\log [\text{H}^+] = \text{colog} [\text{H}^+]$). De fait, la majorité des réactions biologiques se produisent à pH neutre (7,38 à 7,42 dans le sang).
L'eau est un réactif	L'eau intervient dans les réactions d'hydrolyse comme donneur de H^+ et de OH^- (voir TP3, figure TP3.3). Oxydation de l'eau lors de la phase photochimique de la photosynthèse oxygénique (voir chapitre 8, § 8.2.1a).	Rupture de la liaison osidique entre deux molécules d'oses ou de la liaison peptidique entre deux acides aminés. Entretient le transfert d'électrons et de protons dans la membrane des thylakoïdes du chloroplaste.
L'eau est un produit de réaction	L'eau est produite lors des réactions de biosynthèse. Le dioxygène sert d'accepteur d'électrons et de protons provenant de l'oxydation des coenzymes réduits (voir chapitre 8, § 8.2.1.b).	Etablissement des liaisons osidiques (§ 1.3) et peptidiques (§ 1.5). L'eau métabolique couvre 25 à 40 % des besoins de l'homme en climat tempéré ; le reste est fourni par les aliments et les boissons.
L'eau intervient dans la croissance et le mouvement.	Entrée d'eau dans la vacuole des cellules par osmose dans le sens du gradient décroissant de potentiel hydrique (voir chapitre 4, § 4.1.2b).	Croissance des cellules végétales ou auxèse (<i>Biologie 2^e année</i> , ch. 7, § 7.1.3). Déformation des cellules stomatiques et ouverture de l'ostiole : entrée de CO_2 , sortie d' O_2 et de vapeur d'eau (<i>Biologie 2^e année</i> , ch. 5, § 5.4.1a).

1.3 LES GLUCIDES SIMPLES OU OSES

Connaissances clés

La famille des glucides est composée des oses et des osides.

Les oses ou glucides simples sont des molécules chirales réductrices qui dérivent du glycéraldéhyde ou du dihydroxyacétone et qui portent plusieurs fonctions hydroxyle.

1.3.1 Les glucides sont des hydrates de carbone

La formule de quelques glucides très communs comme le glucose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), le saccharose ($\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$) ou l'amidon ($(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$), montre que ce sont des composés ternaires. Le terme ancien d'hydrates de carbone vient de leur formule globale $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_n$. Il s'agit de substances naturelles généralement hydrosolubles, ayant parfois une saveur sucrée comme le saccharose.

Ces biomolécules sont les plus abondantes de la biosphère. Cependant leur part entre végétaux et animaux est très inégale ; chez l'homme, elle ne représente que 1 % de la masse sèche alors que chez les végétaux elle atteint ou dépasse 40 %. Cette différence tient à la paroi des cellules végétales, essentiellement constituée de glucides.

Au sein des glucides, on distingue les monomères ou oses et les polymères ou osides. Ces derniers comportent, selon le degré de polymérisation, les oligosides (petits polymères) et les polysides (hauts polymères). Enfin, les glycoconjugués sont des osides associés à des protéines ou à des lipides. Ce chapitre aborde uniquement les oses et les diosides. Les osides et les glycoconjugués sont étudiés dans le chapitre 2 sur les macromolécules.

1.3.2 Les oses, molécules élémentaires

Capacités exigibles

- ➔ Représenter les molécules suivantes sous leurs formes linéaires et cycliques : glycéraldéhyde, dihydroxyacétone, glucose, fructose, ribose, désoxyribose.

a) L'exemple des trioses : caractères structuraux, chiralité, isomérisation

La formule générale des oses est $C_n(H_2O)_n$ avec n compris entre 3 et 7. On distingue les trioses ($n = 3$), les tétroses ($n = 4$), les pentoses ($n = 5$), les hexoses ($n = 6$) et les heptoses ($n = 7$). Trioses, pentoses et hexoses sont les oses les plus répandus ; tétroses et heptoses sont très rares. Tous les oses ont de nombreux groupes fonctionnels hydroxyle $-OH$ et sont des polyalcools. Ils présentent en plus un groupe carbonyle aldéhydique terminal qui caractérise les **aldoses** ou un groupe carbonyle cétonique subterminal qui définit les **cétoses**. Par convention, les atomes de carbone des aldoses et des cétones sont numérotés d'une extrémité à l'autre de la chaîne carbonée de telle sorte que le carbone du groupe carbonyle soit affecté du plus petit numéro possible soit 1 pour les aldoses et 2 pour les cétones. Le glycéraldéhyde est un aldotriose et la dihydroxyacétone est un céto-triose (figure 1.9.a).

