

**TOUT EN  
FICHES**

*Sous la direction de*  
**Marc Thiry**  
Professeur à l'université  
de Liège (Belgique)

# BIOLOGIE CELLULAIRE

## EXERCICES ET MÉTHODES

**LICENCE • PASS • CAPES**

**3<sup>e</sup>**  
ÉDITION

**Pierre Rigo**  
Assistant pédagogique et acteur de la communication  
scientifique à l'université de Liège (Belgique)

**Sandra Racano**  
Diplômée de l'université de Liège (Belgique)

**DUNOD**

Illustration de couverture : Vue générale du cortex cérébral d'une souris embryonnaire âgée de 15 jours montrant de nombreuses cellules avec un gros noyau entouré par un fin liseré de cytoplasme. MET. Cliché pris par le Prof. Marc Thiry.

Direction artistique : Élisabeth Hébert  
Conception graphique : Pierre-André Gualino  
Mise en page : Yves Tremblay

© Dunod, 2014, 2016, 2021  
11 rue Paul Bert 92240 Malakoff  
[www.dunod.com](http://www.dunod.com)  
ISBN 978-2-10-082083-2

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

|          |                                                                        |            |
|----------|------------------------------------------------------------------------|------------|
|          | <i>Avant-propos</i>                                                    | 5          |
|          | <i>Comment utiliser cet ouvrage ?</i>                                  | 6          |
|          | <i>Remerciements</i>                                                   | 8          |
| <b>1</b> | <b>Unicité chimique du vivant</b>                                      | <b>9</b>   |
|          | QCM .....                                                              | 20         |
|          | Vrai ou faux .....                                                     | 26         |
|          | Exercices.....                                                         | 31         |
|          | Schéma de synthèse : La composition chimique des êtres vivants .....   | 36         |
| <b>2</b> | <b>Unicité structurale du vivant et méthodes d'étude de la cellule</b> | <b>37</b>  |
|          | QCM .....                                                              | 47         |
|          | Vrai ou faux .....                                                     | 53         |
|          | Exercices.....                                                         | 56         |
|          | Schéma de synthèse : Unicité structurale du vivant .....               | 61         |
|          | Les méthodes d'étude de la cellule .....                               | 62         |
| <b>3</b> | <b>La périphérie cellulaire</b>                                        | <b>63</b>  |
|          | QCM .....                                                              | 74         |
|          | Vrai ou faux .....                                                     | 79         |
|          | Exercices.....                                                         | 86         |
|          | Schéma de synthèse : La périphérie cellulaire des eucaryotes .....     | 95         |
| <b>4</b> | <b>Le noyau</b>                                                        | <b>96</b>  |
|          | QCM .....                                                              | 106        |
|          | Vrai ou faux .....                                                     | 111        |
|          | Exercices.....                                                         | 117        |
|          | Schéma de synthèse : Le noyau .....                                    | 122        |
| <b>5</b> | <b>Le réticulum endoplasmique et les ribosomes</b>                     | <b>123</b> |
|          | QCM .....                                                              | 132        |
|          | Vrai ou faux .....                                                     | 137        |
|          | Exercices.....                                                         | 141        |
|          | Schéma de synthèse : Le réticulum endoplasmique et les ribosomes ..... | 150        |
| <b>6</b> | <b>L'appareil de Golgi</b>                                             | <b>151</b> |
|          | QCM .....                                                              | 155        |
|          | Vrai ou faux .....                                                     | 158        |
|          | Exercices.....                                                         | 162        |
|          | Schéma de synthèse : L'appareil de Golgi .....                         | 164        |

|           |                                                                                   |            |
|-----------|-----------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>7</b>  | <b>Les lysosomes</b>                                                              | <b>165</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 170        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 173        |
|           | Exercices.....                                                                    | 177        |
|           | Schéma de synthèse : Les lysosomes .....                                          | 180        |
| <b>8</b>  | <b>Les peroxysomes</b>                                                            | <b>181</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 185        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 187        |
|           | Exercices.....                                                                    | 190        |
|           | Schéma de synthèse : Les peroxysomes .....                                        | 192        |
| <b>9</b>  | <b>Les mitochondries</b>                                                          | <b>193</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 203        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 207        |
|           | Exercices.....                                                                    | 212        |
|           | Schéma de synthèse : Métabolisme énergétique .....                                | 217        |
|           | Les mitochondries .....                                                           | 218        |
| <b>10</b> | <b>Les chloroplastes</b>                                                          | <b>219</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 230        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 234        |
|           | Exercices.....                                                                    | 238        |
|           | Schéma de synthèse : Les chloroplastes .....                                      | 242        |
| <b>11</b> | <b>Les filaments cellulaires</b>                                                  | <b>243</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 253        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 256        |
|           | Exercices.....                                                                    | 261        |
|           | Schéma de synthèse : Les filaments cellulaires .....                              | 264        |
| <b>12</b> | <b>Les procaryotes</b>                                                            | <b>265</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 273        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 276        |
|           | Exercices.....                                                                    | 280        |
|           | Schéma de synthèse : Les procaryotes .....                                        | 286        |
| <b>13</b> | <b>La multiplication cellulaire</b>                                               | <b>287</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 297        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 301        |
|           | Exercices.....                                                                    | 308        |
|           | Schéma de synthèse : Cycle, mort et rythmes cellulaires chez les eucaryotes ..... | 315        |
|           | La division cellulaire chez les eucaryotes<br>et chez les procaryotes .....       | 316        |
| <b>14</b> | <b>La reproduction des organismes</b>                                             | <b>317</b> |
|           | QCM .....                                                                         | 329        |
|           | Vrai ou faux .....                                                                | 333        |
|           | Exercices.....                                                                    | 338        |
|           | Schéma de synthèse : La reproduction des organismes .....                         | 343        |
|           | La reproduction sexuée .....                                                      | 344        |
|           | <i>Annexes</i> .....                                                              | 345        |
|           | <i>Index</i> .....                                                                | 348        |

# Avant-propos

*Le véritable enseignement n'est point de te parler mais de te conduire.*

Antoine de Saint Exupéry

Ce livre a été conçu comme un outil pédagogique pour aider les étudiants des premières années d'études supérieures à appréhender les concepts fondamentaux de la biologie cellulaire. Une série d'exercices incite l'étudiant à se poser des questions sur la matière et complète ainsi progressivement ses connaissances.

L'ouvrage présente en quatorze chapitres les bases de la biologie cellulaire, en commençant par un exposé sur l'unicité chimique des êtres vivants, une présentation des plans d'organisation du vivant et des méthodes d'investigation de la cellule qui sont le point de départ du progrès des connaissances dans le domaine. Les différents compartiments structuraux et fonctionnels de la cellule eucaryote sont ensuite abordés successivement, de la membrane plasmique aux filaments cellulaires en passant par le noyau et les différents organites. L'organisation morpho-fonctionnelle de la cellule procaryote fait l'objet du chapitre suivant. L'ouvrage se termine par deux chapitres consacrés à la continuité de la vie, le premier sur le cycle, la division et la mort cellulaires et l'autre sur la reproduction des organismes et la différenciation cellulaire.

Ce découpage est nécessairement arbitraire, c'est pourquoi dans chaque chapitre présentant une notion précise, de multiples renvois permettent au lecteur de se référer rapidement aux données associées à la question traitée.

