

## CHAPITRE 3

# Les matériaux de construction de la matière vivante

### Aperçu du chapitre

---

- 3.1 Le carbone, ossature des biomolécules
- 3.2 Les glucides stockent l'énergie et constituent des matériaux de construction
- 3.3 Les acides nucléiques, molécules de l'information
- 3.4 Les protéines, molécules aux structures et fonctions diverses
- 3.5 Les lipides, molécules hydrophobes

### Introduction

---

Un verre d'eau contient plus de molécules qu'il n'y a d'étoiles dans le ciel. Certaines molécules sont cependant bien plus grandes que les molécules d'eau. Des milliers de biomolécules différentes sont de longues chaînes faites de milliers ou même de milliards d'atomes. Ces ensembles énormes, presque toujours synthétisés par des êtres vivants, sont appelés macromolécules. Nous verrons qu'il existe quatre types de macromolécules biologiques : glucides, acides nucléiques, protéines et lipides ; elles constituent les matériaux de construction de base de tous les organismes.

Actuellement, l'existence de ces quatre classes de biomolécules nous paraît évidente, mais jusqu'au XIX<sup>e</sup> siècle de nombreuses théories faisaient intervenir des « forces vitales » dans les systèmes vivants. Une de ces théories maintenait que les cellules contiennent une substance, un protoplasme, responsable des réactions chimiques qui s'y déroulent et que toute rupture de la cellule perturbait le protoplasme. Une telle vision rendait impossible l'étude des réactions chimiques de la cellule en laboratoire, *in vitro*.

C'est la démonstration du processus de fermentation dans un système acellulaire qui marqua la naissance de la biochimie moderne (figure 3.1). Cette approche comporte l'étude des biomolécules hors de la cellule, en vue d'inférer leur rôle dans la cellule intacte. Compte tenu de ce que toutes les macromolécules biologiques sont à base de carbone, nous commencerons par une brève étude du carbone et de sa chimie.

## LA DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

**Hypothèse:** les réactions chimiques, telles celles de la fermentation par les levures, sont contrôlées par des enzymes et ne requièrent pas la présence de cellules vivantes.

**Prédiction:** si on brise les cellules, les enzymes pourront fonctionner hors des cellules.

**Test:** les levures, mélangées avec du sable de quartz et de la terre à diatomées, sont broyées dans un mortier. La pâte ainsi obtenue est emballée dans une toile et soumise à des pressions de 400-500 atm dans une presse. On traite des substrats fermentescibles ou non fermentescibles avec le liquide sorti de la presse et on mesure la fermentation par la production de  $\text{CO}_2$ .



**Résultat:** le traitement de substrats fermentescibles (sucre de canne, glucose) donne lieu à la production de  $\text{CO}_2$ , celui de substrats non fermentescibles (lactose, mannose) ne s'accompagne pas de dégagement de  $\text{CO}_2$ . L'inspection visuelle de l'extrait de levure ne montre par ailleurs pas la présence de cellules de levures.

**Conclusion:** l'hypothèse est validée : la réaction de fermentation peut se faire en absence de levure vivante.

**Signification historique:** cette expérience représente la première utilisation d'un système acellulaire, même si elle ne fut pas réalisée à cette fin. De tels systèmes permettent l'étude *in vitro* de réactions biochimiques et la purification des protéines impliquées. On sait aujourd'hui que la « réaction de fermentation » est en fait une série complexe de réactions. Une telle série de réactions serait-elle votre premier choix pour ce type de démonstration ?

**Figure 3.1 Démonstration de fermentation *in vitro*.** La démonstration, par le chimiste allemand Eduard Buchner (1860–1917), de la fermentation réalisée par un extrait de levure ne contenant aucune cellule vivante, contredisait la théorie du protoplasme et fournissait aux biochimistes futurs une méthode leur permettant d'étudier la chimie de la vie hors de la cellule.

## 3.1 Le carbone, charpente des biomolécules

### Objectifs

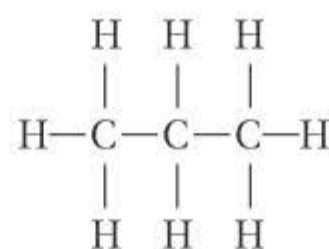
1. Décrire la relation entre groupes fonctionnels et macromolécules
2. Reconnaître les différents types d'isomères
3. Décrire les types de biomolécules

Au chapitre 2 nous avons revu les bases des liaisons chimiques et de la structure des atomes. Les systèmes vivants obéissent à toutes les lois de la chimie, qui est dès lors fondamentale en biologie.

La charpente des biomolécules est essentiellement constituée de carbones liés entre eux ou à des atomes d'oxygène, d'azote, de soufre ou d'hydrogène. Étant donné que le carbone possède quatre électrons de valence et peut donc participer à quatre liaisons covalentes, les biomolécules peuvent se présenter sous forme de chaînes simples, ramifiées ou même en anneaux, sphères, tubes ou spirales.

Les biomolécules formées uniquement de carbone et d'hydrogène sont nommées *hydrocarbures*. Les liaisons covalentes entre carbone et hydrogène sont riches en énergie, ce qui explique que les hydro-

carbures constituent de bons carburants. Le pétrole par exemple est riche en hydrocarbures et le gaz propane est un hydrocarbure formé d'une chaîne de trois carbones liés à huit hydrogènes ; sa formule moléculaire est  $\text{C}_3\text{H}_8$  et sa formule de structure :



En théorie la longueur d'une chaîne carbonée est illimitée. On verra dans la suite du chapitre que les biomolécules des quatre grandes classes comportent souvent d'énormes chaînes carbonées.

### Les groupes fonctionnels rendent compte des différentes propriétés des molécules

Les électronégativités des atomes de carbone et d'hydrogène sont très similaires de sorte que les électrons, et donc les charges, entourant les liaisons  $\text{C}-\text{C}$  et  $\text{C}-\text{H}$  sont distribués de manière symétrique ; les hydrocarbures sont donc apolaires. La plupart des biomolécules produites par les cellules contiennent cependant aussi d'autres atomes, dont l'électronégativité est plus ou moins différente de celle du carbone et de l'hydrogène (voir tableau 2.2). Ces molécules présentent dès lors des régions de charge partielle positive ou négative, elles sont

polaires. On peut considérer ces biomolécules comme étant constituées d'un squelette formé de carbone et d'hydrogène sur lequel se greffent des groupes d'atomes appelés **groupes fonctionnels**. Un exemple de groupe fonctionnel fréquent est —OH, appelé *groupe hydroxyle*.

Chaque groupe fonctionnel se caractérise par certaines propriétés chimiques qu'il possède, où qu'il soit situé dans une molécule. Tant

Groupe fonctionnel	Formule de structure	Exemple	Présent dans les
Hydroxyle	—OH	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\   \quad   \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}-\text{OH} \\   \quad   \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}$ Éthanol	glucides, protéines, acides nucléiques, lipides
Carbonyle	$\begin{array}{c} \text{O} \\    \\ -\text{C}- \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{O} \\   \quad    \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}-\text{H} \\   \\ \text{H} \end{array}$ Acétaldéhyde	glucides, acides nucléiques
Carboxyl	$\begin{array}{c} \text{O} \\ // \\ -\text{C} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{O} \\   \quad // \\ \text{H}-\text{C}-\text{C} \\   \quad \backslash \\ \text{H} \quad \text{OH} \end{array}$ Acide acétique	protéines, lipides
Amine	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{N} \\   \\ \text{H} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{O} \quad \text{H} \\    \quad   \\ \text{HO}-\text{C}-\text{C}-\text{N} \\   \quad   \quad   \\ \text{CH}_3 \quad \text{H} \quad \text{H} \end{array}$ Alanine	protéines, acides nucléiques
Sulfhydryle	—S—H	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\   \\ \text{H}-\text{C}-\text{CH}_2-\text{S}-\text{H} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$ Cystéine	protéines
Phosphate	$\begin{array}{c} \text{O}^- \\   \\ -\text{O}-\text{P}-\text{O}^- \\    \\ \text{O} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{OH} \quad \text{OH} \quad \text{H} \\   \quad   \quad   \\ \text{H}-\text{C}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{P}-\text{O}^- \\   \quad   \quad   \quad   \\ \text{H} \quad \text{H} \quad \text{H} \quad \text{O}^- \end{array}$ Glycérol phosphate	acides nucléiques
Méthyle	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}-\text{H} \\   \\ \text{H} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{O} \quad \text{H} \\    \quad   \\ \text{HO}-\text{C}-\text{C}-\text{NH}_2 \\   \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\   \\ \text{H} \end{array}$ Alanine	protéines

**Figure 3.2** Les groupes chimiques fonctionnels primaires. Les groupes figurés ci-dessus ont tendance à agir comme des unités lors de réactions chimiques et confèrent aux molécules qui les contiennent des propriétés chimiques spécifiques. Un groupe amine par exemple rend la molécule basique alors qu'un groupe carboxyle la rend acide. Il faut noter que ces groupes fonctionnels ne se limitent pas aux molécules mentionnées dans la quatrième colonne de la figure ; ils sont largement présents dans les biomolécules.

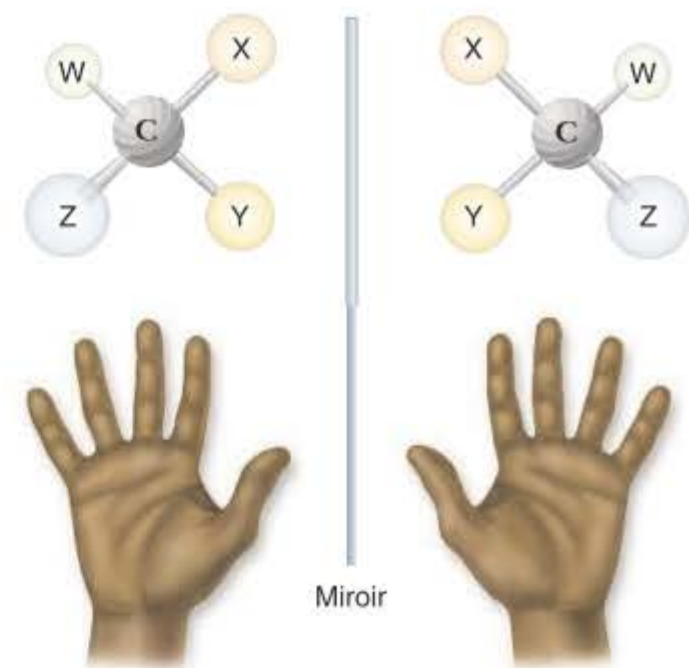
le groupe hydroxyle que le groupe carbonyle (C=O) par exemple sont polaires, en raison de l'électronégativité de leur oxygène (voir chapitre 2). Parmi les autres groupes fonctionnels communs citons : le groupe carboxyle (COOH), acide, le groupe phosphate (—PO<sub>4</sub><sup>-</sup>) et le groupe amine (NH<sub>2</sub>), basiques. La figure 3.2 illustre les principaux groupes fonctionnels importants en biologie et indique les macromolécules qui en contiennent.

