

FLUORESCIENCES

**Biochimie**

**Bioch**

Xavier Coumoul

Caroline Chauvet

Étienne Blanc

3<sup>e</sup> édition

**DUNOD**

Conception graphique de la couverture : Hokus Pokus Créations  
Création graphique de la maquette intérieure : Marse

© Dunod, 2019, 2022, 2026

11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff  
[www.dunod.com](http://www.dunod.com)

ISBN 978-2-10-089613-4

# Table des matières

|                               |      |
|-------------------------------|------|
| Avant-propos .....            | VI   |
| Les selfies des auteurs ..... | VII  |
| Mode d'emploi .....           | VIII |

## CHAPITRE

### 1

|                                                                      |    |
|----------------------------------------------------------------------|----|
| <b>LES ACIDES NUCLÉIQUES</b> .....                                   | 2  |
| <b>1 Les acides nucléiques : des polymères de nucléotides</b> .....  | 4  |
| 1.1 Nucléosides et nucléotides .....                                 | 4  |
| 1.2 Structure générale des acides nucléiques .....                   | 7  |
| <b>2 L'architecture des génomes procaryotes et eucaryotes</b> .....  | 12 |
| 2.1 Le nucléoïde bactérien .....                                     | 12 |
| 2.2 La chromatine eucaryote – organisation du génome nucléaire ..... | 12 |
| <b>3 La réplication</b> .....                                        | 14 |
| 3.1 Mécanismes moléculaires .....                                    | 14 |
| 3.2 La réplication procaryote .....                                  | 16 |
| 3.3 La réplication eucaryote .....                                   | 17 |
| 3.4 La réplication virale .....                                      | 17 |
| 3.5 Mécanismes de réparation .....                                   | 18 |
| Ce qu'il faut retenir .....                                          | 19 |
| Exercices .....                                                      | 20 |

## CHAPITRE

### 2

|                                                                       |    |
|-----------------------------------------------------------------------|----|
| <b>LES PROTÉINES</b> .....                                            | 22 |
| <b>1 Les acides aminés</b> .....                                      | 24 |
| 1.1 Structure et classification des acides aminés .....               | 24 |
| 1.2 Propriétés ioniques des acides aminés : caractère amphotère ..... | 31 |
| 1.3 Réactivités chimiques des acides aminés .....                     | 33 |
| <b>2 Les protéines : des polymères d'acides aminés</b> .....          | 35 |
| 2.1 Liaison peptidique et structure primaire des protéines .....      | 35 |
| 2.2 La structure secondaire des protéines .....                       | 37 |
| 2.3 La structure tertiaire des protéines .....                        | 41 |
| 2.4 La structure quaternaire des protéines .....                      | 43 |
| Ce qu'il faut retenir .....                                           | 45 |
| Exercices .....                                                       | 46 |

## CHAPITRE

### 3

|                                                        |    |
|--------------------------------------------------------|----|
| <b>LES GLUCIDES</b> .....                              | 48 |
| <b>1 Les oses</b> .....                                | 50 |
| 1.1 Caractéristiques physico-chimiques .....           | 50 |
| 1.2 Représentation et nomenclature .....               | 55 |
| 1.3 Les oses simples .....                             | 58 |
| 1.4 Les oses particuliers de série L .....             | 59 |
| 1.5 Les dérivés d'oses .....                           | 60 |
| 1.6 Réactivité chimique des oses .....                 | 62 |
| <b>2 La liaison osidique</b> .....                     | 64 |
| 2.1 Formation des différentes liaisons osidiques ..... | 64 |
| 2.2 Hydrolyse de la liaison osidique .....             | 66 |

|          |                         |    |
|----------|-------------------------|----|
| <b>3</b> | <b>Les osides</b>       | 66 |
| 3.1      | Nomenclature des osides | 66 |
| 3.2      | Les diholosides         | 68 |
| 3.3      | Les oligosides          | 70 |
| 3.4      | Les polysaccharides     | 70 |
| 3.5      | Les hétérosides         | 74 |
|          | Ce qu'il faut retenir   | 77 |
|          | Exercices               | 78 |