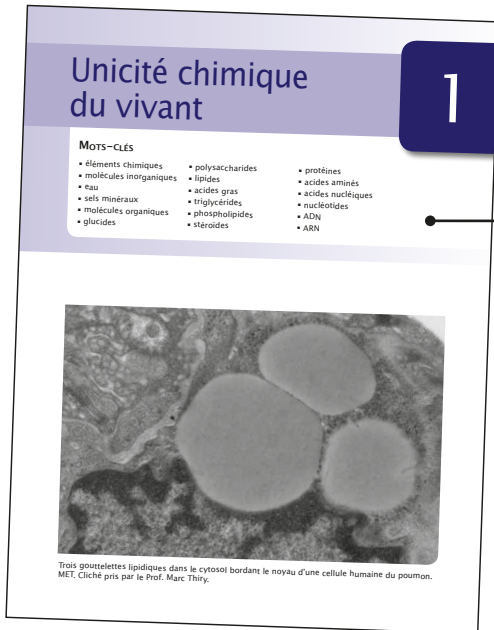
Chaque chapitre débute par un **rappel théorique synthétique, sous forme de fiches**, accompagné

de schémas didactiques destinés à faciliter la compréhension des données et leur mémorisation. Puis, de **nombreux exercices** de différents types (QCM, questions Vrai/Faux et exercices de synthèse) et de difficulté croissante, sont proposés afin d'évaluer ses connaissances et d'appliquer les concepts fondamentaux de la biologie cellulaire. Chaque QCM fait l'objet d'une correction commentée. Les questions Vrai/Faux jouissent également d'une réponse détaillée et les exercices de synthèse bénéficient de **conseils méthodologiques** pour aider l'étudiant à construire une réponse. Un ou deux **schémas de synthèse** à la fin de chaque chapitre relient les différentes notions abordées pour aider à une réflexion plus globale.

Des bonus web (exercices d'entraînement supplémentaires), téléchargeables sur la page associée à l'ouvrage sur [dunod.com](http://dunod.com) complètent l'ouvrage.

Cet ouvrage de biologie cellulaire est destiné aux étudiants de licence de Sciences de la vie et du PASS et aux candidats au CAPES de SVT (en France) ainsi qu'aux étudiants du premier Bachelier des Facultés de Sciences, de Médecine et de Médecine vétérinaire (en Belgique). Il pourra aussi être consulté avantageusement par tous ceux qui ressentent le besoin de mettre à jour leurs connaissances dans un domaine en perpétuelle évolution, et qui est devenu indispensable à la compréhension des grandes fonctions biologiques et à celle de leurs désordres.

# Comment utiliser



14 chapitres  
et leurs mots-clés

Retrouvez des exercices  
supplémentaires sur la page  
associée à l'ouvrage  
sur [dunod.com](https://dunod.com)



Des rappels de cours sous forme de fiches

**Fiche 1**

## Le réticulum endoplasmique

**Définition**

Le réticulum endoplasmique est un système de cavités (ou citernes) limitées par une simple membrane comprenant deux compartiments qui communiquent l'un avec l'autre : le **réticulum endoplasmique lisse** (REL) et le **réticulum endoplasmique granuleux** (REG).

Ces deux compartiments ont un constituant commun de type membranaire, mais ils diffèrent par la forme des cavités et par la présence sur la face externe de celles-ci, dans le cas du REG, de ribosomes.

Le REL est formé d'un « labyrinthe » de fins canalicules interconnectés caractérisés par l'absence de ribosomes. Ce type de réticulum est fortement développé dans les cellules synthétisant des stéroïdes et dans les cellules musculaires. Au sein de ces dernières, il porte le nom de réticulum sarcoplasmique et permet le stockage des ions calcium, mais aussi leur libération quand les cellules se contractent (Chapitre 11).

Le REG a une organisation sacculaire : ses membranes sont recouvertes de ribosomes. La membrane du REG est en continuité avec la membrane externe du noyau. Il est particulièrement abondant dans les cellules sécrètes, les plasmocytes (globules blancs) et les neurones. Dans les cellules nerveuses, les citernes du REG sont rassemblées autour du noyau sous la forme d'aggrégats appelés corps de Nissl.

**La membrane du réticulum endoplasmique**

L'architecture moléculaire des membranes du réticulum est semblable à celle de la membrane plasmique (bicouche lipidique et protéines, Chapitre 3). Toutefois, les protéines sont en plus grande quantité que dans la membrane plasmique (70 % au lieu de 60 %). Ces membranes possèdent notamment des enzymes nécessaires à la synthèse des protéines, au métabolisme des lipides et aux phénomènes de détoxification.

**Fiche 2**

## Les ribosomes

Les ribosomes sont des particules ribonucloprotéiques (ou RNP) constituées d'ARNr couplés à des protéines. Certains, appelés **ribosomes liés**, sont accolés à la face cytosolique des membranes du réticulum ou de la membrane externe de l'enveloppe nucléaire, d'autres, baptisés **ribosomes libres**, baignent au sein du cytosol. Ils assurent la synthèse des protéines en assemblant des acides aminés dans un ordre prédéterminé, suite à la lecture d'un ARNm.

Les ribosomes sont constitués de deux sous-unités de dimensions inégales qui sont désignées en fonction de leur coefficient de sédimentation :

- la **petite sous-unité** a un coefficient de sédimentation de 40S (30S chez les procaryotes). Elle est constituée d'une molécule d'ARNr 18S (16S chez les procaryotes) et de 33 protéines ribosomiques (21 chez les procaryotes). Cette sous-unité contient le site d'attachement à l'ARNm ;
- la **grande sous-unité** possède un coefficient de sédimentation de 60S (50S chez les procaryotes) et est composée de trois molécules d'ARNr (28S, 5.8S et 5S) et de 49 protéines ribosomiques (34 chez les procaryotes). Chez les procaryotes, en plus de ces 34 protéines ribosomiques, la grande sous-unité n'est formée que de deux molécules d'ARNr (23S et 5S).

Les sous-unités du ribosome présentent trois sites de liaison aux ARN (Figure 5.1) :

- le **site A** retient l'ARNi qui porte le prochain acide aminé qui sera ajouté à la chaîne polypeptidique naissante (on peut associer la lettre A à « arrivée de l'acide aminé ») ;
- le **site P** retient l'ARNr porteur de la chaîne peptidique en cours de synthèse (on peut associer la lettre P à « polypeptide en voie de formation ») ;
- le **site E** est l'endroit où l'ARNi déchargé de son acide aminé quitte le ribosome (on peut associer la lettre E à *exit*).

Figure 5.1 Schéma d'un ribosome

Le ribosome fonctionnel, c'est-à-dire composé des deux sous-unités réunies, a un coefficient de sédimentation de 80S (70S chez les procaryotes). La taille des ribosomes est d'environ 25 à 30 nm (20 nm chez les procaryotes).

Unité S, pour Svedberg, est une unité de mesure du coefficient de sédimentation qui dépend des propriétés hydrodynamiques de la particule. Le coefficient de sédimentation d'une particule composée de deux sous-particules ne sera donc pas égal à la somme de leurs coefficients de sédimentation.

En plus des ribosomes cytosoliques, les mitochondries et les chloroplastes renferment également des ribosomes de type procaryotique (Chapitres 9 et 10).