### Les isomères ont la même formule moléculaire mais des structures différentes


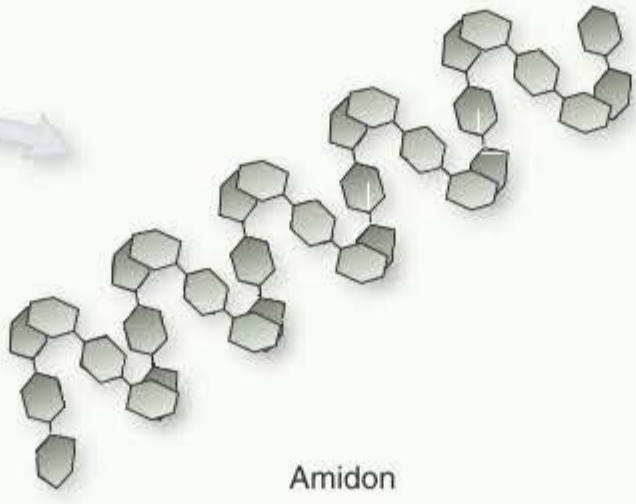
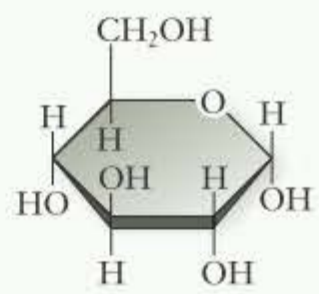

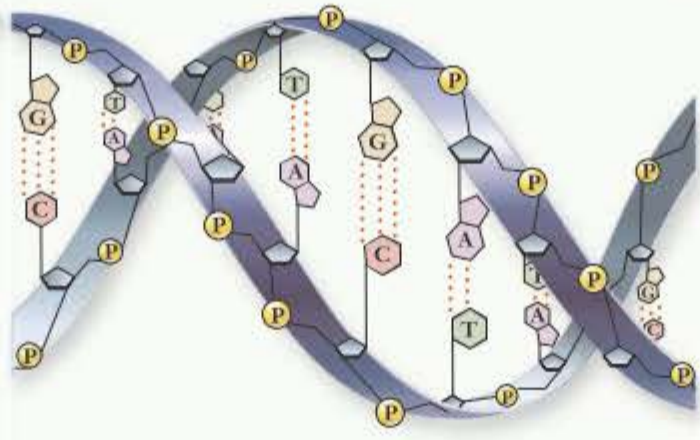
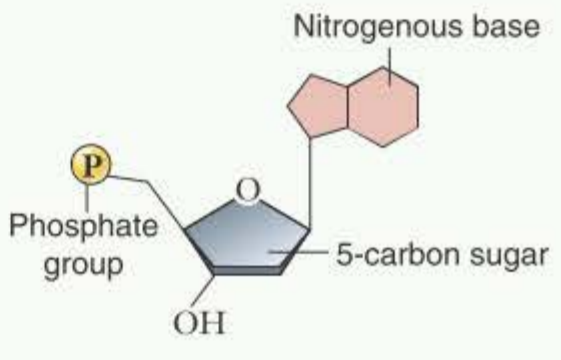
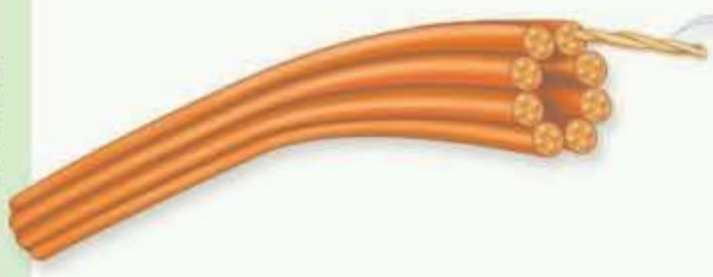
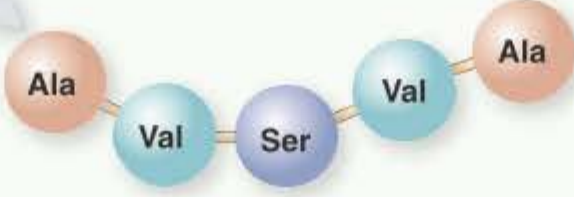
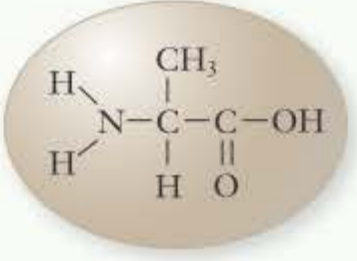
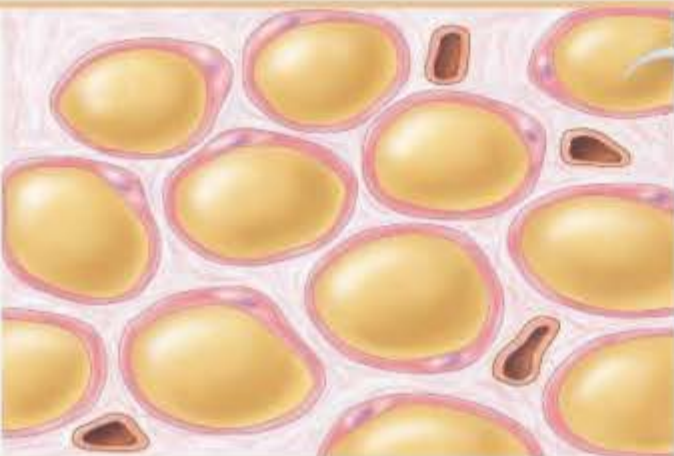
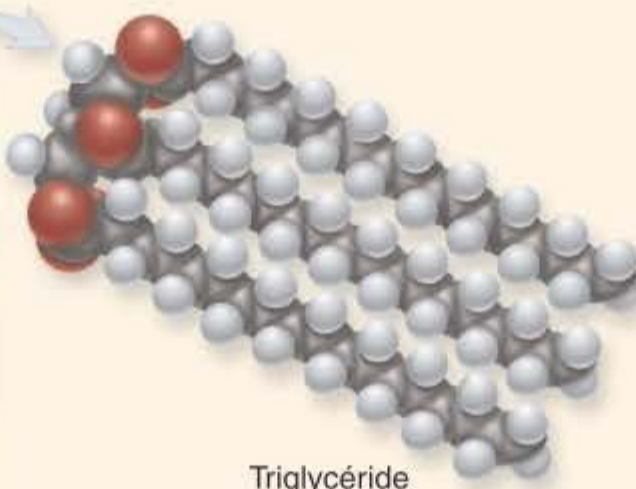
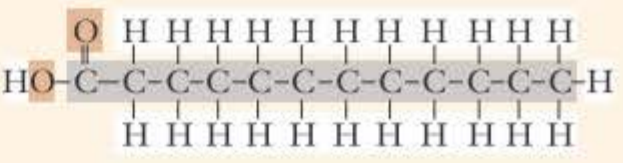
Des molécules organiques possédant la même formule moléculaire peuvent exister sous différentes formes, appelées **isomères**. Si la différence porte sur la structure du squelette carboné, on parle d'*isomères de structure*. On verra (section 3.2) que le glucose et le fructose sont des isomères de structure de formule C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>. D'autres isomères, appelés *stéréo-isomères*, ont le même squelette carboné mais diffèrent entre eux par la manière dont leurs groupes fonctionnels sont disposés spatialement.

Les enzymes ne reconnaissent généralement qu'un seul stéréo-isomère. Certains stéréo-isomères, appelés *énantiomères*, sont des images spéculaires l'un de l'autre. Une molécule pouvant exister sous deux des versions spéculaires est dite *chirale*. Une telle asymétrie est inhérente aux molécules contenant un carbone lié à quatre groupes différents (figure 3.3).

Les composés chiraux sont caractérisés par leur effet sur la lumière polarisée. Celle-ci se propage dans un plan, que les molécules chirales détournent soit vers la droite soit vers la gauche. Les deux formes chirales sont dites *D* (pour dextrogyre) et *L* (pour lévogyre). En général les organismes ne produisent qu'un seul des deux énantiomères d'une molécule. C'est ainsi que dans la plupart des organismes les sucres sont *D* et les acides aminés sont *L*.



**Figure 3.3** Molécules chirales. Lorsque le carbone est associé à quatre groupes différents la molécule qui en résulte est dite chirale (du grec *cheir*, main). Une molécule chirale peut exister sous forme de deux stéréo-isomères, images spéculaires l'une de l'autre. Les deux molécules illustrées possèdent les quatre mêmes groupes mais elles ne peuvent se superposer, au même titre que nos deux mains. Ces types de stéréo-isomères sont dénommés *énantiomères*.

	Structure	Polymère	Monomère
Glucide	 Chloroplaste	 Amidon	 Monosaccharide
Acide nucléique	 Chromosome	 ADN	 Nucléotide
Protéine	 Ffilament intermédiaire	 Polypeptide	 Acide aminé
Lipide	 Adipocytes	 Triglycéride	 Acide gras

**Figure 3.4 Polymères.** Les quatre principales familles de macromolécules biologiques sont illustrées. Polysaccharides, acides nucléiques et protéines sont des polymères dont les monomères sont illustrés ci-dessus. Quant aux lipides, ils ne se conforment pas à cette relation simple polymère-monomère : le triglycéride illustré est constitué de glycérol et d'acides gras. Les quatre types de macromolécules sont présentés dans leur contexte cellulaire.

TABLEAU 3.1		Macromolécules	
Macromolécules	Sous-unité	Fonction	Exemple
<b>GLUCIDES</b>			
Amidon, glycogène	Glucose	Stockage d'énergie	Pommes de terre
Cellulose	Glucose	Support structural de parois cellulaires des plantes	Papier, fils de céleri
Chitine	Glucose modifié	Support structural	Carapace de crabe
<b>ACIDES NUCLÉIQUES</b>			
DNA	Nucléotides	Codage des gènes	Chromosomes
RNA	Nucléotides	Nécessaire à l'expression des gènes	ARN messager
<b>PROTÉINES</b>			
De fonction	Acides aminés	Catalyse; transport	Hémoglobine
De structure	Acides aminés	Support	Cheveux; soie
<b>LIPIDES</b>			
Triglycérides	Glycérol et trois acides gras	Stockage d'énergie	Beurre; huile d'olive
Phospholipides	Glycérol, deux acides gras, phosphate, groupes R polaires	Membranes	Phosphatidylcholine
Prostaglandines	Cycles à cinq carbones avec deux queues apolaires	Messagers chimiques	Prostaglandine
Stéroïdes	Quatre cycles carbonés accolés	Membranes; hormones	Cholestérol; oestrogène
Terpènes	Longues chaînes carbonées	Pigments; défense	Carotène; latex

## Les macromolécules biologiques incluent les glucides, les acides nucléiques, les protéines et les lipides

Souvenons-nous que les macromolécules biologiques sont traditionnellement classées en glucides, acides nucléiques, protéines et lipides (tableau 3.1). Nombre d'entre ces molécules sont des polymères. Un **polymère** est une longue molécule produite par liaisons d'un grand nombre de **monomères**, petites sous-unités chimiques similaires. On peut les comparer aux wagons formant un train. Les monomères utilisés déterminent la nature des polymères produits par leur association. En voici quelques exemples : les glucides complexes tels que l'amidon sont des polymères formés de sucres simples sous leur forme cyclique ; les acides nucléiques (ADN et ARN) sont des polymères de nucléotides et les protéines sont des polymères d'acides aminés (figure 3.4). Ces longues chaînes sont synthétisées par des réactions chimiques entre les monomères, dites de *déshydratation* et rompues par des réactions dites d'*hydrolyse*. Les lipides sont également des macromolécules, mais ils ne présentent pas la même relation monomère-polymère. La majorité des lipides sont produits par des réactions de déshydratation liant des acides gras à du glycérol.