## CHAPITRE

# 4

|                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------|-----|
| <b>LES LIPIDES</b>                                            | 80  |
| <b>1</b> Classifications des lipides                          | 82  |
| 1.1 Classification en fonction de la solubilité               | 82  |
| 1.2 Classification structurale                                | 83  |
| 1.3 Classification fonctionnelle                              | 85  |
| <b>2</b> Les acides gras                                      | 85  |
| 2.1 Caractéristiques générales des acides gras                | 85  |
| 2.2 Les acides gras saturés                                   | 88  |
| 2.3 Les acides gras insaturés                                 | 89  |
| 2.4 Sources des acides gras retrouvés dans l'organisme humain | 91  |
| <b>3</b> Les lipides simples                                  | 92  |
| 3.1 Les cérides                                               | 92  |
| 3.2 Les stérides                                              | 93  |
| 3.3 Les glycérides                                            | 94  |
| <b>4</b> Les lipides complexes                                | 96  |
| 4.1 Acides phosphatidiques et glycérophospholipides           | 96  |
| 4.2 Céramides et sphingolipides                               | 98  |
| <b>5</b> Composés à caractère lipidique                       | 101 |
| 5.1 Les eicosanoïdes                                          | 101 |
| 5.2 Les isoprénoïdes                                          | 102 |
| <b>6</b> Les biomembranes                                     | 106 |
| 6.1 Composition moléculaire des biomembranes                  | 106 |
| 6.2 Mosaïque fluide et radeaux lipidiques                     | 108 |
| 6.3 Des barrières de diffusion sélectives                     | 110 |
| Ce qu'il faut retenir                                         | 111 |
| Exercices                                                     | 112 |

## CHAPITRE

# 5

|                              |                                                                |     |
|------------------------------|----------------------------------------------------------------|-----|
| DE L'ADN À LA PROTÉINE ..... |                                                                | 114 |
| 1                            | La transcription .....                                         | 116 |
| 1.1                          | Mécanismes généraux .....                                      | 116 |
| 1.2                          | La transcription procaryote .....                              | 117 |
| 1.3                          | La transcription eucaryote .....                               | 118 |
| 2                            | La traduction .....                                            | 124 |
| 2.1                          | Le ribosome .....                                              | 124 |
| 2.2                          | Le code génétique .....                                        | 126 |
| 2.3                          | Mécanisme .....                                                | 127 |
| 2.4                          | Cas des protéines glycosylées, sécrétées ou membranaires ..... | 130 |
| 2.5                          | Les modifications post-traductionnelles .....                  | 132 |
| 3                            | La dégradation des protéines .....                             | 133 |

|          |                                                                      |     |
|----------|----------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>4</b> | <b>Analyse fonctionnelle des gènes et protéines par invalidation</b> | 134 |
| 4.1      | Principe général                                                     | 135 |
| 4.2      | La recombinaison homologue – les souris <i>knock-out</i> (KO)        | 135 |
| 4.3      | La technologie CRISPR-Cas9                                           | 136 |
|          | Ce qu'il faut retenir                                                | 137 |
|          | Exercices                                                            | 138 |

## CHAPITRE

# 6

|                    |                                                   |     |
|--------------------|---------------------------------------------------|-----|
| <b>ENZYMOLOGIE</b> |                                                   | 140 |
| <b>1</b>           | <b>Les bases de la thermodynamique</b>            | 142 |
| 1.1                | Le système biologique                             | 142 |
| 1.2                | L'énergie libre de Gibbs                          | 143 |
| 1.3                | Sens d'une réaction                               | 144 |
| 1.4                | La liaison riche en énergie                       | 145 |
| <b>2</b>           | <b>Caractéristiques générales des enzymes</b>     | 146 |
| 2.1                | État de transition, site actif et catalyse        | 147 |
| 2.2                | Classification et nomenclature des enzymes        | 149 |
| 2.3                | Régulation de l'activité catalytique des enzymes  | 151 |
| <b>3</b>           | <b>La cinétique enzymatique</b>                   | 159 |
| 3.1                | La cinétique michaelienne                         | 159 |
| 3.2                | Inhibiteurs réversibles des enzymes michaeliennes | 164 |
| 3.3                | La cinétique allostérique                         | 167 |
|                    | Ce qu'il faut retenir                             | 171 |
|                    | Exercices                                         | 172 |