De nombreux  
schémas

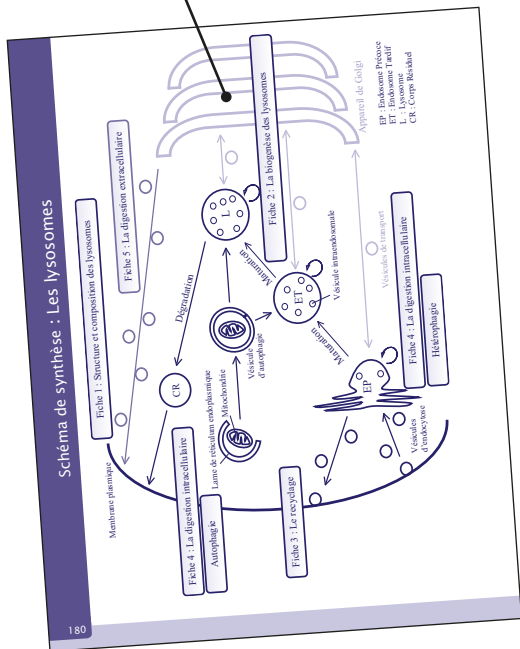
Des astuces  
et conseils

# cet ouvrage ?

Des questions Vrai/Faux

Des schémas de synthèse en fin de chapitre

Des QCM pour s'auto-évaluer



### Entraînement

#### Vrai ou faux

- La membrane plasmique des cellules comporte deux feuillets. ☐ Vrai ☐ Faux
- La membrane plasmique est une structure glycolipidique. ☐ Vrai ☐ Faux
- Les protéines transmembranaires de la membrane plasmique sont amphiphiles. ☐ Vrai ☐ Faux
- Les lipides composant l'édifice membranaire sont immobiles. ☐ Vrai ☐ Faux

### Entraînement

#### QCM

- Parmi les affirmations suivantes sur la membrane plasmique, laquelle est exacte ?
  - La membrane plasmique est une enveloppe discontinue.
  - La membrane plasmique présente une composition chimique invariable selon le type cellulaire.
  - La membrane plasmique est une structure symétrique.
  - La membrane plasmique est constituée de nombreux organites dans la cellule.
  - La membrane plasmique contient des protéines dont la nature varie suivant le type cellulaire.
- Parmi les affirmations suivantes sur les lipides membranaires, laquelle est fautive ?
  - Les phospholipides contiennent des groupements polaires disposés en vis-à-vis dans la bicouche lipidique.
  - Les phospholipides sont amphiphiles.
  - Le cholestérol influe sur la fluidité de la membrane.
  - Les glycolipides possèdent une activité antigénique.
  - Le cholestérol, hydrophobe, se dispose dans la zone correspondant à l'empilement des chaînes aliphatiques des phospholipides des biomembranes.
- Parmi les structures cellulaires suivantes, laquelle n'est pas délimitée par une double bicouche lipidique ?
  - Le noyau.
  - La mitochondrie.
  - Le chloroplaste.
  - Les peroxysomes.
  - Tous sont entourés d'une double bicouche lipidique.
- Parmi les affirmations suivantes sur les protéines membranaires, laquelle est fautive ?
  - Toutes les protéines membranaires exercent la même fonction.
  - La protéine C est une protéine membranaire intrinsèque.
  - Certaines protéines de la membrane plasmique participent à la transmission de l'influx nerveux.
  - Les protéines de la membrane plasmique sont mobiles.
  - Les protéines périphériques peuvent être glycosylées.

Des exercices pour s'entraîner avec des conseils méthodologiques

Toutes les réponses commentées

### Entraînement

#### Exercices

- Si une membrane cellulaire contient, en poids, 20 % de lipides et 80 % de protéines, calculer le rapport molaire lipides/protéines sachant que les lipides ont un poids moléculaire moyen de 1 000 daltons et les protéines de 50 000 daltons.
- Quelle est la différence entre l'osmolarité totale et effective ? Quelle est celle qui entraîne le passage d'eau ? Comment est appelée l'osmolarité effective en d'autres termes ?
- Calculez l'osmolarité de la solution suivante : lactose 0,2 M,  $\text{MgCl}_2$  8,55 g/l et urée 1,2 M (MM des différents solutés : lactose = 342 g/mole ;  $\text{MgCl}_2$  = 95 g/mole et urée = 60 g/mole).
- Un récipient est séparé en deux compartiments A et B par une membrane perméable aux molécules et ions de taille inférieure à celle d'une molécule de saccharose. En A, on place 800 ml d'une solution dont la composition est la suivante : lactose 1 mol/l et  $\text{NaCl}$  29,25 g/l. En B, on place 200 ml d'une solution dont la composition est la suivante : saccharose 0,2 M, urée 12 g/l et  $\text{NaCl}$  0,585 M. Les masses moléculaires de ces différentes substances sont les suivantes : saccharose : 342 g/mol ; lactose : 342 g/mol ;  $\text{NaCl}$  : 58,5 g/mol ; urée : 60 g/mol.
  - Calculez l'osmolarité totale des solutions de départ. Détaillez votre calcul.
  - Lorsque les solutions ont été placées dans leur compartiment respectif, quels mouvements de molécules ou d'ions vont se produire ?
  - Dans quel compartiment le niveau du liquide sera-t-il le plus élevé à l'équilibre ?
  - Quelle sera, à l'équilibre, la concentration molaire de  $\text{NaCl}$  dans chacun des compartiments ?
  - Quelle sera, à l'équilibre, la concentration molaire de l'urée dans chacun des compartiments ?

Les dimensions des deux compartiments sont telles qu'en début d'expérience, le niveau de liquide dans chacun d'eux est identique.

#### Conseil méthodologique

Différenciez bien les solutés qui peuvent passer au travers de la membrane et ceux qui en sont incapables.

Utilisez la formule suivante pour les calculs de dilution :

$$\text{Concentration initiale (CI)} \times \text{Volume initial (VI)} = \text{Concentration finale (CF)} \times \text{Volume final (VF)}$$

$$\text{CI} \times \text{VI} = \text{CF} \times \text{VF}$$

- Quelle serait la morphologie d'un globe rouge placé dans chacune des solutions suivantes, en considérant que l'état d'équilibre est atteint ? Sachant que vis-à-vis de cette cellule, une solution isotonique présente une osmolarité de 0,3 Osm :
  - $\text{NaCl}$  0,15 M
  - Saccharose 0,15 M
  - Saccharose 0,3 M
  - Saccharose 0,8 M
  - Saccharose 0,3 M et lactose 0,3 M