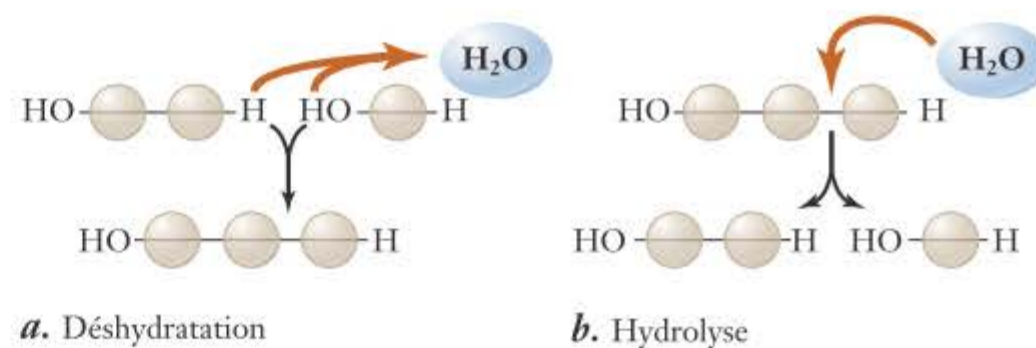
### La réaction de déshydratation

Bien que les principaux polymères soient constitués de monomères très différents, leur mode de synthèse est très semblable : pour former un lien covalent entre deux monomères, un groupe —OH est extrait de l'un, un atome d'H de l'autre (figure 3.5a). C'est cette réaction qui lie les nucléotides entre eux lors de la synthèse de l'ADN, ou les molécules de glucose pour former de l'amidon, ou encore les acides gras au glycérol pour donner des lipides. Cette réaction de condensation est appelée **réaction de déshydratation**, puisque l'élimination de —OH et de —H revient à l'élimination d'une molécule d'eau (H<sub>2</sub>O). Pour chaque monomère ajouté une molécule d'eau est libérée. Cette réaction biochimique,

comme d'autres, requiert que les réactifs soient disposés et orientés précisément l'un par rapport à l'autre et que les liaisons chimiques impliquées y soient rompues après avoir été déstabilisées. Ce sont des enzymes qui contrôlent ce processus de positionnement et de déstabilisation, dénommé *catalyse*.

### La réaction d'hydrolyse

La décomposition des polymères en leurs monomères est effectuée dans les cellules par une réaction inverse de la déshydratation : une molécule d'eau y est incorporée au lieu d'être éliminée (figure 3.5b). Dans cette réaction, appelée **hydrolyse**, un atome d'hydrogène est fixé à une fraction du polymère et un groupe hydroxyle à l'autre, en rompant la liaison covalente qui reliait les deux. Lorsque nous mangeons une pomme de terre, qui contient de l'amidon comme on le verra plus loin (voir section 3.2), notre organisme dissocie cet amidon, par hydrolyse, en ses unités constituées de glucose. Cet amidon avait été initialement synthétisé dans la plante par des réactions de déshydratation.



**Figure 3.5 Synthèse et décomposition de macromolécules.**

**a.** Les macromolécules biologiques sont des polymères de monomères liés entre eux par réaction de déshydratation ; celle-ci libère une molécule d'eau par monomère ajouté. **b.** La rupture de la liaison entre sous-unités est réalisée par hydrolyse, réaction inverse de la déshydratation, impliquant l'addition d'une molécule d'eau.

### Synthèse 3.1

Les groupes fonctionnels rendent compte des propriétés chimiques des diverses molécules organiques. Les isomères sont des composés ayant une même formule empirique mais des structures différentes, qui affectent leur fonction. Les macromolécules sont des polymères formés de longues chaînes de sous-unités semblables, associées par des réactions de déshydratation ; la dissociation de ces polymères est réalisée par des réactions d'hydrolyse.

■ Quelle est la relation entre déshydratation et hydrolyse ?

## 3.2 Les glucides, matériaux de structure et molécules de stockage d'énergie

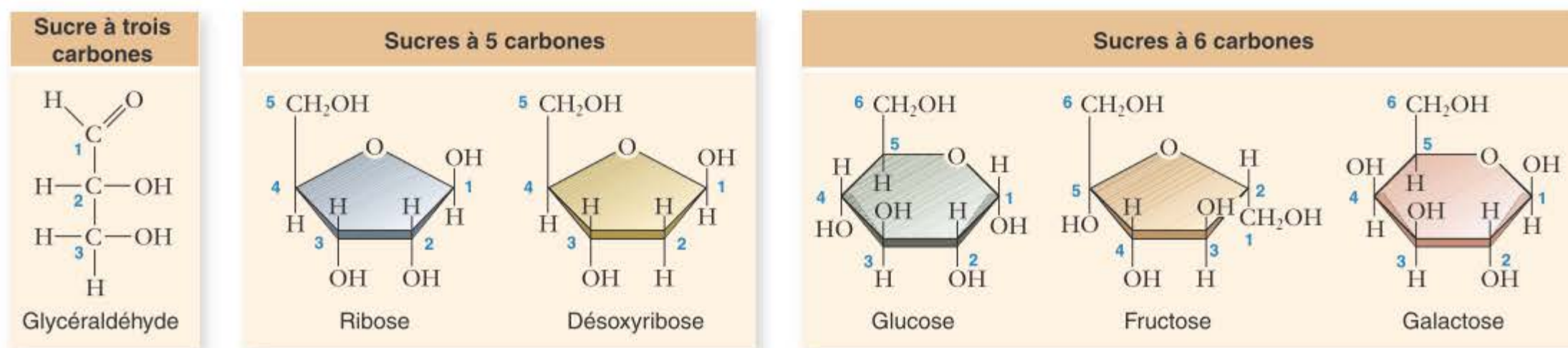
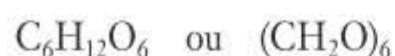
### Objectifs

1. Décrire la structure des monosaccharides formés de 3 à 6 carbones
2. Relier la structure des polysaccharides à leurs fonctions

### Les monosaccharides sont des sucres simples

Les **glucides** sont un groupe de molécules défini de manière imprécise ; ils sont tous formés de carbone, d'hydrogène et d'oxygène. Leur formule générale est  $C_m(H_2O)_n$  où  $m \geq n$ . Compte tenu du grand nombre de liaisons carbone – hydrogène (C—H), dont l'oxydation libère l'énergie, les glucides sont bien adaptés au stockage d'énergie. Les glucides, qui existent sous diverses formes, font partie des principales molécules de réserve énergétique.

Les glucides les plus simples sont les **monosaccharides**. Les plus petits d'entre eux ne comportent que trois atomes de carbone mais les plus importants en tant que réservoirs d'énergie en ont six (figure 3.6) et leur formule moléculaire est :



**Figure 3.6 Monosaccharides.** Les monosaccharides, ou sucres simples, contiennent trois à sept carbones ; ils servent souvent de briques de construction pour former des molécules plus grandes. Le ribose, sucre à cinq carbones, et un dérivé de celui-ci, le désoxyribose, sont des constituants des acides nucléiques (voir figure 3.15). Par convention les carbones sont numérotés (en *bleu*) en partant de l'extrémité la plus oxydée.

Les sucres à six carbones existent sous forme de chaînes ouvertes mais en milieu aqueux ils sont presque toujours cyclisés. Le plus important d'entre eux en tant que réservoir d'énergie est le glucose, qu'on a déjà rencontré dans les exemples de réactions chimiques du chapitre 2. Le glucose contient sept liaisons C—H riches en énergie (figure 3.7). Lorsque le glucose se trouve à l'état cyclique, il peut exister sous deux formes,  $\alpha$  et  $\beta$ , selon l'orientation dans l'espace de son groupe carbonyle (C=O).

### Les monosaccharides se présentent sous diverses formes isomères

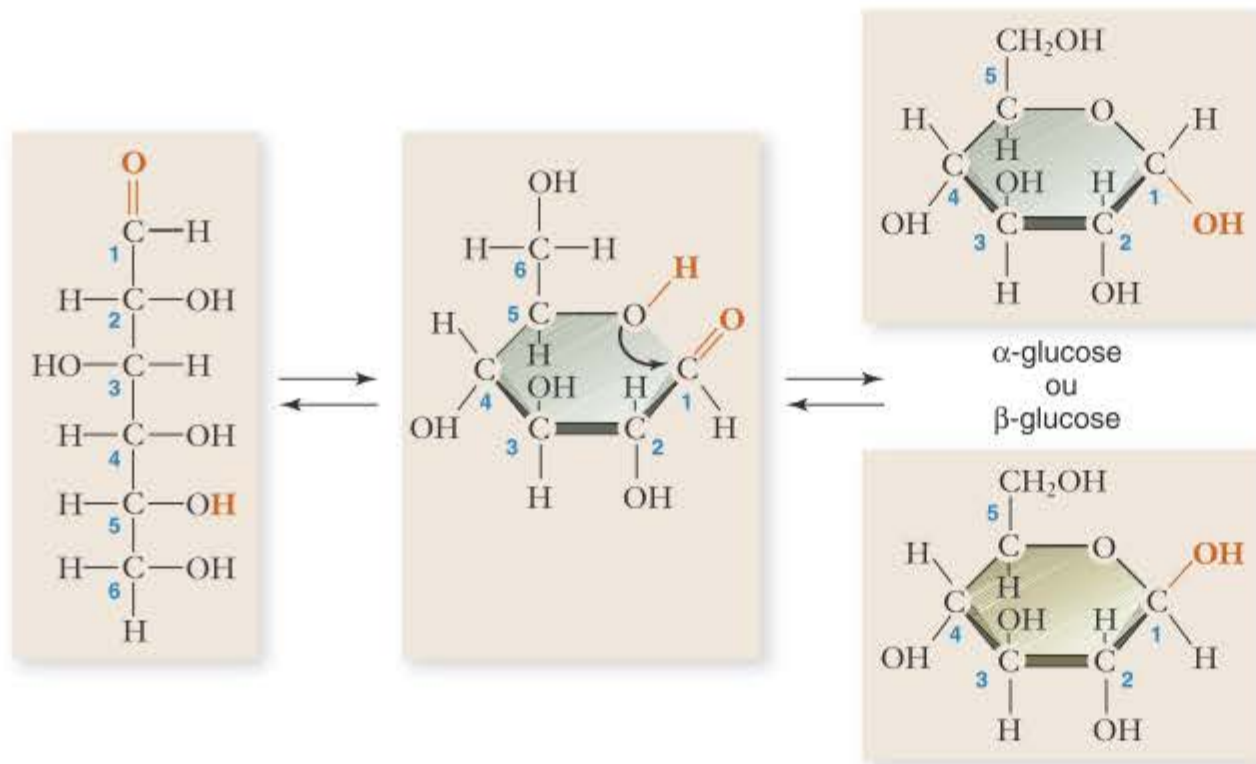
Le sucre de formule  $C_6H_{12}O_6$  n'est pas représenté que par le glucose dans la nature. Il peut se présenter sous plusieurs formes d'isomères de structure et de stéréo-isomères. Le fructose est un isomère de structure qui diffère du glucose par la position de son groupe carbonyle (C=O) ; le galactose est un stéréo-isomère caractérisé par la position des groupes —OH et —H par rapport au cycle (figure 3.8). Ces différences entre isomères rendent souvent compte de différences substantielles de leurs fonctions. Nos papilles gustatives sont capables de les discerner : la saveur du fructose par exemple est beaucoup plus sucrée que celle du glucose, alors que ces deux sucres ont exactement la même composition chimique. Les enzymes qui agissent sur ces sucres peuvent distinguer les divers isomères de structure et stéréo-isomères de ce squelette à six carbones. Les différents stéréo-isomères du glucose ont un rôle important en tant que monomères dans la constitution de plusieurs polymères, comme on le verra dans la suite de cette section.