## CHAPITRE

# 7

|                                    |                                              |     |
|------------------------------------|----------------------------------------------|-----|
| <b>INTRODUCTION AU MÉTABOLISME</b> |                                              | 174 |
| <b>1</b>                           | <b>Voies métaboliques et régulation</b>      | 176 |
| 1.1                                | Régulation par les substrats et les produits | 176 |
| 1.2                                | Les chaînes métaboliques                     | 178 |
| <b>2</b>                           | <b>Anabolisme et catabolisme</b>             | 178 |
| 2.1                                | Les voies anaboliques                        | 179 |
| 2.2                                | Les voies cataboliques                       | 180 |
| <b>3</b>                           | <b>L'exemple de la glycolyse</b>             | 182 |
| <b>4</b>                           | <b>Le métabolisme mitochondrial</b>          | 185 |
| 4.1                                | La pyruvate déshydrogénase                   | 185 |
| 4.2                                | Le cycle de Krebs                            | 186 |
| 4.3                                | La $\beta$ -oxydation mitochondriale         | 187 |
| 4.4                                | La phosphorylation oxydative                 | 188 |
|                                    | Ce qu'il faut retenir                        | 193 |
|                                    | Exercices                                    | 194 |
| Corrigés                           |                                              | 196 |
| Bibliographie                      |                                              | 207 |
| Index                              |                                              | 212 |
| Crédits iconographiques            |                                              | 216 |
| Remerciements                      |                                              | 216 |

# Avant-propos

La biochimie est la discipline à l'interface de la biologie et de la chimie. Même si le terme « biochimie » est apparu au XIX<sup>e</sup> siècle avec la découverte des enzymes par Anselme Payen ou la description de processus comme la fermentation alcoolique (Eduard Buchner), on prête à Carl Neuberg sa définition en 1903 ce qui a permis de placer la biochimie comme une science à part entière. Carl Neuberg est ainsi souvent désigné comme le père de la biochimie moderne. La biochimie est la discipline scientifique qui étudie la composition de la matière vivante ainsi que les réactions chimiques permettant le maintien de la vie. Cette discipline peut être divisée en trois spécialités qui, combinées les unes avec les autres, permettent de mieux comprendre les caractéristiques extraordinaires du vivant :

- 1) la biochimie structurale est consacrée à l'étude des structures chimiques des molécules (acides nucléiques, protéines, glucides, lipides, vitamines, ions...) qui constituent les êtres vivants ainsi que leurs fonctions et interactions ;
- 2) la biochimie génétique (souvent nommée biologie moléculaire) s'intéresse plus particulièrement aux molécules et aux réactions chimiques permettant la transmission et l'expression du message génétique responsable du maintien des caractéristiques des organismes au cours du temps et des générations ;
- 3) la biochimie métabolique, qui inclut la thermodynamique et l'enzymologie, étudie quant à elle les réactions chimiques aboutissant à la synthèse, par les organismes vivants, des molécules qui les constituent ainsi qu'à la production d'énergie nécessaire à la vie.

La biochimie est nécessaire dans plusieurs domaines comme la médecine, la diététique ou l'agronomie, ainsi que l'industrie avec le développement des entreprises de biotechnologies et leurs apports dans de nombreux secteurs.

Ce manuel développe les concepts fondamentaux de la biochimie à destination des étudiants au début de leur cursus universitaire. Les trois spécialités de la biochimie y sont illustrées tout au long des sept chapitres. Les bases de la biochimie structurale sont illustrées dans les premiers chapitres portant sur les acides nucléiques (chapitre 1), les protéines (chapitre 2), les glucides (chapitre 3) et les lipides (chapitre 4). Le chapitre 5 décrit, quant à lui, les bases de la biologie moléculaire. Enfin, les deux derniers chapitres se focalisent sur la biochimie métabolique : le chapitre 6 apporte les grands concepts de thermodynamique et d'enzymologie et le chapitre 7 introduit les grands concepts du métabolisme et de sa régulation.