### Réponses

1. a. La chromatine condensée (ou hétérochromatine) est essentiellement localisée à la périphérie du noyau, associée à la membrane interne de l'enveloppe nucléaire par l'intermédiaire de la lamina, ainsi qu'autour du nucléole. Quelques montes de chromatine condensée peuvent aussi être dispersés au sein du noyau. Le centre du noyau renferme donc principalement de l'euchromatine (chromatine décondensée).
2. a. La chromatine condensée (hétérochromatine) apparaît sous la forme de montes très compacts. C'est l'euchromatine qui présente un aspect diffus. Ces deux types de chromatine peuvent être distingués par la réaction de Feulgen, une coloration cytochimique de mise en évidence de l'ADN.
3. a. La fibre chromatique de 30 nm, et non nm, est une structure en hélice formée de six nucléosomes par tour. Le rapprochement des nucléosomes dans cette fibre est assuré par une histone internucléosomique, l'histone H1. L'histone H1 est une nucléotéine. Celui-ci possède un diamètre moyen de 11 nm. Le nucléotéine a également un diamètre de 11 nm.
4. a. Un nucléosome est constitué d'un octa-mère d'histones (deux exemplaires de chacune des histones H2A, H2B, H3 et H4) autour duquel s'enroule sur un tour trois quarts un segment d'ADN d'environ 146 paires de bases. L'histone H1 ne fait pas partie du nucléosome. Celui-ci possède un diamètre moyen de 11 nm. Le nucléotéine a également un diamètre de 11 nm.
5. d. Les ADN polymérases sont incapables d'ancrer seules la synthèse d'un polynucléotide à l'extrémité 3'-OH d'une chaîne du brin matrice. Elles ne peuvent qu'ajouter des nucléotides à l'extrémité 3'-OH d'une chaîne du brin matrice. C'est une courte chaîne de nucléotides (5 à 10 nucléotides), appelée amorçeur, qui assure le début de la synthèse d'un nouveau brin. Lors de l'initiation de la réplication de l'ADN cellulaire, l'amorçeur est un court brin d'ARN dont une extrémité 3' libre.
6. a. Chez les eucaryotes, les ARN transcrits (ARNm, ARNt et ARNr) sont généralement des molécules de très grande taille qui, au cours d'un processus de maturation post-transcriptionnelle, sont transformés en ARNs fonctionnels. Les ARNs et les ARNt interviennent dans la synthèse protéique, mais ne sont pas traduits en protéines. L'ARN polymérase se sert du brin matrice (aussi appelé brin anti-sens, 3'→5') comme support temporaire pour l'hybridation des nucléotides de la polymérase. Elle transcrit aussi bien les exons que les introns des transcrits primaires par un processus d'épissage qui consiste en la maturation post-transcriptionnelle.
7. a. La polymérisation de l'ARN débute au niveau du site d'initiation et s'achève au niveau du site de terminaison, qui marque le début et la fin de l'acte de transcription. Le séquence ATC sur le brin sens de l'ADN correspond au codon de démarrage (AUG) de la traduction protéique (Chapitre 5).
8. Les ARNs ne sont pas traduits en protéines. Ils sont associés, avec les protéines ribo-

# Remerciements

Je remercie très vivement tous ceux qui depuis plusieurs années contribuent au bon fonctionnement du cours de biologie cellulaire dispensé aux étudiants du premier bachelier en Sciences, à l'université de Liège. Il s'agit en particulier du collectif enseignant de la faculté des Sciences et des assistants qui encadrent les séances d'aide à l'étude et les travaux pratiques : Pierre Balthasart, Sébastien Brouwers, Philippe Compère, Nadine Coosemans, Véronique Goosse, Alain Hambuckers, Marielle Lebrun, Dorothée Pete, Ludovic Sottiaux, Nicolas Thelen et Marie-France Versali.

Je tiens également à témoigner ma sincère reconnaissance à toute l'équipe du projet « 1, 2, 3... Sciences » et surtout à Françoise Bastin, Rudi Cloots et Nicolas Vandewalle, avec lesquels je partage depuis 2008 les tribulations de l'enseignement en première année du bachelier en Sciences.

Un tout grand merci à l'unité de didactique des sciences biologiques et en particulier à Marie-Noëlle Hindryckx et Corentin Poffé pour leur soutien dans ma démarche pédagogique.

Je remercie bien sûr tous mes collaborateurs grâce auxquels j'ai pu enrichir et diversifier mes connaissances en biologie cellulaire. Je pense en particulier aux membres de mon unité de recherche en biologie cellulaire et tissulaire du GIGA-Neurosciences : Marie Cloes, Nicolas Johnen, Patricia Piscicelli et Justine Renauld.

Je souhaite associer à cet ouvrage tous les relecteurs qui ont accepté de nous prodiguer leurs précieux commentaires et conseils, chacun dans leurs spécialités, sur les différents chapitres du livre. Je les en remercie chaleureusement. Il s'agit de :

- Prof. Blondel Marc, université de Bretagne Occidentale (Brest), faculté de médecine des sciences de la santé, laboratoire de génétique, génomique fonctionnelle et biotechnologies,
- Prof. Castronovo Vincenzo, université de Liège, faculté de médecine, département des sciences biomédicales et précliniques, biologie générale et cellulaire et laboratoire de recherche sur les métastases,
- Prof. Caudron Nicolas, université Joseph Fourier - Grenoble I, UFR de chimie et de biologie (Valence), dynamique cellulaire et cytosquelette,

- Prof. Dommès Jacques, université de Liège, faculté des sciences, département des sciences de la vie, biologie moléculaire et biotechnologie végétales,
- Prof. Joris Bernard, université de Liège, département des sciences de la vie, physiologie et génétique bactériennes,
- Prof. Laurent Michel, université Paris-Sud d'Orsay XI, UFR Sciences, département de biologie, laboratoire de dynamiques cellulaires et modélisation,
- Prof. Nüsse Olivier, université Paris-Sud d'Orsay XI, UFR Sciences, signalisation calcique et interactions cellulaires dans le foie,
- Dr O'Donohue Marie-Françoise, université Paul Sabatier Toulouse 3, laboratoire de biologie moléculaire eucaryote,
- Prof. Peulen Olivier, université de Liège, faculté de médecine, département des sciences biomédicales et précliniques, laboratoire de recherche sur les métastases,
- Prof. Ploton Dominique, université de Reims Champagne-Ardenne, UFR de médecine et de pharmacie, matrice extracellulaire et dynamique cellulaire,
- Prof. Polette Myriam, université de Reims Champagne-Ardenne, plasticité de l'épithélium respiratoire dans les conditions normales et pathologiques,
- Prof. Pascal Poncin, université de Liège, faculté des sciences, département de biologie, écologie et évolution, biologie du comportement - éthologie et psychologie animale,
- Prof. Portetelle Daniel, université de Liège, faculté de Gembloux Agro-Bio Tech, chimie et bio-industries, microbiologie et génomique,
- Prof. Remacle Claire, université de Liège, département des sciences de la vie, unité de génétique,
- Prof. Roingeard Philippe, université François Rabelais (Tours), UFR de médecine, biologie cellulaire et virologie.

Je termine en exprimant toute ma gratitude à mes deux assistants pédagogiques avec lesquels j'ai partagé cette belle expérience : Sandra qui a lancé le travail avec son esprit de synthèse et son sens critique aiguisé, et Pierre qui a assuré l'essentiel du travail avec son grand enthousiasme, sa fraîcheur, sa disponibilité, sa rigueur et son ouverture d'esprit.