### Les disaccharides servent de molécules de transport dans les plantes et d'aliments pour les animaux

La plupart des organismes effectuent des transports internes de glucides. Dans le corps humain c'est sous forme de glucose qu'ils circulent dans le sang. Dans les plantes et divers autres organismes par contre le glucose est préalablement converti en une autre forme de sucre, moins facilement métabolisée durant le transport.

C'est souvent sous forme de **disaccharides**, formés par liaison de deux monosaccharides, que le transport a lieu ; ceux-ci constituent des réserves efficaces de glucose car les enzymes qui utilisent normalement le glucose sont incapables de rompre la liaison entre les deux sous-unités du disaccharide. Les enzymes responsables de cette opération ne sont présents que dans les tissus où le glucose doit être utilisé.

Le type de disaccharide chargé du transport est déterminé par le type de monosaccharide disponible. Le glucose peut former des

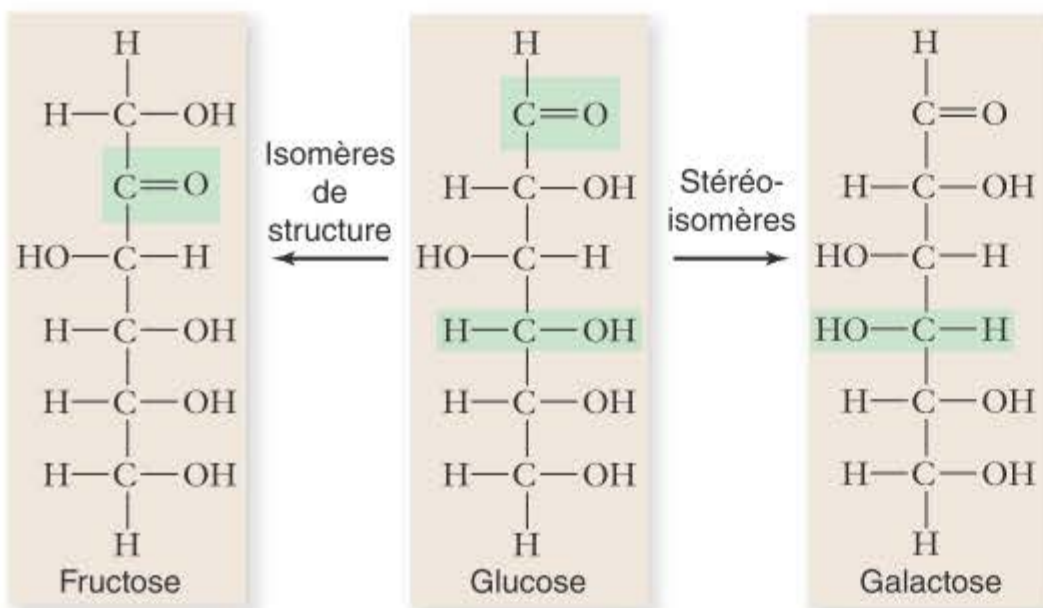


**Figure 3.7 Structure du glucose.** Le glucose est une molécule linéaire à six carbones qui, en solution aqueuse, se cyclise en formant un cycle à six pièces. La cyclisation se fait d'une façon telle qu'il peut en résulter deux isomères :  $\alpha$ -glucose et  $\beta$ -glucose ; ceux-ci ne diffèrent que par la position du groupe  $\text{—OH}$  du carbone 1. On peut représenter le cycle de plusieurs manières : les représentations figurées ici sont les plus habituelles, avec les carbones numérotés (en bleu) suivant un système conventionnel, ce qui permet de comparer facilement les divers isomères. Les traits gras représentent les portions de la molécule qui sont situées en dehors de la feuille de papier, orientées vers vous (souvenez-vous que ces molécules ont trois dimensions !).

disaccharides de transport en s'associant à lui-même, mais aussi à divers autres monosaccharides, parmi lesquels le fructose et le galactose. En s'associant au fructose, un isomère de structure, il forme le *saccharose*, ou sucre de table (figure 3.9a). Le saccharose est la forme de transport du glucose la plus habituelle dans les plantes et le sucre le plus souvent consommé par l'homme et d'autres animaux. La canne à sucre et la betterave sucrière sont particulièrement riches en saccharose.

Le disaccharide résultant de la condensation du glucose et de son stéréo-isomère galactose est le *lactose* ou sucre du lait, utilisé par les mammifères pour alimenter leur progéniture en énergie. Les adultes ne disposent souvent que de quantités réduites de lactase, l'enzyme nécessaire à la transformation du lactose en ses deux monomères ; leur métabolisation du lactose est dès lors peu efficace et il peut en résulter une intolérance au lactose chez les humains. L'essentiel de l'énergie transportée sous forme de lactose chez les mammifères est donc destinée à la progéniture.

### Certains polysaccharides servent au stockage d'énergie ; d'autres sont des composants de structures



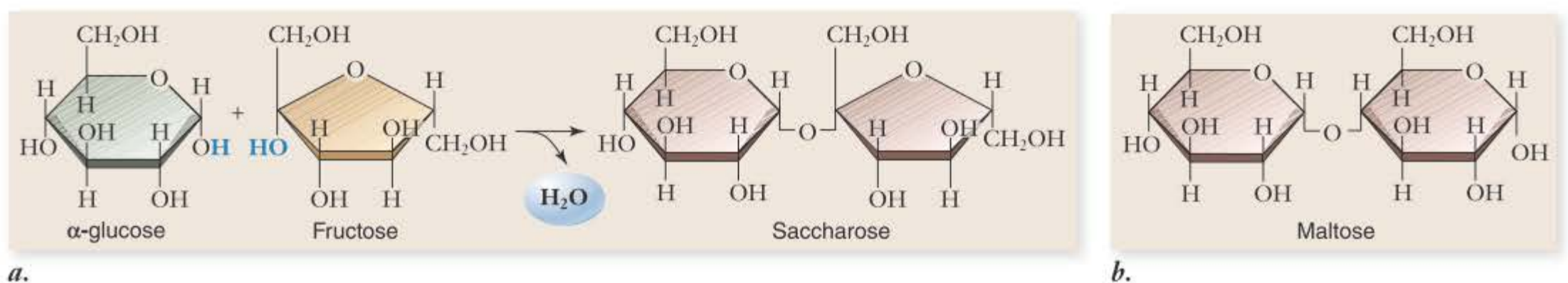
**Figure 3.8 Isomères de structure et stéréo-isomères.** Le glucose, le fructose et le galactose sont des isomères de formule moléculaire  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ . Les isomères de structure, tels que le glucose et le fructose, possèdent les mêmes groupes latéraux mais portés sur des carbones différents ; il faut remarquer que la cyclisation donne, selon les cas, un cycle à six ou à cinq pièces (voir figure 3.6). Dans les stéréo-isomères, tels que le glucose et le galactose, les groupes latéraux sont portés par les mêmes carbones mais selon des orientations différentes (le groupe  $\text{—OH}$  sur le carbone 4).

Les **polysaccharides** sont de longs polymères de monosaccharides liés entre eux par réactions de déshydratation. L'**amidon**, un polysaccharide de réserve, et la **cellulose**, un polysaccharide de structure, sont tous deux constitués de longues chaînes de glucose, mais pour l'amidon c'est l' $\alpha$ -glucose qui sert de monomère, pour la cellulose c'est le  $\beta$ -glucose. Les liaisons formant l'amidon sont dites liaisons  $\alpha$ , celles formant la cellulose, liaisons  $\beta$ .