Ce livre est conçu de manière à vous guider au mieux dans vos apprentissages (illustrations en couleurs, définitions, focus illustrant des exemples concrets, QCM et exercices variés avec leurs corrections détaillées).

Cette troisième édition de l'ouvrage comporte de nouveaux focus, figures, exercices et paragraphes par rapport à la version précédente.

Passionnés par l'enseignement et la biochimie, nous espérons, avec ce livre, vous transmettre notre passion et vous aider à acquérir des bases solides dans le domaine de la biochimie qui vous permettront de réussir votre cursus universitaire.

# Les selfies des auteurs

Xavier Coumoul



Je suis professeur de toxicologie et de biochimie à l'Université Paris Cité (anciennement université Paris Descartes). Je dirige une équipe de recherche (METATOX, INSERM UMR-S 1124, T3S) qui s'intéresse à l'effet des perturbateurs endocriniens sur le métabolisme (notamment glucidique et lipidique), les phénomènes inhérents à la cancérogenèse impliquant des modifications des molécules d'ADN, d'ARN et des protéines. J'enseigne à la fois en Licence et en Master, le métabolisme énergétique, la signalisation cellulaire et la toxicologie sous un angle biochimique. Je suis par ailleurs responsable de la mention toxicologie - écotoxicologie à Université Paris Cité.

Caroline Chauvet



Je suis docteur en biologie cellulaire et moléculaire et maître de conférences en biochimie et biologie moléculaire à l'Université Paris Cité (UFR des Sciences Fondamentales et Biomédicales). Co-responsable du niveau L1 de la Licence Sciences Biomédicales et du Master 1 de Toxicologie de cette université, j'enseigne à la fois en Licence et Master, notamment la biochimie, la biologie cellulaire et moléculaire et la toxicologie. J'exerce mes activités de recherche au sein de l'unité INSERM UMR-S1124. Dans ce cadre, je m'intéresse à l'impact de polluants environnementaux sur la santé.

Étienne Blanc



Je suis maître de conférences, habilité à diriger des recherches, en biochimie/biologie moléculaire à l'Université de Rennes. Ingénieur chimiste de l'École Nationale Supérieure de Chimie de Montpellier et docteur en biologie, j'enseigne principalement la biochimie moléculaire et métabolique en Licence et la toxicologie en Master. Mes activités de recherche en santé environnementale au sein de l'IRSET (INSERM UMR-S 1085) portent principalement sur l'étude de l'impact des polluants sur les pathologies métaboliques au niveau hépatique.



- Un **résumé** de ce qu'il faut retenir.
- Les **QCM** et **exercices** permettent de vérifier ses connaissances et de s'entraîner aux examens.
- Les **corrigés** sont détaillés à la fin du livre.

- Les protéines sont des polymères linéaires dont les membres protéiniques sont les seuls acides  $\alpha$ -amino protéinogènes strictement standards (sélicétylisme et pyrrolysine).
- Les acides  $\alpha$ -amino ont pour formule générale  $R-CH(NH_2) \cdot COO^-$ . Ils possèdent une fonction amine, une fonction acide et une fonction amine, portées par le carbone  $\alpha$ , et ne diffèrent les uns des autres que par la nature de leur chaîne latérale (ou radical  $R$ ), elle aussi portée par le carbone  $\alpha$ .
- Dans un polymère linéaire d'acide  $\alpha$ -amino, chaque acide  $\alpha$ -amino est relié au suivant par une liaison peptidique entre sa fonction  $\alpha$ -carboxyle et la fonction  $\alpha$ -amine de l'acide  $\alpha$ -amino suivant ( $C_{\alpha}-CO-NH-C_{\alpha}$ ).
- Il existe quatre niveaux de structure des protéines : primaire, secondaire, tertiaire, et quaternaire. Les structures oligomériques se caractérisent, quaternaire.
- La structure tridimensionnelle d'une protéine est flexible, elle dépend de nombreux paramètres dont la séquence de ses