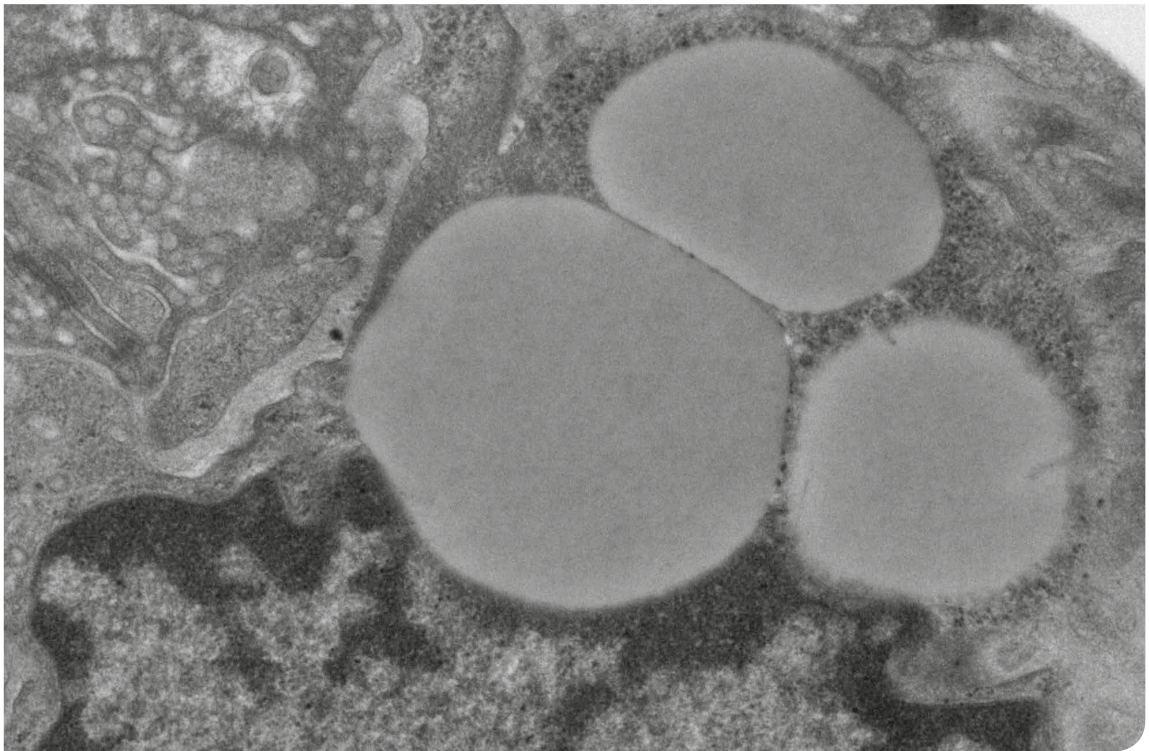


# Unicité chimique du vivant

1

## MOTS-CLÉS

- éléments chimiques
- molécules inorganiques
- eau
- sels minéraux
- molécules organiques
- glucides
- polysaccharides
- lipides
- acides gras
- triglycérides
- phospholipides
- stéroïdes
- protéines
- acides aminés
- acides nucléiques
- nucléotides
- ADN
- ARN



Trois gouttelettes lipidiques dans le cytosol bordant le noyau d'une cellule humaine du poumon. MET. Cliché pris par le Prof. Marc Thiry.

## Les éléments chimiques

Sur la planète Terre, il existe 94 **éléments chimiques** naturels qui diffèrent entre eux par le nombre de protons au sein de leur noyau atomique. Ce critère est utilisé dans le tableau périodique de Mendeleïev pour classer les différents éléments chimiques. Dans celui-ci, le nombre de protons est appelé numéro atomique (Z) et les éléments chimiques sont classés par numéro atomique croissant.

La composition élémentaire de la matière vivante est très différente de celle de la lithosphère et de l'atmosphère. Ainsi, moins de la moitié des 94 éléments chimiques trouvés sur la planète Terre sont retrouvés chez les organismes vivants.

De plus, la distribution de ces éléments dans les organismes vivants n'est pas nécessairement proportionnelle à leur distribution dans la croûte terrestre. Dans cette dernière, les quatre éléments les plus abondants sont, dans l'ordre, l'oxygène (O), le silicium (Si), l'aluminium (Al) et le fer (Fe). Dans les organismes vivants, l'oxygène (O), le carbone (C), l'hydrogène (H), et l'azote (N) représentent environ 95 % de la masse de la plupart des cellules. Ainsi, l'oxygène est l'élément chimique le plus abondant dans les deux cas, mais les trois autres diffèrent.

L'oxygène, le carbone, l'hydrogène et l'azote présentent la propriété de former des liaisons covalentes entre eux en mettant en commun une paire d'électrons. De plus, puisque la force d'une liaison covalente est inversement proportionnelle au poids atomique des atomes liés et que ces quatre éléments font partie des plus légers, ils sont donc capables de former des liaisons covalentes très fortes.

Enfin, le reste de la masse des cellules vivantes est constitué de calcium (Ca), phosphore (P), potassium (K), soufre (S), sodium (Na), chlore (Cl), magnésium (Mg) et d'une dizaine d'autres éléments qui s'y trouvent à l'état de traces. Ces éléments représentent donc environ 5 % de la masse et sont appelés les oligo-éléments. Chacun de ceux-ci est toutefois indispensable au bon fonctionnement de l'être vivant.

## Les composés inorganiques et organiques

### L'eau et les autres molécules inorganiques

Les molécules inorganiques sont toutes les molécules sans squelette fait d'atomes de carbones liés à de l'hydrogène, par exemple le gaz carbonique ( $\text{CO}_2$ ), l'eau ( $\text{H}_2\text{O}$ )...

La vie est dépendante de l'**eau**. Toutes les réactions du métabolisme de l'être vivant se déroulent en milieu aqueux. L'eau est le constituant le plus abondant de la matière vivante. Elle représente environ 75 % du poids total d'un individu. L'eau est une molécule polaire, ce qui en fait un bon solvant. Cette propriété est le résultat d'une différence d'électronégativité entre les différents atomes de l'eau. L'électronégativité peut être définie comme la capacité d'un élément chimique à attirer les électrons d'un autre élément chimique. Ainsi, puisque l'électronégativité de l'atome d'oxygène (O) est plus haute que celle de l'hydrogène (H), l'eau présente un dipôle électrique permanent. Cette polarité lui permet de réaliser des liaisons hydrogène intermoléculaires.

## Les tardigrades et l'eau

Les tardigrades, également appelés ours d'eau, sont de minuscules animaux méazoaires qui vivent dans les habitats marins, d'eau douce et terrestres de toute la planète. Ils mesurent généralement entre 0,1 et 1,2 mm de long et comprennent un segment de tête en plus des quatre segments de corps qui contiennent chacun deux pattes avec des griffes. Environ 1 300 espèces de tardigrades sont identifiées à ce jour, et plusieurs espèces présentent une capacité remarquable de survie dans des environnements extrêmement hostiles. Ainsi par exemple, les tardigrades ont une extrême tolérance à la dessiccation, ce qui leur permet de coloniser les déserts les plus secs : ils peuvent faire varier la proportion d'eau dans leur corps de plus de 80 % à moins de 3 %. En cas d'absence totale et prolongée d'eau, ils peuvent survivre plus de dix ans dans un état physiologique extrême dans lequel ne peut être observé aucun des signes extérieurs caractérisant une activité métabolique, et reprendre leur activité quand ils sont réhydratés. La résistance à la dessiccation fait intervenir une classe particulière de protéines, dont la vitrification protège l'organisme.