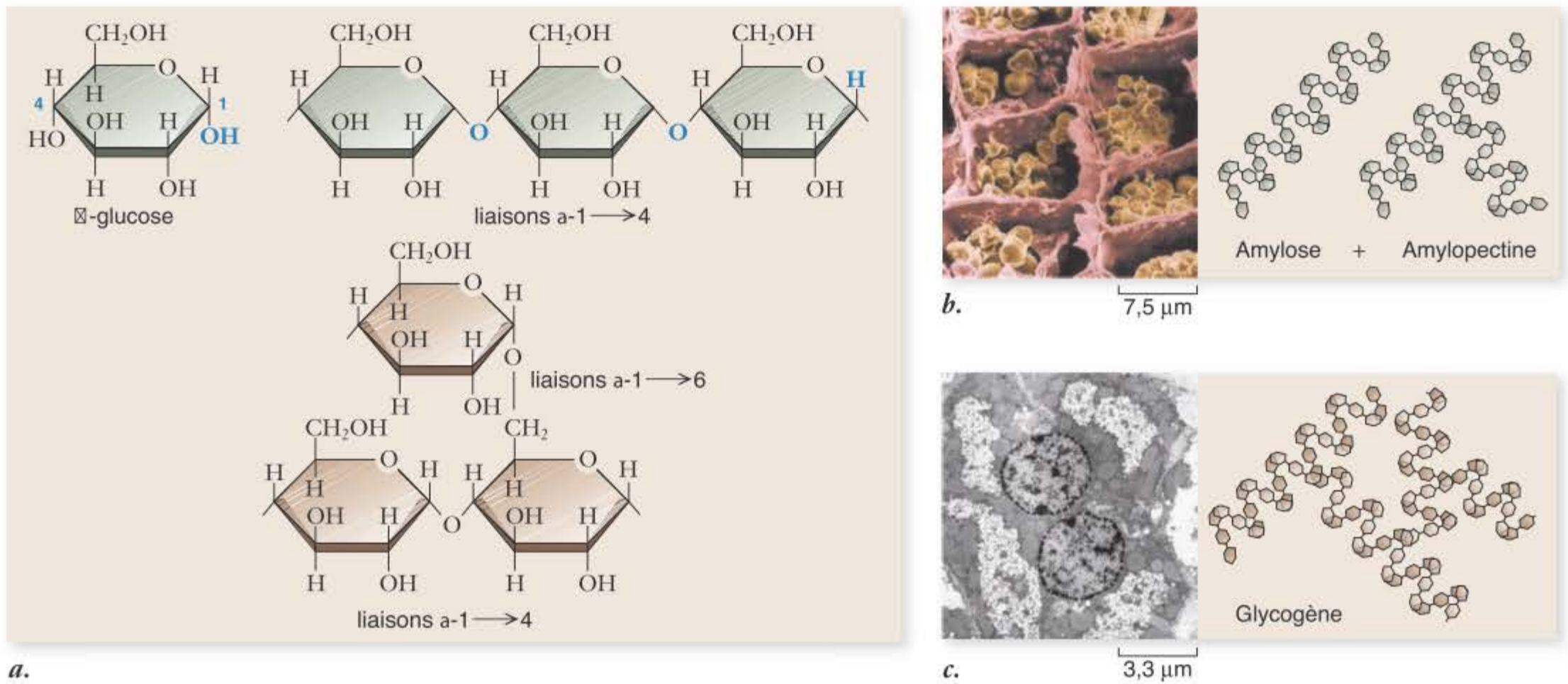
#### L'amidon et le glycogène

Les organismes mettent en réserve l'énergie métabolique contenue dans les monosaccharides en convertissant ceux-ci en polysaccharides, insolubles, qui sont stockés dans des sites spécifiques. La synthèse de ces longs polymères insolubles s'effectue par des réactions de déshydratation successives ajoutant chaque fois un monomère à la chaîne. Les polysaccharides de stockage d'énergie produits par les plantes à partir de glucose sont appelés *amidon*.

L'amidon se présente sous deux formes. Celle dont la structure est la plus simple est l'*amylose*, composé de plusieurs centaines de molécules d' $\alpha$ -glucose liées en un polymère non ramifié. Les liaisons entre monomères se font entre le carbone 1 (C-1) d'un glucose et le C-4 du suivant ; on parle de liaisons  $\alpha$ -(1 $\rightarrow$ 4)(figure 3.10a). Ces longues chaînes



**Figure 3.9 Mécanisme de formation des disaccharides.** Certains disaccharides sont utilisés comme transporteurs du glucose d'une région à l'autre de l'organisme ; le saccharose (a), présent en grande quantité dans la canne à sucre, en est un exemple. Un autre disaccharide, le maltose (b), est produit lors de l'hydrolyse partielle de l'amidon de certaines graines.



**Figure 3.10 Polymères du glucose: l'amidon et le glycogène.** *a.* L'amidon est un polymère de molécules d' $\alpha$ -glucose liées par liaisons glycosidiques  $\alpha$ -(1 $\rightarrow$ 4) ; dans certains cas se forment de plus des liaisons  $\alpha$ -(1 $\rightarrow$ 6). *b.* L'amidon, produit par les plantes, est insoluble dans l'eau ; il est composé d'amylose, linéaire, et d'amylopectine, ramifiée ; les grains d'amidon des cellules végétales sont constitués d'un mélange des deux formes. *c.* Le glycogène, plus ramifié que l'amylopectine et insoluble comme elle, se trouve dans des cellules animales sous forme de granules.

d'amylose se disposent spontanément en spirale dans l'eau, ce qui les rend insolubles. L'amidon de pomme de terre est constitué d'amylose à raison d'environ 20 %.

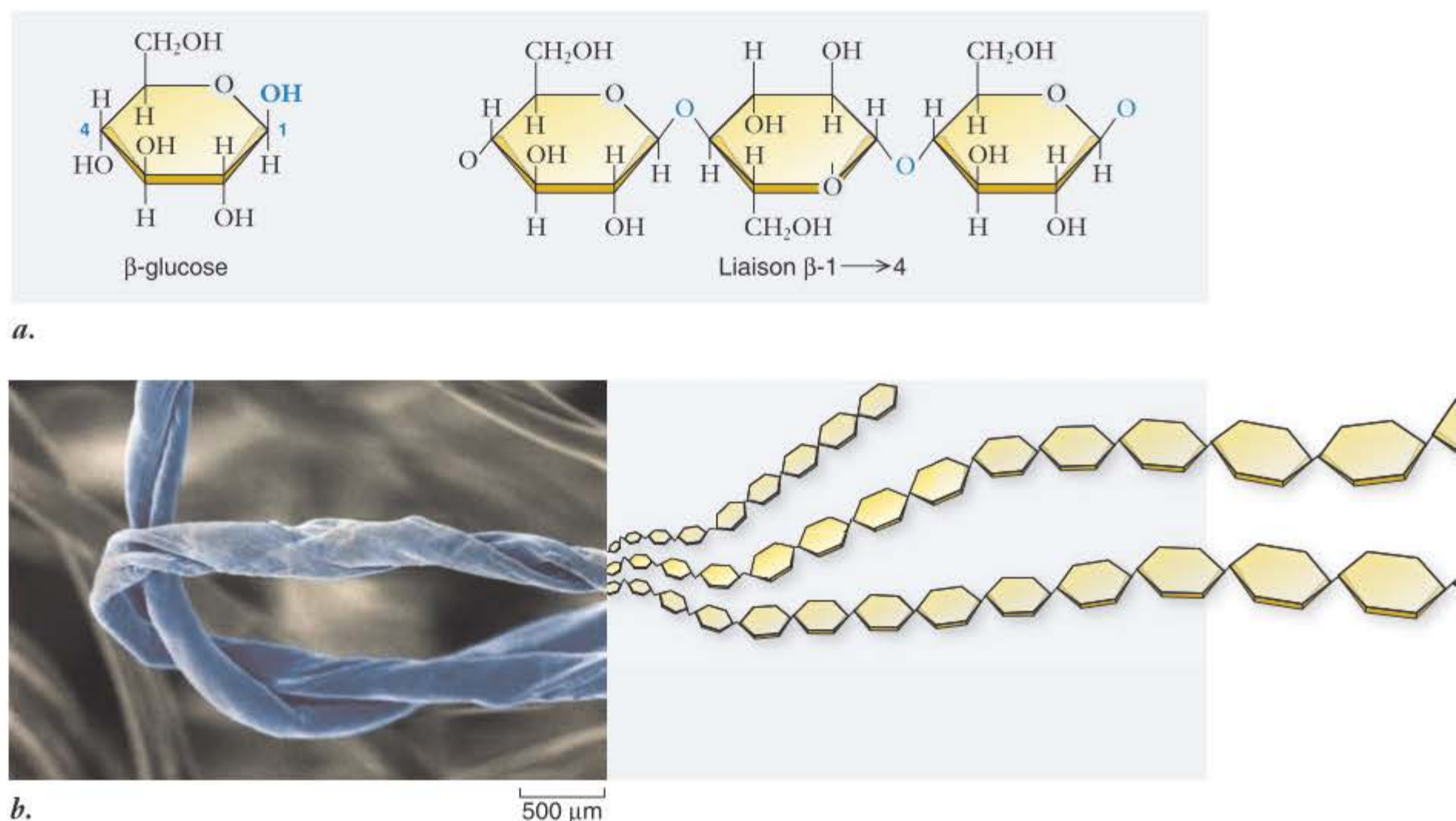
La majeure partie de l'amidon (80 % dans le cas de la pomme de terre) est constituée d'*amylopectine*, une variante de l'amylose caractérisée par des ramifications, dues à des liaisons entre le C-1 d'une molécule et le C-6 d'une autre [liaisons  $\alpha$ -(1 $\rightarrow$ 6)]. Ces ramifications sont situées à intervalles de 20 à 30 sous-unités de glucose.

La version animale de l'amidon est le glycogène. Comme l'amylopectine, le glycogène est un polysaccharide ramifié de glucose, insoluble, mais ici les ramifications sont plus rapprochées et la longueur moyenne du polymère est plus élevée.

### La cellulose

Alors que certains polymères de monosaccharides constituent des réserves d'énergie, d'autres servent de matériaux de structure des cellules. Pour que

**Figure 3.11 Polymères du glucose: la cellulose.** Alors que l'amidon est un polymère d' $\alpha$ -glucose, c'est de  $\beta$ -glucose que sont faites les chaînes de cellulose. *a.* Les liaisons entre molécules de glucose y sont donc  $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 4). *b.* La cellulose est linéaire et forme de longues fibres. Ces fibres sont très fortes et résistantes à la dégradation métabolique, raisons pour lesquelles le bois constitue un bon matériau de construction.



deux molécules de glucose s'associent, il faut qu'elles aient la même forme. La cellulose est un polymère de  $\beta$ -glucose (figure 3.11). Comme pour l'amidon, les liaisons se font entre le C-1 du premier glucose et le C-4 du glucose suivant, mais ici il s'agit de liaisons  $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 4).

Une chaîne de glucose formée entièrement de  $\beta$ -glucose manifeste des propriétés très différentes de celles de l'amidon. Ces longues chaînes non ramifiées forment des fibres résistantes. La cellulose est le composant principal des parois cellulaires végétales (figure 3.11b). Elle est chimiquement similaire à l'amylose, avec une différence importante : les enzymes qui hydrolysent l'amylose, et sont présentes dans la plupart des organismes, ne reconnaissent que les liaisons  $\alpha$  et sont donc incapables de rompre la liaison entre deux molécules de  $\beta$ -glucose.

Le fait que la cellulose ne soit pas facilement dégradée en fait un bon matériau de structure. Certains animaux, comme la vache, sont cependant capables d'utiliser la cellulose par l'intermédiaire de bactéries et de protistes qu'ils abritent dans leur tractus digestif. Ces organismes possèdent les enzymes nécessaires à la rupture des liaisons  $\beta$ -(1 $\rightarrow$ 4) donnant ainsi accès à une importante source d'énergie.

### La chitine

Le matériau de structure utilisé par les arthropodes et les champignons est un polymère de N-acétylglucosamine, une version modifiée du glucose. En mélange avec certaines protéines, la chitine constitue un matériau de surface dur et résistant qui sert de squelette externe aux arthropodes tels que les insectes et les crustacés (figure 3.12 ; voir chapitre 34). Peu d'organismes sont capables de digérer la chitine, mais la plupart possèdent l'enzyme chitinase, probablement pour se protéger des champignons.

### Synthèse 3.2

Les monosaccharides possèdent de trois à six atomes de carbone, parfois plus, généralement cyclisés. Les disaccharides sont formés de deux monosaccharides associés. Les polysaccharides sont de longues chaînes de monosaccharides. Les différences de structure entre les isomères des sucres entraînent des différences de leurs fonctions. L'amidon (amylose et amylopectine), polymère non ramifié ou ramifié de l' $\alpha$ -glucose, sert au stockage d'énergie. La cellulose des plantes consiste en chaînes non ramifiées de  $\beta$ -glucose, fort résistantes à la dégradation.