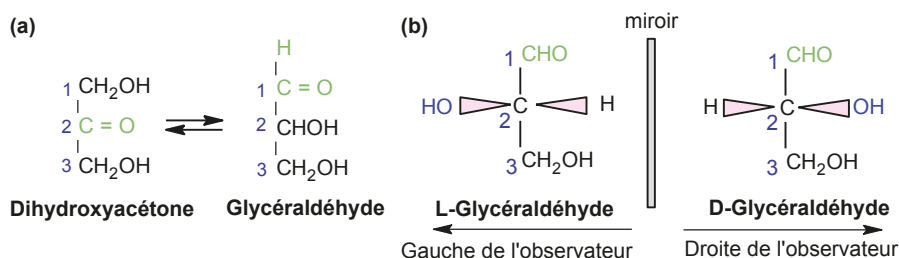


FIGURE 1.9 Formules linéaires de la dihydroxyacétone et du glycéraldéhyde (a) et énantiomères du glycéraldéhyde selon la projection de Fisher (b).

La molécule de dihydroxyacétone est symétrique. Au contraire, le glycéraldéhyde possède avec le carbone asymétrique 2 (C2) un centre de chiralité (les quatre substituants de C2 sont différents) de sorte qu'il existe deux isomères optiques ou énantiomères dont les structures tridimensionnelles sont les images l'une de l'autre dans un miroir (figure 1.9b). Selon la projection de Fisher où la fonction la plus oxydée (aldéhyde ici) est placée en haut, les isomères D et L présentent leur groupe OH respectivement à droite et à gauche de l'observateur.

b) Des trioses aux hexoses

À partir des trioses, les additions successives de carbone juste au-dessous du carbone du groupe carbonyle permettent de former des tétroses (4C), des pentoses (5C) et des hexoses (6C). Chaque carbone ajouté constitue un nouveau centre de chiralité créant un nouveau couple de stéréoisomères ; ces oses comportent donc un très grand nombre d'isomères (figure 1.10). La plupart des oses présents chez les êtres vivants appartient à la série D. La dénomination L ou D prend en compte le carbone asymétrique le plus éloigné de la fonction aldéhyde ou cétone soit l'avant-dernier. Tous les membres de la série D dérivent du même triose précurseur : le D-glycéraldéhyde.

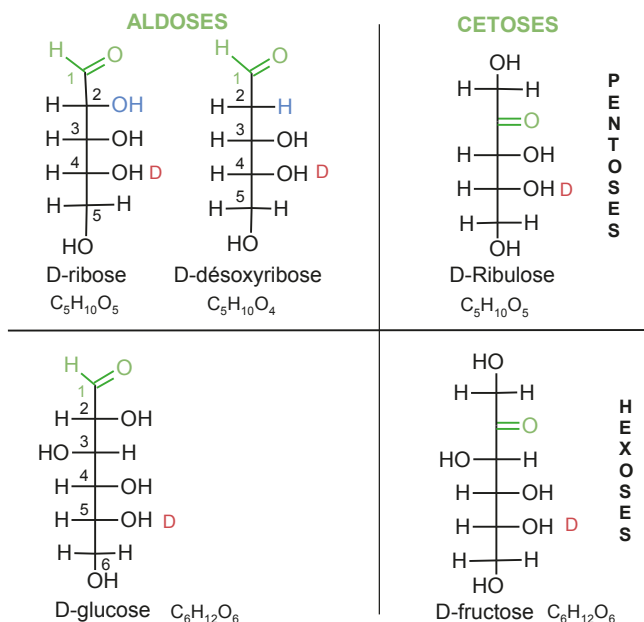


FIGURE 1.10 Exemples de D-aldoses et de D-cétoses.

c) La cyclisation des oses et ses conséquences

De formule brute $C_6H_{12}O_6$, le glucose est un ose essentiel à la vie cellulaire. Il possède une fonction aldéhyde qui lui confère un pouvoir réducteur, cependant atténué en solution aqueuse. Par suite des angles entre liaisons C-C, la fonction aldéhyde juxte la fonction alcool de C5 avec laquelle elle réagit par hémiaçétalisation intramoléculaire. Il se forme un cycle dans lequel C1 et C5 sont unis par une liaison covalente ce qui abolit en théorie la fonction réductrice. En solution aqueuse, la molécule oscille entre la forme ouverte réductrice très minoritaire et la forme cyclisée non réductrice et majoritaire (99 %) plus stable. Cet hétérocycle évoquant le noyau pyrane, cette forme du glucose est nommée **glucopyranose** (figure 1.11). Le carbone C1 devient alors chiral ou anomérique, conduisant à deux stéréoisomères notés α et β (pour la forme α , -OH est en position trans par rapport au groupement $-CH_2OH$ ou carbone 6).