Les **sels minéraux** se présentent sous deux formes dans la matière vivante. Ils se retrouvent d'une part dans la constitution de structures peu ou pas solubles (squelettes, coquilles et carapaces), mais aussi en solution, dissociés en ions. Dans la cellule, un équilibre finement régulé est maintenu entre les différentes concentrations d'ions. Une minime variation de la balance ionique peut avoir des effets désastreux sur l'être vivant. À titre d'exemples, les ions interviennent notamment dans l'excitabilité neuromusculaire, dans les effets osmotiques, comme cofacteurs de certaines protéines, etc.

## Les molécules organiques

Un composé chimique est dit organique lorsqu'il possède au moins un atome de carbone lié au minimum à un atome d'hydrogène. Les composés organiques présentent une haute diversité structurelle et fonctionnelle, ainsi qu'une forte stabilité grâce aux propriétés spécifiques de liaison de l'atome de **carbone**, sa valence lui permettant notamment de former quatre liaisons covalentes avec d'autres atomes.

Les composés organiques jouent un rôle important dans les réactions chimiques du vivant. Les biomolécules organiques se classent en quatre grands groupes : glucides, lipides, protéines et acides nucléiques. Certains glucides, les protéines et les acides nucléiques sont des polymères, c'est-à-dire des molécules constituées d'un grand nombre d'unités structurales identiques ou semblables, les monomères, unis par des liaisons covalentes.

Bien que les classes de polymères diffèrent par la nature de leurs monomères, les mécanismes chimiques par lesquels les cellules synthétisent ou dégradent les macromolécules sont identiques. Il s'agit respectivement d'une réaction de condensation, dans laquelle deux monomères se lient par une liaison covalente et libèrent une molécule d'eau, ou d'une réaction d'hydrolyse, lorsqu'ils se scindent en monomères. Ces processus se produisent à l'aide d'enzymes, des protéines qui augmentent la vitesse des réactions chimiques en abaissant leur énergie d'activation.

# Les glucides

Les molécules organiques composées de carbone, d'hydrogène et d'oxygène, avec un ratio Hydrogène/Oxygène de deux pour un, sont appelées **glucides** ou hydrates de carbone ( $C_m(H_2O)_n$  avec  $m \geq n$ ). Ils sont une source d'énergie métabolique importante pour les êtres vivants, l'énergie provenant de l'oxydation du glucose stocké sous forme de polymères tels que le glycogène chez les animaux ou l'amidon chez les plantes.

## Les monosaccharides ou oses

Ce sont des **sucres simples** non ramifiés dont tous les carbones portent une fonction alcool ( $-OH$ ), sauf un qui porte une fonction carbonyle, divisant les oses en aldoses (fonction aldéhyde) ou cétooses (fonction cétone). On classe également les oses en fonction du nombre de carbones qu'ils possèdent : trioses, tétroses, pentoses, hexoses et heptoses. Le glucose ( $C_6H_{12}O_6$ , Figure 1.1) est, par exemple, un aldohexose.

Les oses sont généralement représentés par la projection de Fischer (Figure 1.1). Celle-ci consiste en une représentation plane d'une molécule tridimensionnelle. Toutes les liaisons chimiques sont représentées avec des lignes horizontales ou verticales, de telle sorte que la molécule chimique ressemble à une échelle à un seul montant. La chaîne carbonée principale se situe sur la ligne verticale et les groupements attachés aux atomes de carbone sont disposés horizontalement de part et d'autre des atomes de carbone (à gauche et à droite).

Enfin, les oses constitués de quatre atomes de carbone ou plus peuvent se cycliser (Figure 1.1). La cyclisation se fait par la réaction entre l'atome d'oxygène de la fonction carbonyle (aldéhyde ou cétone) et un atome de carbone portant une fonction alcool. L'atome de carbone de la fonction carbonyle devient alors asymétrique et est appelé carbone anomérique.

La cyclisation entraîne donc l'établissement de deux formes possibles, les anomères, distingués par les lettres  $\alpha$  et  $\beta$ . La forme est  $\alpha$  si la fonction alcool ( $-OH$ ) du carbone anomérique et le groupement  $-CH_2OH$  terminal se trouvent de part et d'autre du cycle. La forme est  $\beta$  si ces deux groupements sont du même côté du cycle (Figure 1.1).

| Formule brute  | Projection de Fischer                                                                                                                               | Forme cyclique $\beta$ |
|----------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|
| $C_6H_{12}O_6$ | $  \begin{array}{c}  H - C = O \\    \\  H - C - OH \\    \\  HO - C - H \\    \\  H - C - OH \\    \\  H - C - OH \\    \\  CH_2OH  \end{array}  $ |                        |

Figure 1.1 Les différentes représentations du glucose

## Les disaccharides et oligosaccharides

Les **disaccharides** sont des **oligosaccharides** formés de deux oses unis par une fonction alcool ou carbonyle après perte d'une molécule d'eau. La liaison est appelée **osidique** et peut être rompue sous l'action d'enzymes spécifiques par une réaction d'hydrolyse. Cette

liaison est dite  $\alpha$  si elle est située de l'autre côté du cycle par rapport au groupement  $-\text{CH}_2\text{OH}$  terminal du premier ose. Elle est dite  $\beta$  si elle est située du même côté du cycle que le groupement  $-\text{CH}_2\text{OH}$  terminal du premier ose. La liaison osidique est donc nommée en fonction de sa conformation et du numéro des deux carbones qu'elle lie.

Le lactose du lait (Figure 1.2) est par exemple un disaccharide formé d'une molécule de  $\beta$ -galactose et d'une molécule de  $\beta$ -glucose. La liaison osidique reliant les deux est une liaison  $\beta$  (1-4). Des oligosaccharides de grandeur croissante (tri-, tétra-saccharide...) peuvent également se former par ajout successif d'oses.

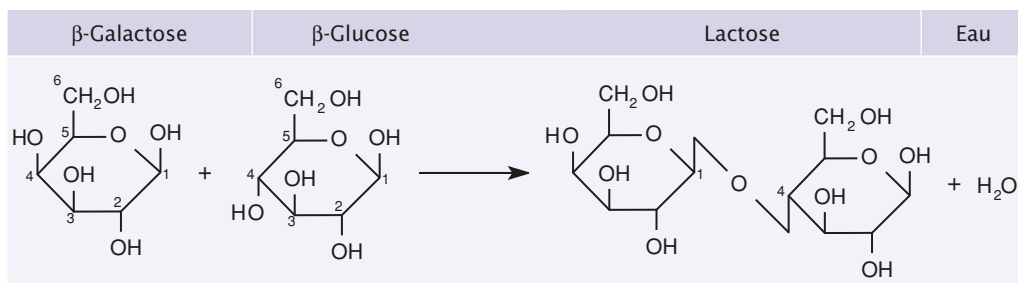


Figure 1.2 Synthèse d'un disaccharide (le lactose)  
à partir d'une molécule de galactose et d'une de glucose  
La liaison entre les deux est appelée liaison osidique.