- Comment la structure de l'amidon, du glycogène et de la cellulose affecte-t-elle leur fonction ?



**Figure 3.12 La chitine.** La chitine est le principal constituant structural du squelette externe de nombreux invertébrés, comme ce homard.

## 3.3 Les acides nucléiques, molécules de l'information

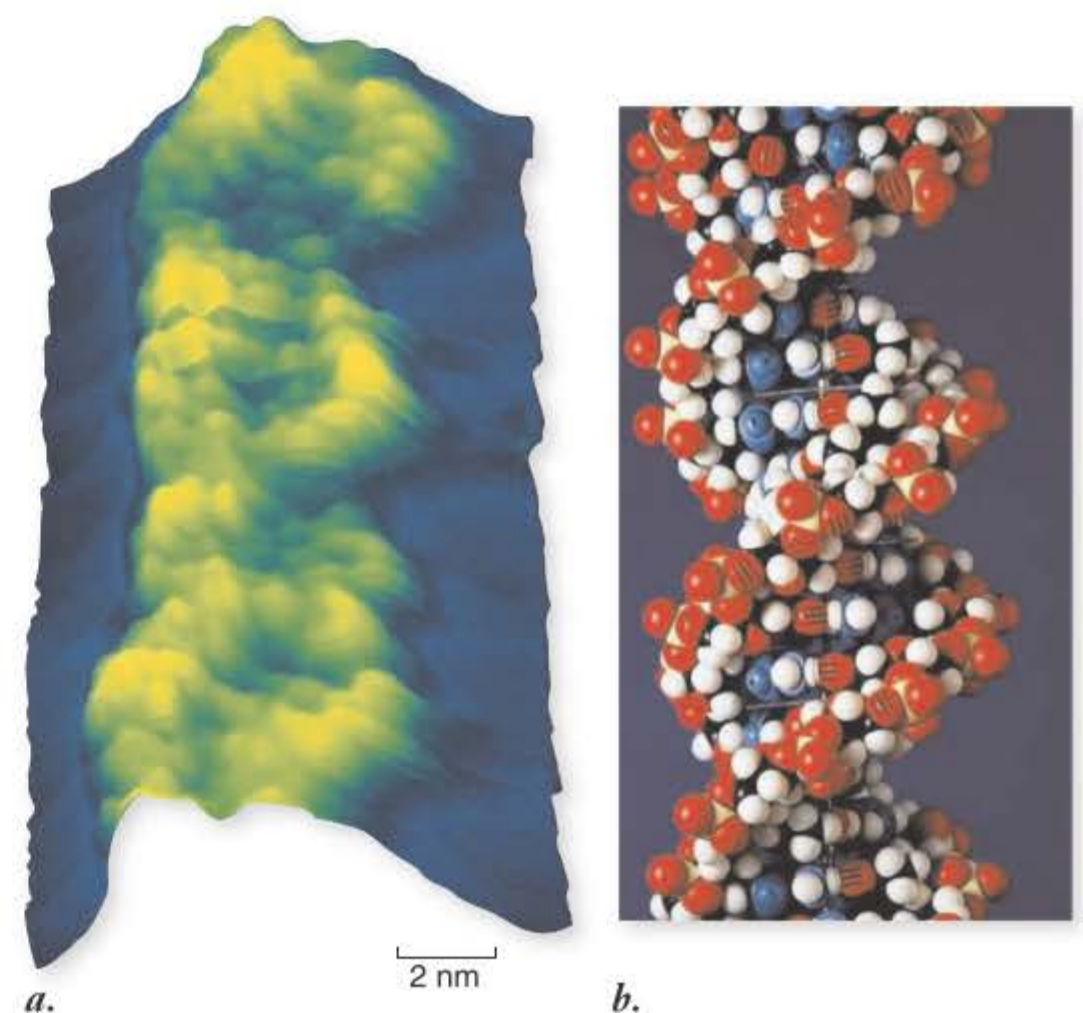
### Objectifs

1. Décrire la structure des nucléotides
2. Comparer les structures de l'ADN et de l'ARN
3. Décrire les fonctions de l'ADN et de l'ARN
4. Faire connaissance d'autres nucléotides, impliqués dans le métabolisme énergétique

L'activité biochimique des cellules dépend de la production d'un grand nombre de protéines spécifiques, c'est-à-dire caractérisées par une séquence propre de résidus d'acides aminés. L'information nécessaire pour produire les protéines correctes est transmise d'une génération à l'autre, mais ce ne sont pas les protéines elles-mêmes qui sont transmises.

Ce sont les acides nucléiques qui constituent les dispositifs de stockage de l'information des cellules, au même titre que ce sont les disques durs qui stockent l'information dans un ordinateur, ou les cartes routières qui fournissent l'information nécessaire au voyageur. Il y a deux variétés d'acides nucléiques : l'**acide désoxyribonucléique (ADN)**, figure 3.13) et l'**acide ribonucléique (ARN)**.

L'information génétique d'une cellule est stockée dans son ADN, dont des copies de courte durée de vie sont produites sous forme d'ARN. C'est cet ARN qui dirigera la synthèse des protéines lors du processus d'expression des gènes, comme décrit en détail au chapitre 15. Le caractère remarquable des molécules d'ADN, unique parmi les macromolécules, est qu'elles peuvent servir de modèles pour produire des copies



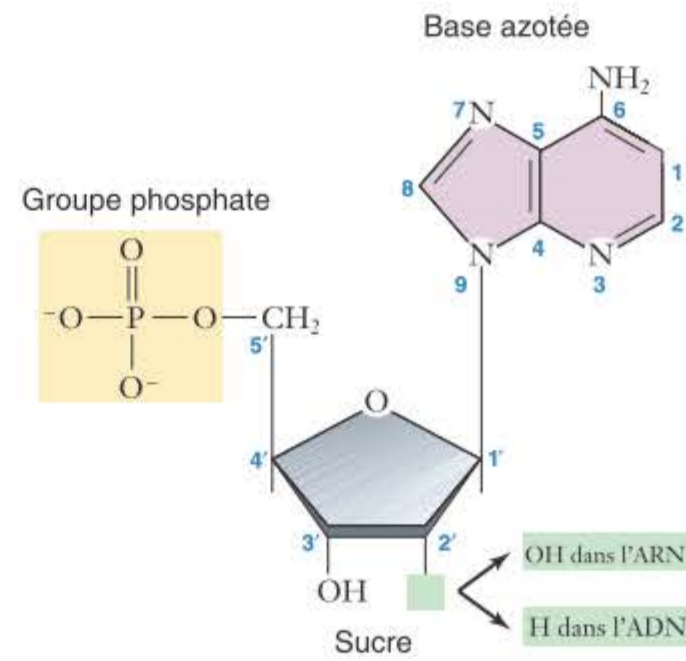
**Figure 3.13 Images d'ADN.** a. Micrographie d'ADN en microscopie à effet tunnel (fausse couleur; 2 000 000 $\times$ ) figurant environ trois tours de double hélice. b. Modèle compact correspondant.

précises d'elles-mêmes, ce qui permet à l'information génétique caractérisant un organisme d'être conservée lors des divisions cellulaires et de la reproduction des organismes. L'ADN, situé principalement dans le noyau de la cellule, contient l'information génétique nécessaire à la production d'organismes spécifiques.

Le rôle de l'ARN dans les cellules est bien plus complexe que celui de l'ADN : l'ARN transporte l'information et est un des composants de l'organite responsable de la synthèse des protéines ; des travaux récents indiquent en outre qu'il est impliqué dans le contrôle de l'expression des gènes. La forme d'ARN servant au transfert de l'information, appelée **ARN messager (ARN<sub>m</sub>)** consiste en une transcription d'un simple brin d'une portion d'ADN. Cette copie sert de plan spécifiant une séquence précise d'acides aminés pour la synthèse d'une protéine. Le mécanisme de ce processus sera décrit en détail au chapitre 15.

## Les acides nucléiques sont des polymères de nucléotides

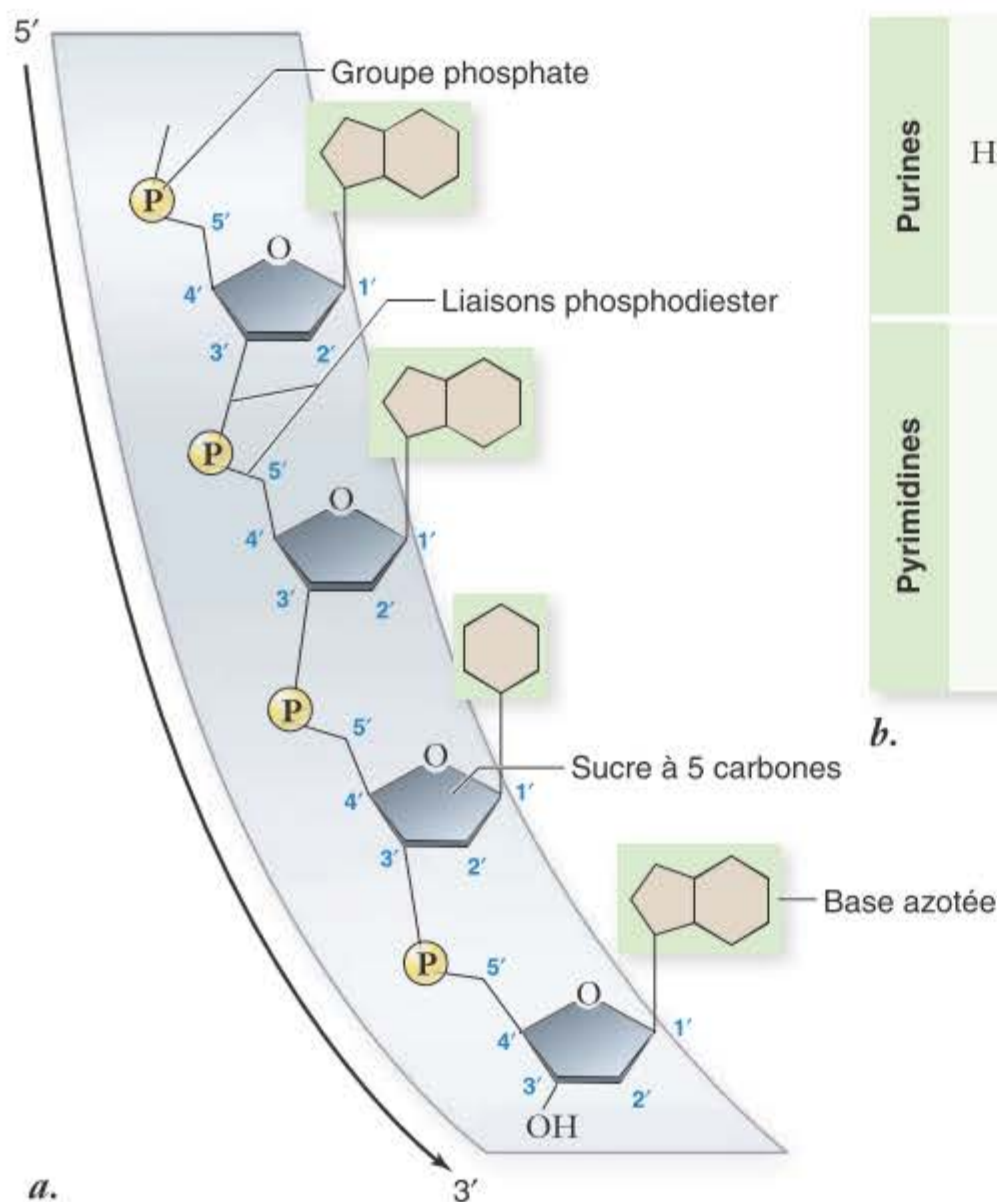
Les acides nucléiques sont de longs polymères de **nucléotides**. Chaque nucléotide est constitué d'un pentose, sucre à cinq carbones (ribose dans l'ARN, désoxyribose dans l'ADN), d'un groupe phosphate ( $-\text{PO}_4^-$ ) et d'une base organique azotée (figure 3.14). Les nucléotides peuvent se polymériser par liaison du phosphate de l'un à un groupe hydroxyle du sucre d'un autre dans une réaction de déshydratation. Il en résulte une liaison *phosphodiester* reliant deux sucres par un phosphate. Un **acide nucléique** est donc une chaîne de sucres à cinq carbones liés entre eux par des liaisons phosphodiester et portant une base organique azotée sur chacun des sucres. (figure 3.15a). Ces chaînes de nucléotides, ou *polynucléotides*, possèdent une polarité, c'est-à-dire qu'ils présentent deux extrémités différentes : un phosphate d'un côté, et, l'hydroxyle d'un sucre de l'autre. Il est convenu de nommer ces extrémités respectivement 5' et 3'