La cyclisation peut également se produire entre le C1 aldéhydique et le groupe hydroxyle de C4. Se forme alors un hétérocycle évoquant un noyau furane (figure 1.12) ; cette forme du glucose est nommée D-glucofuranose. Elle est pratiquement inexistante en solution car très peu probable.

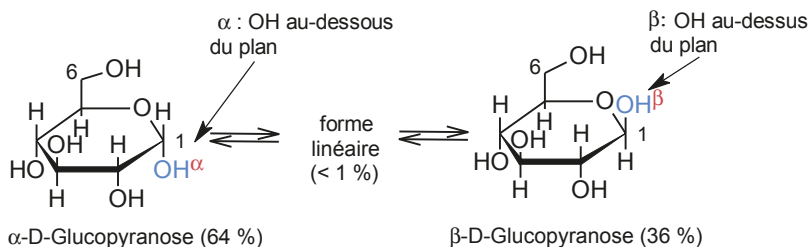


FIGURE 1.11 Les deux formes cyclisées du glucose et leurs proportions dans le vivant.

La représentation utilisée est appelée projection de Haworth (figures 1.11 et 1.12). Le plan du cycle, horizontal, est vu en perspective, avec en gras les liaisons à l'avant. Seuls les groupes OH liés aux atomes de carbone du cycle sont représentés au-dessus et au-dessous du plan du cycle.

Par convention, les groupes hydroxyles représentés à droite dans la projection de Fischer sont situés au-dessus du cycle dans la projection de Haworth.

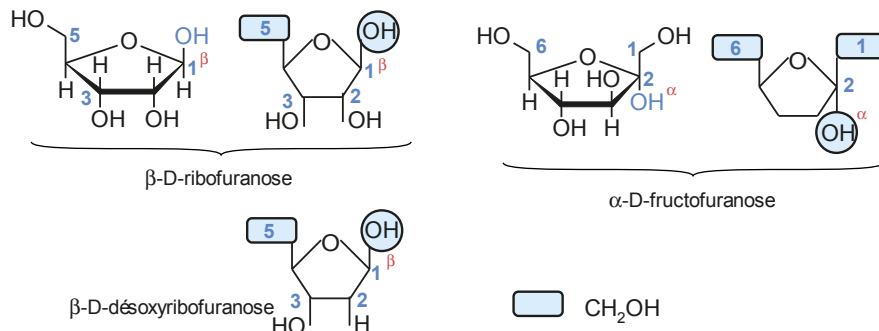


FIGURE 1.12 D'autres oses essentiels et leur représentation simplifiée.

Le groupe hydroxyle glycosidique nouvellement formé en C1 suite à la cyclisation est, contrairement aux autres hydroxyles de la molécule, particulièrement réactif. L'atome de carbone C1 chiral est appelé **extrémité réductrice** (§ 1.3.3). Dans le cas des hexoses cétones, la fonction cétone peut réagir avec la fonction alcool de C6 ou de C5, conduisant à des cycles pyrane et furane respectivement. Les pentoses se cyclisent également : le D-ribose existe sous forme de ribofuranose et de ribopyranose. Dans l'ARN, il est exclusivement en conformation β-D-ribofuranose suite à l'hémiacétylation des fonctions aldéhyde de C1 et alcool de C4 (figure 1.12). Sa variante β-D-désoxyribofuranose (désoxy- en C2) se trouve dans l'ADN.

La projection de Haworth suggère que la cyclisation des hexoses et des pentoses conduit à des structures planes. En réalité, le cycle se plisse, permettant à chaque atome de carbone de conserver sa géométrie de liaisons tétraédrique. Ainsi le glucose adopte deux conformations dites **chaise** et **bateau**. Dans la conformation **chaise**, les substituants encombrants du cycle (groupements -OH et -CH₂OH) occupent les positions équatoriales. Situés dans le plan moyen du noyau et orientés en périphérie, ils présentent peu d'encombrement stérique. La conformation bateau, stériquement plus encombrée, est très peu fréquente.