## Les polysaccharides

Les **polysaccharides** sont des polymères qui peuvent être classés en deux grandes catégories selon leur fonction biologique : structurale ou de stockage. Le glycogène et l'amidon sont par exemple des formes de mises en réserve du glucose qui se présentent sous la forme de grains. Les grains de glycogène sont dispersés dans le cytoplasme des cellules animales tandis que les grains d'amidon sont dispersés dans le cytoplasme et les chloroplastes des cellules végétales. La cellulose, formée dans la cellule végétale et également constituée de glucose, intervient quant à elle dans la constitution de la paroi cellulaire.

Une catégorie particulière de polysaccharides est représentée par le groupe des glycosaminoglycannes, présents notamment dans la matrice extracellulaire des tissus conjonctifs.

### L'amidon et le glycogène dans les cellules

Pour la grande majorité des végétaux supérieurs, l'amidon est présent dans les organes de réserves (graines, racines, tubercules, rhizomes et fruits), mais aussi dans les organes photosynthétiques, notamment au niveau des feuilles. Dans ce dernier, il est qualifié d'amidon transitoire, puisqu'il est synthétisé pendant la journée (lorsque la photosynthèse est active) et dégradé pendant la nuit pour fournir les autres organes en carbone et énergie.

L'amidon est un mélange de deux polysaccharides composés d'unités de D-glucose. Celles-ci sont liées entre elles par des liaisons  $\alpha$  (1-4), en général caractéristiques des polysaccharides de réserve et des liaisons  $\alpha$  (1-6) qui sont à l'origine de ramifications dans la structure de la molécule. Ces deux polysaccharides, qui diffèrent par leur degré de branchement et leur degré de polymérisation sont :

- l'amylose, légèrement ramifié avec de courtes branches et dont la masse moléculaire peut être comprise entre 10 et 1 000 kDa. La molécule est formée de 600 à 1 000 molécules de glucose ;

– l'amylopectine, molécule ramifiée avec de longues branches toutes les 24 à 30 unités de glucose par l'intermédiaire des liaisons  $\alpha$  (1-6). Sa masse moléculaire peut aller de 1 000 à 100 000 kDa. La chaîne totale peut faire entre 10 000 et 100 000 unités de glucose.

L'amidon est empaqueté dans des granules semi-cristallins présentant une organisation concentrique appelée **grains d'amidon** (figure d'en-tête, Chapitre 10). La taille et la forme de ces grains sont très variables, suivant l'organe ou l'espèce végétale concernée.

Le glycogène est un polysaccharide ramifié du D-glucose qui sert de forme de stockage de l'énergie chez les animaux, les champignons et les bactéries.

Le glycogène fonctionne comme l'une des deux formes de réserves d'énergie, le glycogène étant destiné au stockage à court terme et l'autre forme étant le stockage des triglycérides dans le tissu adipeux (c'est-à-dire la graisse corporelle) pour un stockage à long terme. Chez l'Homme, le glycogène est fabriqué et stocké principalement dans les hépatocytes et les cellules des muscles squelettiques.

Le glycogène possède une structure similaire à celle de l'amylopectine (un composant de l'amidon), mais il est plus ramifié et plus compact que l'amidon. Le glycogène est constitué de chaînes linéaires de résidus de D-glucose d'une longueur moyenne d'environ 8 à 12 unités de glucose. Les unités de glucose sont reliées entre elles de manière linéaire par des liaisons glycosidiques  $\alpha$  (1→4) d'un glucose à l'autre. Les branches sont reliées aux chaînes dont elles partent par des liaisons glycosidiques  $\alpha$  (1→6) entre le premier glucose de la nouvelle branche et un glucose de la chaîne de la tige. Son poids moléculaire varie de 1000 à 5000 kDa selon son origine.

Le glycogène se trouve sous forme de granules de 20 à 30 nm de diamètre dans le cytosol de nombreux types de cellules, appelés **grains de glycogène**. Chaque grain de glycogène est organisé en couches concentriques de chaînes de glucose et centré sur une protéine qui initie sa formation en se liant de manière covalente au polysaccharide : la glycogénine.

## Fiche 4

# Les lipides

Les **lipides** ne sont pas des polymères. Cette classe mal délimitée regroupe une grande diversité de molécules dont la caractéristique commune est l'insolubilité dans l'eau. Leur comportement hydrophobe repose sur leur structure moléculaire. Ils constituent également une source importante d'énergie, l'hydrolyse des acides gras stockés dans les triglycérides libérant environ 37 kilojoules (kJ) d'énergie par gramme de lipide, contre environ 17 kJ pour les glucides.

## Les acides gras

Ce type de lipide entre lui-même dans la composition d'un grand nombre d'autres lipides.

Les **acides gras** ( $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_n - \text{COOH}$ ) sont très hydrophobes, car formés en majorité de groupements  $-\text{CH}_2$  apolaires. Seul le groupement carboxylique ( $-\text{COOH}$ ) est hydrophile.

Les acides gras peuvent être saturés ou insaturés (Figure 1.3). Les premiers ne possèdent que des liaisons simples entre leurs carbones tandis que les seconds possèdent une ou plusieurs doubles liaisons au niveau de leur chaîne carbonée.



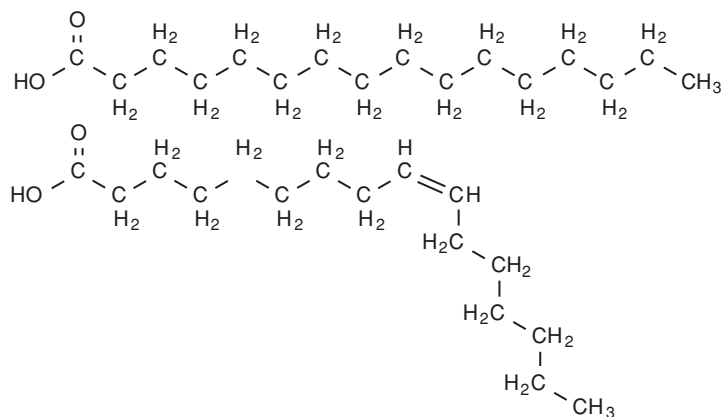


Figure 1.3 Formule d'un acide gras saturé (l'acide palmitique, en haut) et d'un acide gras insaturé (l'acide palmitoléique, en bas)

## Les triglycérides

Les **triglycérides**, formés d'une molécule de glycérol et de trois molécules d'acides gras, permettent le stockage des acides gras. Totalement insolubles dans l'eau, ces molécules ne présentent pas de caractère hydrophile. Les triglycérides constituent la majorité des graisses et des huiles animales et végétales. Ils sont stockés sous forme de gouttelettes lipidiques dans la cellule.

## Les phospholipides

Les **phospholipides** sont constitués d'une molécule de glycérol liée à deux acides gras, ainsi qu'à un groupement phosphoryle lui-même lié à un autre composé hydrophile (ex : choline). Ces molécules sont dites **amphipathiques** : elles possèdent une queue hydrophobe (acides gras) et une tête hydrophile (groupement phosphoryle).

Au contact de l'eau, les parties apolaires de la molécule amphipathique sont repoussées par les molécules d'eau tandis que les parties polaires s'y associent. Trois types de structures phospholipidiques peuvent dès lors se former : une monocouche, une micelle ou une bicouche, cette dernière constituant la structure de base de toute membrane biologique (Chapitre 3).