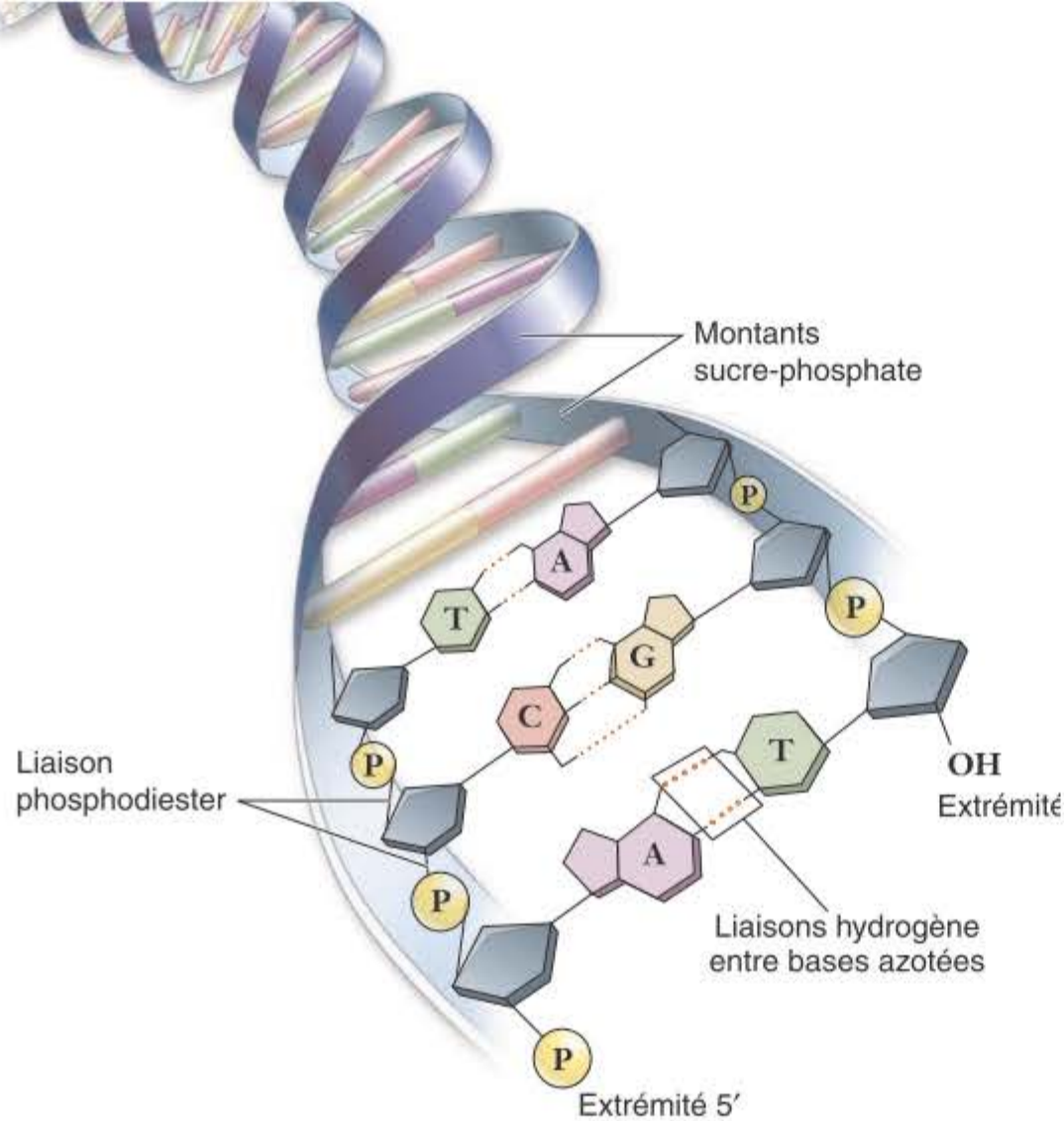
**Figure 3.14** Structure d'un nucléotide. Les nucléotides, sous-unités de l'ADN et de l'ARN, sont composés de trois éléments : un sucre à cinq carbones (ribose ou désoxyribose), une base organique azotée (représentée par l'adénine sur la figure) et un groupe phosphate. On notera que toutes les numérotations sur le sucre sont suivies d'une apostrophe (1', 2'...) pour les distinguer de la numérotation sur les cycles des bases.

(figure 3.15a), en référence à la numérotation des atomes de carbone des riboses en bout de chaîne (comme décrit à la section 14.2).

On trouve cinq types de bases azotées dans les nucléotides (3.15b). Deux d'entre elles sont de grandes molécules à deux cycles, appelées *purines*, présentes dans l'ADN et l'ARN ; les deux purines sont l'adénine (A) et la guanine (G). Les trois autres bases, appelées *pyrimidines*, ne comportent qu'un cycle ; il s'agit de la cytosine (C) constituante de l'ADN et de l'ARN, de la thymine (T), propre à l'ADN et de l'uracile (U), propre à l'ARN.



**Figure 3.15** Structure d'un acide nucléique et de ses bases organiques azotées. (a.) Les nucléotides des acides nucléiques sont liés entre eux par l'intermédiaire de liaisons phosphodiester, formées entre le phosphate d'un nucléotide et le sucre du nucléotide suivant ; on parle du squelette sucre-phosphate. Les bases organiques sont rejetées sur le côté de ce squelette. Les deux extrémités de celui-ci sont respectivement dénommées 5' phosphate et 3' hydroxyle (correspondant aux numérotations des sucres). (b.) Les bases azotées organiques sont de deux types, purine et pyrimidine. Thymine et uracile interviennent respectivement dans l'ADN et dans l'ARN.



**Figure 3.16 Structure de l'ADN.** L'ADN est constitué de deux chaînes de polynucléotides disposées antiparallèlement et enroulées autour d'un même axe. C'est par la formation de liaisons hydrogène (pointillés) entre bases organiques, appelée appariement de bases, que les deux brins du duplex d'ADN sont associés en une double hélice.

### L'ADN stocke l'information génétique

C'est sous forme de séquences de nucléotides dans leur ADN que les organismes codent l'information spécifiant les séquences des acides aminés de leurs protéines. Cette méthode d'encodage est très proche de celle utilisée pour transmettre une information par un texte constitué d'une série de lettres. Alors qu'en français une phrase est constituée d'une combinaison, dans un ordre défini, de 26 lettres, le message de l'ADN, lui, ne comporte que quatre lettres, les quatre nucléotides, disposés selon des suites définies telles que CGCTTACG.

L'ADN se présente en chaînes doubles, formées de deux molécules s'enroulant linéairement l'une autour de l'autre ; chez les eucaryotes la double chaîne est disposée linéairement, tandis que chez la plupart des procaryotes elle est circulaire. Les deux brins d'ADN sont disposés comme les rampes gauche et droite d'un escalier en colimaçon ; cette conformation est dénommée **double hélice**. Chaque marche de l'escalier est représentée par une paire de bases, la base appartenant à une des hélices s'appariant par des liaisons hydrogène avec une base de l'autre hélice qui lui fait face (figure 3.16).