## Corrigés p. 297-298

- 1 Calculer le pI de la glycine ( $pK_1 = 2,34$  ;  $pK_2 = 9,60$ ).
- 2 Calculer le pI du glutamate ( $pK_1 = 2,19$  ;  $pK_2 = 9,67$  ;  $pK_R = 4,25$ ).
- 3 Calculer le pI de la lysine ( $pK_1 = 2,18$  ;  $pK_2 = 8,95$  ;  $pK_R = 10,53$ ).
- 4 Calculer le pI de la cytosine ( $pK_1 = 1,96$  ;  $pK_2 = 10,28$  ;  $pK_R = 8,18$ ).
- 5 Association.
  - a. Associer un nom (une lettre majuscule) à une structure (un chiffre)

1. La chaîne latérale de la cystéine :
  - ☐ a. est chargée positivement à pH 7 ;
  - ☐ b. contient un groupement thiol ;
  - ☐ c. contient un groupement hydroxyle.
2. Le dernier acide aminé d'une protéine :
  - ☐ a. est situé à l'extrémité N-terminale ;
  - ☐ b. est situé à l'extrémité

**Chapitre**

Pour bien démarrer

1 a. 2 b. 3 c. 4 b. 5 a.

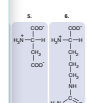
Testez-vous

1 a. 2 b. 3 a. 4 b. et c.

Exercices

1 a. 5' - ATACGACGTAGCAAGCATGCCA -  
b. 5' - CCTGATAGCCATTTCGGAACCC - 3'

7 **Masse des ADN et ARN**



explore ?

- Une **bibliographie**.
- Un **index** pour retrouver rapidement les notions principales.

[illegible][illegible]Retrouvez sur la page dédiée à l'ouvrage sur le site [dunod.com](http://dunod.com) :

- Pour les enseignants : une sélection de figures de l'ouvrage pour projection en cours.

# Les acides nucléiques

## Pour bien démarrer

1. Quelle molécule est le support de l'information génétique chez la plupart des organismes ?
  - ☐ a. L'ADN ;
  - ☐ b. L'ARN ;
  - ☐ c. Les protéines.
2. Quel autre nom est fréquemment attribué à l'ADN dans les médias ?
  - ☐ a. Le transcriptome ;
  - ☐ b. La double hélice ;
  - ☐ c. Les gènes.
3. Que signifie l'acronyme ADN ?
  - ☐ a. Acide désoribonucléique ;
  - ☐ b. Acide désanaribonucléique ;
  - ☐ c. Acide désoxyribonucléique.
4. Quel processus cellulaire se déroule de manière concomitante à la réplication de l'ADN ?
  - ☐ a. La transcription ;
  - ☐ b. La phase S de l'interphase ;
  - ☐ c. La phase M de la mitose.
5. Quelles cellules humaines ne contiennent plus d'ADN ?
  - ☐ a. Les hématies ;
  - ☐ b. Les lymphocytes ;
  - ☐ c. Les neurones.

Réponses page 196

## Objectifs de ce chapitre

- Connaître les propriétés des constituants des acides nucléiques notamment des nucléotides, ainsi que de la structure de l'ADN et de l'ARN, et leur diversité.
- Comprendre l'architecture des génomes procaryotes et eucaryotes ainsi que de la chromatine.
- Savoir distinguer les processus de réplication chez les virus, les procaryotes et les eucaryotes ainsi que les mécanismes de réparation.

# CHAPITRE

# 1



*L'ADN est souvent désigné sur la base de ses caractéristiques ultra-structurales sous le terme de « double hélice ». Cette structure lui confère une résistance à la dégradation. La double hélice se caractérise par deux brins complémentaires. Cette complémentarité est aussi à l'origine des propriétés répliquatives de l'ADN. Elle permet, en effet, une mise en place efficace de sa réplication, essentielle au cours de la division cellulaire.*