## Les stéroïdes

Les **stéroïdes** sont caractérisés par un squelette carboné formé de quatre cycles accolés. Les groupements fonctionnels attachés aux cycles varient d'un type de stéroïde à l'autre. Un exemple est le cholestérol (Figure 1.4), présent dans les membranes cellulaires animales (Chapitre 3), mais également précurseur d'autres stéroïdes (ex : hormones sexuelles des vertébrés).

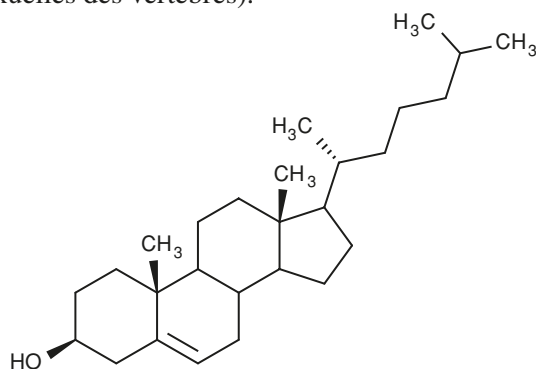


Figure 1.4  
Le cholestérol,  
un stéroïde

## Les gouttelettes lipidiques

Les gouttelettes lipidiques (GL) sont des structures cellulaires riches en lipides, abondantes dans les tissus adipeux et intervenant dans le stockage et l'hydrolyse des lipides neutres (figure d'en-tête, Chapitre 1). Les GL sont présentes dans presque toutes les cellules eucaryotes ainsi que dans certaines cellules procaryotes. Elles possèdent une architecture unique constituée d'un cœur hydrophobe (formé essentiellement de triglycérides et d'esters de cholestérol) entouré par une monocouche de phospholipides, décorée par un ensemble spécifique de protéines.

Le nombre, la taille et la composition des GL varient considérablement au sein des cellules d'une même population ainsi que dans les différents types de cellules. Dans les adipocytes, elles tendent à être plus grandes que dans les autres cellules, jusqu'à occuper l'essentiel du volume cellulaire, tandis que, dans les autres cellules, les GL n'apparaissent que dans certaines conditions et sont significativement plus petites.

Outre leur rôle majeur dans l'énergétique cellulaire, les GL assurent de multiples autres fonctions, notamment elles sont au centre de l'homéostasie lipidique. Provenant du réticulum endoplasmique, les GL peuvent s'associer à la plupart des organites cellulaires par le biais de sites de contact avec leur membrane. Ces contacts entre les GL et les différents organites sont très dynamiques et permettent des échanges lipidiques entre différents compartiments intracellulaires, comme le réticulum endoplasmique, les mitochondries, les endosomes, les peroxysomes ou la membrane plasmique, en leur fournissant notamment les éléments nécessaires à leur expansion membranaire.

## Fiche 5

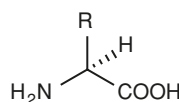
# Les protéines

Chez les eucaryotes, les **protéines** sont des polymères formés d'un assortiment de vingt acides aminés différents (Chapitre 5). Elles jouent un rôle dans le métabolisme cellulaire en agissant comme catalyseur des réactions chimiques, mais interviennent également dans la structure des tissus, le stockage et le transport de petites molécules et d'ions, les communications cellulaires, le mouvement par contraction des muscles et les défenses de l'organisme contre des éléments étrangers ou des cellules cancéreuses.

## Les acides aminés

Les **acides aminés** sont constitués d'un groupement amine ( $-\text{NH}_2$ ) et d'un groupement carboxylique acide ( $-\text{COOH}$ ) liés à un atome de carbone central, appelé carbone  $\alpha$ . Ils ne diffèrent entre eux que par leur chaîne latérale (groupement  $-\text{R}$ ), composée essentiellement de  $-\text{CH}_2$  et de  $-\text{CH}_3$  également lié au carbone  $\alpha$  (Figure 1.5). Les vingt acides aminés protéinogènes peuvent être groupés en cinq classes selon les propriétés de leur chaîne latérale : apolaire, polaire non chargé, chargé, aromatique et enfin la classe des acides aminés à fonctions particulières. L'ensemble des acides aminés est présenté dans l'Annexe 2.

Figure 1.5 Schéma général d'un acide aminé





Les acides aminés s'unissent entre eux par des **liaisons peptidiques** lors de réactions de déshydratation entre la fonction acide du premier acide aminé et la fonction amine du second, formant un peptide. À l'exception de certains oligopeptides, la grande majorité des peptides naturels sont des polypeptides pouvant contenir plusieurs centaines d'acides aminés. Les protéines peuvent être formées d'une ou plusieurs chaînes polypeptidiques.

## Structure des protéines

On distingue quatre niveaux d'organisation des protéines.

La **structure primaire** d'une protéine est définie comme la séquence en acides aminés du (ou des) polypeptide(s) qui la compose(nt).

La **structure secondaire** est la configuration régulière que prend le squelette polypeptidique suite à la formation de liaisons hydrogène entre ses groupes peptidiques. Ces liaisons impliquent donc les atomes du squelette peptidique et non ceux des chaînes latérales. Les plus connues sont la structure en spirale (hélice  $\alpha$ ) et la structure plane (feuillet plissé  $\beta$ ).

La **structure tertiaire** est la forme tridimensionnelle finale de la protéine, généralement irrégulière. Elle résulte de la réactivité des groupes latéraux de la chaîne polypeptidique qui interagissent de différentes façons : liaisons hydrogène, hydrophobes, électrostatiques, covalentes (ponts disulfures...)... Cette structure confère à la protéine une activité spécifique.

La **structure quaternaire** d'une protéine multimérique concerne l'association de ses différentes chaînes peptidiques ou sous-unités les unes par rapport aux autres.

## Fiche 6

# Les acides nucléiques

Les **acides nucléiques**, polymères de nucléotides, constituent les dispositifs de stockage de l'information dans la cellule. Il en existe deux groupes : les acides désoxyribonucléiques (ADN) et les acides ribonucléiques (ARN). Ces molécules permettent la transmission de l'information génétique nécessaire pour produire les protéines correctes d'une génération à l'autre (Chapitres 4 et 5).

## Les nucléotides et les nucléosides

Un **nucléotide** est formé d'un pentose, d'un ou plusieurs groupements phosphate et d'une base azotée (Figure 1.6). Les nucléotides se distinguent entre eux par la nature du pentose, de la base et par le nombre de radicaux phosphates. Le pentose peut être du ribose (ribonucléotide) ou du désoxyribose (désoxyribonucléotide). Les bases azotées sont des purines (adénine, guanine) ou des pyrimidines (uracile, thymine, cytosine) (Figure 1.7). Enfin, les nucléotides sont mono- (acides nucléiques), di- ou triphosphatés (ex : adénosine triphosphate ou ATP). Un nucléotide non phosphaté est un **nucléoside**.

Certaines molécules impliquées dans le transfert d'électrons sont des dinucléotides particuliers, ils jouent alors le rôle de coenzyme d'oxydoréduction. Par exemple, on citera le NAD<sup>+</sup> (Nicotinamide Adénine Dinucléotide), le FAD (Flavine Adénine Dinucléotide) et le NADP<sup>+</sup> (Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate), trois transporteurs d'électrons impliqués dans la respiration cellulaire (pour les deux premiers) ou la photosynthèse (pour le troisième), (Chapitres 9 et 10).