Voir chapitre 2,
§ 2.1.2

d) Réactivité des oses et formes dérivées

Le **caractère réducteur** des oses dû à leur groupe carbonyle (C1 pour un aldose, C2 pour un cétose) est révélé par la réduction d'ions comme Cu²⁺(II) en Cu⁺(I). Le chauffage d'une solution aqueuse d'oses en présence de liqueur de Fehling aboutit à la formation d'un précipité rouge brique de Cu₂O (§ 1.1.2e).

Diverses réactions aboutissent au remplacement de groupes OH par d'autres groupes :

• Réactions d'oxydation : les acides uroniques

L'oxydation du groupe hydroxyle en C6 conduit à un groupe carboxyle (-COO⁻) donnant un acide uronique ; ainsi au D-glucose correspond le D-glucuronate ou acide D-glucuronique. Ce type de molécules entre dans la composition des matrices extracellulaires (figure 1.13). Le n.o. du carbone (§ 1.1.2f) passe ainsi de 0 à +2 (figure 1.2).

• Réactions d'estérification (phosphorylation)

Les oses impliqués dans le métabolisme énergétique sont phosphorylés. Cette transformation exposée aux chapitres 6 et 9 concerne notamment C1 et C6 du glucose (glucose-1-phosphate ou G1P lors de la formation d'amidon ou de glycogène ; glucose-6-phosphate ou G6P lors de l'initiation de la glycolyse).

• Réactions de substitution

Un groupe hydroxyle peut être remplacé par un groupe amine comme dans la galactosamine et la glucosamine, elle-même souvent acétylée. Ainsi la N-Acétyle Glucosamine (NAG) est le constituant de base de la chitine, molécule de la cuticule des arthropodes, de la paroi cellulaire des mycètes et elle participe à la muréine, principal constituant de la paroi des bactéries (figure 1.13).

Voir chapitre 3,
§ 3.2.1d

Voir TP3,
figure TP3.2

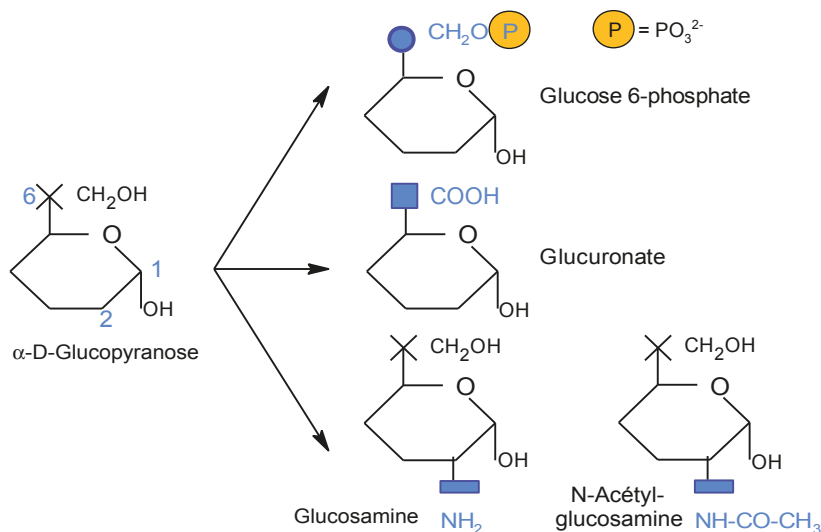


FIGURE 1.13 Quelques dérivés des oses.

f) Les parentés métaboliques entre oses : exemple de la glycolyse

Capacités exigibles

- ➔ Identifier et expliciter les parentés entre oses à la lecture d'une voie métabolique (cycle de Calvin ou glycolyse).

Voir chapitre 9,
figure 9.1

La glycolyse est la voie essentielle de dégradation des glucides. Il s'agit d'un processus cytosolique d'oxydation anaérobie du glucose en pyruvate. Lors de la première phase, dite d'investissement, une molécule de glucose est deux fois phosphorylée puis scindée en deux molécules de triose phosphate, le glyceraldéhyde 3-phosphate (Gal3P) et la dihydroxyacétone phosphate (DHAP). Par ailleurs, le glucose 6-phosphate peut s'engager dans une voie d'oxydation et de décarboxylation qui aboutit à un pentose, le ribulose 5-phosphate et son isomère, le ribose 5-phosphate (figure 1.29).

1.3.3. Les diosides, association de deux oses

Connaissances clés

Les diosides sont des dimères d'oses associés par liaison osidique.

Capacités exigibles

- ➔ Représenter le saccharose et expliquer son absence de pouvoir réducteur.

a) La liaison osidique

Le groupe hydroxyle réducteur du C anomérique d'une molécule d'ose peut réagir avec le groupe hydroxyle d'une autre molécule d'ose pour former par liaison éther-oxyde dite **osidique** (figure 1.4) un dioside (ou disaccharide). Si le second -OH relève d'une fonction alcool d'un carbone non anomérique, le pouvoir réducteur est conservé de même que l'anométrie α/β . Si le second -OH appartient également à un C anomérique, pouvoir réducteur et anomérisation disparaissent. Sont concernés le saccharose (sucre de canne et de betterave sucrière), le lactose (sucre du lait) et le maltose (sucre du malt) ; ils contiennent tous un glucopyranose.

La figure 1.14 montre la réalisation d'une liaison dite O-glycosidique entre deux hexoses. La synthèse d'un dioside s'accompagne de la libération d'une molécule d'eau.

b) Le saccharose, dioside non réducteur

Les groupes hydroxyles des deux carbones anomériques, C1 de l' α -glucopyranose et C2 du β -fructofuranose, sont engagés dans une liaison O-glycosidique dite liaison 1 α -2 β (figure 1.14). Il en résulte un **dioside non réducteur**, le **saccharose**. Il s'agit de la forme circulante des glucides de la sève élaborée. Son caractère non réducteur l'empêche de réagir avec d'autres molécules et le préserve de toute transformation au cours du transport. Arrivé à destination, l'invertase catalyse sa transformation en glucose et fructose, hexoses de la glycolyse.

c) Les diosides réducteurs d'importance biologique

Chez d'autres diosides, la liaison O-glycosidique associe le groupe -OH du carbone anomérique d'un ose et le groupe -OH d'un autre carbone non anomérique ; ceci préserve le caractère réducteur du C anomérique non engagé dans la liaison. C'est le cas du **maltose** pour lequel deux α -D-glucopyranoses sont reliés en α 1-4 (figure 1.14). Le maltose est issu de l'hydrolyse des polysides de réserve comme l'amylose, l'amylopectine et le glycogène.

Dans le **cellobiose**, deux β -D-glucopyranoses sont reliés en β 1-4. Cette liaison se retrouve dans la cellulose, polyside de la paroi végétale. Ces deux types de liaisons, α et β , aboutissent à des polysides de conformation totalement différente, compacte ou globulaire pour les polysides en α 1-4 et allongée ou fibreuse pour les polysides en β 1-4. Il en résulte des fonctions différentes, respectivement de réserves et de structure.

De même, dans le lactose, dioside du lait, le galactose et le glucose sont reliés en β 1-4 (figure 1.14).

Le **tableau 1.9** résume les caractéristiques structurales et fonctionnelles des oses et des osides, diosides et polysides.

TABLEAU 1.9 CLASSIFICATION STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE DES GLUCIDES.

Principaux types		Exemples	Formules	Rôle biologique
OSES	Trioses	Glycéraldéhyde Dihydroxyacétone	$C_3H_6O_3$	Métabolisme énergétique
	Pentoses	Ribose Désoxyribose	$C_5H_{10}O_5$ $C_5H_{10}O_4$	Structure des nucléotides
	Hexoses	Glucose, Fructose Galactose	$C_6H_{12}O_6$	Métabolisme énergétique
OSIDES	Diosides	Maltose Lactose	$C_{12}H_{22}O_{11}$	Métabolisme énergétique
		Saccharose	$C_{12}H_{22}O_{11}$	Transport chez les végétaux (sucre non réducteur) (programme de 2 ^e année : II-E1)
	Polyosides	Amidon	$\alpha-(C_6H_{10}O_5)_n$	Réserve chez les végétaux
		Glycogène	$\alpha-(C_6H_{10}O_5)_n$	Réserve des animaux et des mycètes
		Cellulose	$\beta-(C_6H_{10}O_5)_n$	Composant de la paroi végétale
	Polyosides hétérogènes (chitine des arthropodes, pectines des parois végétales) et glycoconjugués (protéoglycanes des matrices extracellulaires animales, glycoprotéines et glycolipides des membranes).			

Voir chapitre 2,
§ 2.1.1 et 2.1.2a

Voir chapitre 2,
§ 2.1