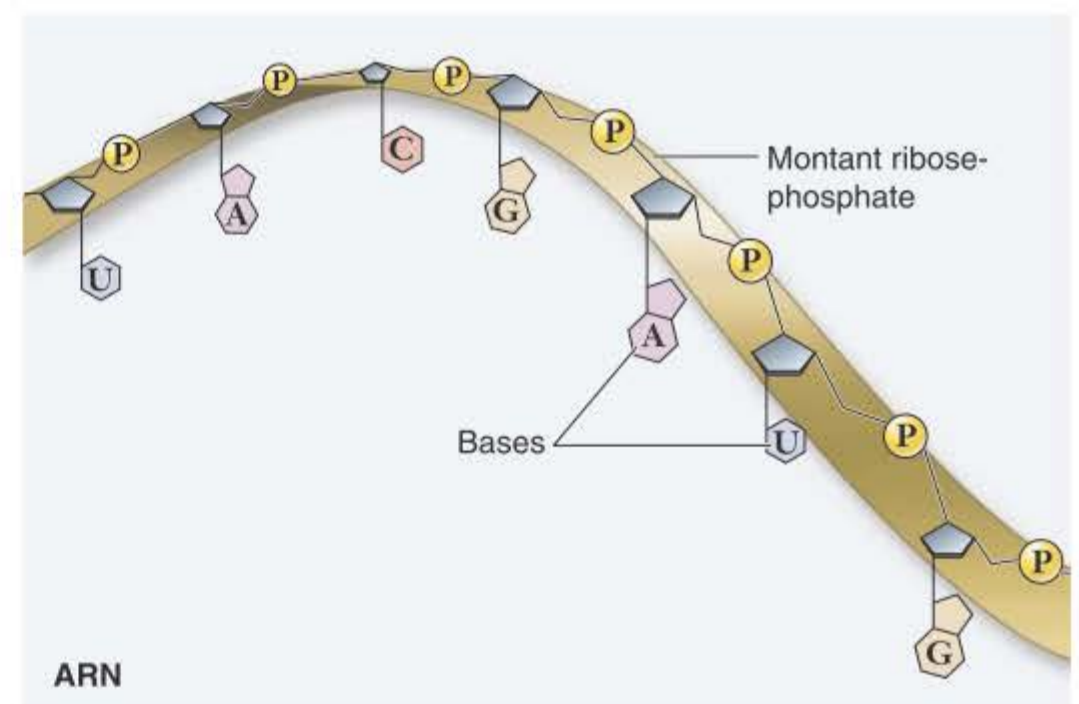
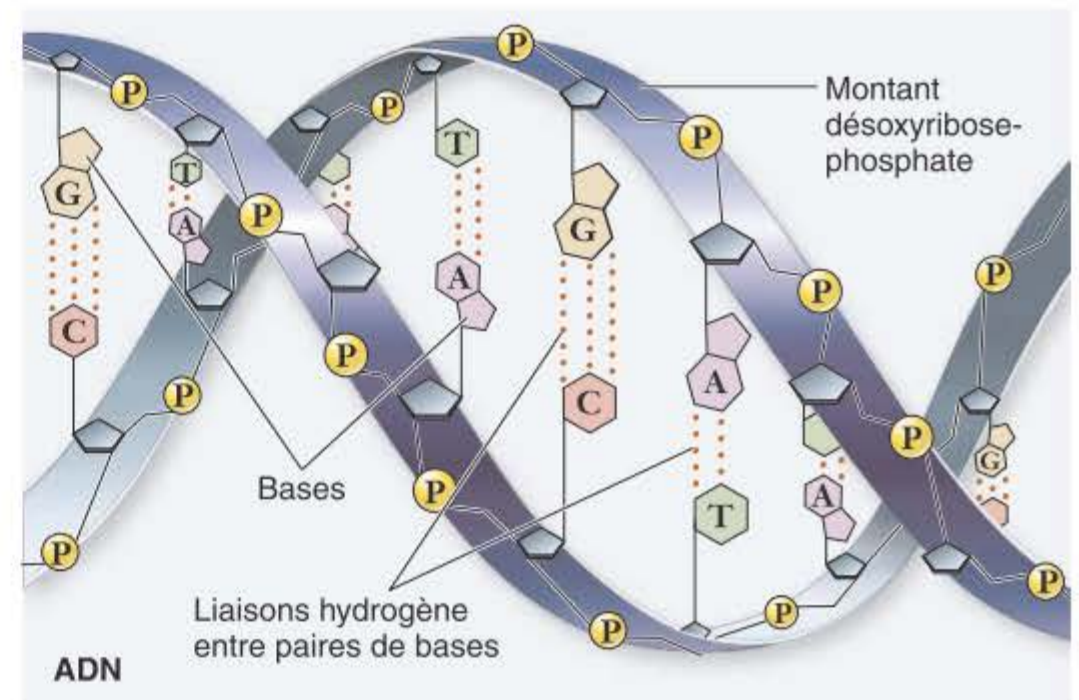
La règle d'appariement résulte des configurations les plus stables des liaisons hydrogène entre bases : l'adénine s'associe avec la thymine (dans l'ADN) ou avec l'uracile (dans l'ARN), tandis que la cytosine s'associe avec la guanine. On dit des bases qui s'apparient qu'elles sont **complémentaires**. On décrira plus en détail, aux chapitres 14 et 15, la structure de l'ADN et ses relations avec l'ARN lors de la synthèse des protéines.

Dans les organismes eucaryotes, l'ADN forme des complexes avec des protéines, donnant ainsi naissance à une structure appelée chromosome. Cette structure d'ordre supérieur affecte la fonction de l'ADN dans le contrôle de l'expression des gènes (voir chapitre 16).

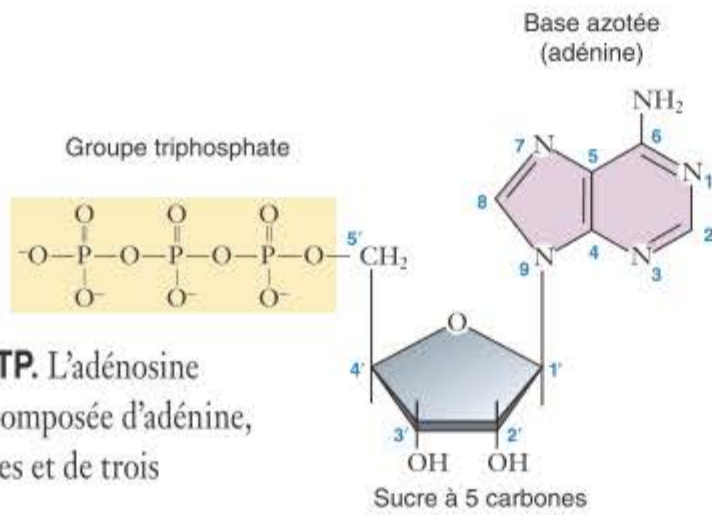
### L'ARN a plusieurs fonctions dans la cellule

L'ARN est similaire à l'ADN mis à part deux différences chimiques majeures. D'un côté les nucléotides de l'ARN sont composés du sucre ribose, dans lequel le carbone 2 est lié à un groupe hydroxyle (dans l'ADN cet hydroxyle est remplacé par un atome d'hydrogène). D'autre part l'ARN utilise l'uracile en place de la thymine ; la thymine ne diffère de l'uracile que par un groupe méthyle ( $-\text{CH}_3$ ) qui remplace un hydrogène.

L'ARN est produit par transcription (copiage) de l'ADN et est habituellement simple brin (figure 3.17). Il exerce diverses fonctions dans la cellule : transfert d'information sous forme d'**ARN messager (ARNm)**, composant des ribosomes sous forme d'**ARN ribosomique (ARNr)** et transfert d'acides aminés sous forme d'**ARN de transfert (ARNt)**. Notre vision de l'ARN a récemment été bouleversée par la découverte d'ARN fonctionnant comme enzymes et de formes d'ARN impliquées dans la régulation de l'expression des gènes (description détaillée au chapitre 16).



**Figure 3.17 Comparaison de l'ADN et de l'ARN.** L'ADN forme une double hélice, le sucre de ses montants sucre-phosphate est le désoxyribose et une de ses bases est la thymine. L'ARN est habituellement simple brin, son sucre est le ribose et il utilise l'uracile en place de thymine.



**Figure 3.18** L'ATP. L'adénosine triphosphate (ATP) est composée d'adénine, d'un sucre à cinq carbones et de trois groupes phosphate.

## D'autres nucléotides sont des composants essentiels des réactions énergétiques

Outre leur rôle en tant que sous-unités de l'ADN et de l'ARN, les nucléotides exercent des fonctions essentielles dans la vie cellulaire. C'est ainsi que l'**adénosine triphosphate (ATP)** (figure 3.18) est la monnaie d'échange d'énergie dans la cellule ; elle y est utilisée pour activer des réactions chimiques, pour forcer le transport de substances à travers les membranes et pour assurer les mouvements des cellules.

La **nicotinamide adénine dinucléotide (NAD<sup>+</sup>)** et la **flavine adénine dinucléotide (FAD)** sont également des molécules importantes contenant des nucléotides. Elles servent de transporteurs d'électrons dans un grand nombre de réactions cellulaires. La fonction de ces molécules sera détaillée lors de la description de la photosynthèse et de la respiration (chapitres 7 et 8).

### Synthèse 3.3

Un acide nucléique est une longue chaîne de sucres à cinq carbones portant chacun une base organique et liés entre eux par des groupes phosphate. Dans l'ADN, le sucre est le désoxyribose, dans l'ARN c'est le ribose. L'ARN contient de l'uracile, au lieu de la thymine propre à l'ADN. L'ADN est une hélice double brin qui stocke l'information génétique sous forme de séquences spécifiques de nucléotides. L'ARN a plusieurs fonctions dans la cellule, incluant le transport d'information à partir de l'ADN, la participation à la structure des ribosomes, le transport d'acides aminés et la régulation de l'expression des gènes.

- *Lorsqu'une molécule d'ARN est copiée sur un brin d'ADN, quelle est la relation entre la séquence de bases de l'ARN et chacun des brins d'ADN ?*

## 3.4 Les protéines, molécules aux structures et fonctions variées

### Objectifs

1. Décrire les niveaux de structure des protéines
2. Expliquer comment les motifs et domaines contribuent à la structure des protéines
3. Comprendre la relation entre la séquence d'acides aminés et la structure tridimensionnelle des protéines

Les protéines constituent le groupe de macromolécules le plus diversifié, tant au point de vue chimique que fonctionnel et il n'est pas possible d'énumérer ici toutes leurs fonctions. Nous les regrouperons en sept catégories ; la liste qui suit ne représente cependant qu'un résumé, la plupart des domaines de la biologie impliquant l'intervention de protéines.

1. **Catalyse enzymatique.** Les enzymes sont des catalyseurs biologiques qui facilitent des réactions spécifiques. L'apparition des enzymes fut un des événements les plus importants dans l'évolution de la vie. Les enzymes sont des protéines globulaires, dont la forme tridimensionnelle est ajustée à celle des réactifs dont ils catalysent la transformation ; l'ajustement se fait d'une façon telle qu'il déstabilise spécifiquement certaines liaisons chimiques des réactifs, facilitant ainsi la réaction.
2. **Défense.** D'autres protéines globulaires « reconnaissent », grâce à leur forme, des microorganismes étrangers ou des cellules cancéreuses. Ces récepteurs de surface sont à la base des systèmes hormonaux et immunitaires.
3. **Transport.** Diverses protéines globulaires transportent spécifiquement des petites molécules et des ions. C'est le cas par exemple de l'hémoglobine, qui transporte l'oxygène dans le sang ou de la myoglobine, une protéine assez semblable, qui le transporte dans les muscles. C'est encore une autre protéine, la transferrine, qui transporte le fer dans le sang.
4. **Soutien.** Les protéines fibreuses jouent des rôles de structure. Cette catégorie comprend entre autres la kératine des poils, la fibrine intervenant dans la coagulation sanguine ou le collagène qui forme la matrice de la peau, des ligaments, des tendons et des os (le collagène est la protéine la plus abondante chez les vertébrés).
5. **Mouvement.** La contraction des muscles est effectuée par glissement l'une sur l'autre de deux protéines, l'actine et la myosine. Les protéines contractiles jouent également un rôle clé dans le cytosquelette et le déplacement de matériaux dans la cellule.
6. **Régulation.** Certaines hormones (messagers intercellulaires chez les animaux) sont de petites protéines. Des protéines interviennent également dans de nombreuses régulations cellulaires, en particulier dans l'expression de gènes durant le développement. Certaines protéines agissent comme récepteurs de surface captant des informations venant de l'extérieur.
7. **Stockage.** Le calcium et le fer peuvent être stockés par fixation, à l'état d'ions, sur certaines protéines spécifiques.

Le tableau 3.2 résume ces fonctions et inclut des exemples de protéines qui les exercent dans le corps humain.

## Les protéines sont des polymères d'acides aminés

Les protéines sont des polymères linéaires faits de 20 acides aminés différents. Comme leur nom l'indique, les **acides aminés** contiennent un groupe amine ( $-\text{NH}_2$ ) et un groupe carboxyle ( $-\text{COOH}$ ). C'est l'ordre spécifique des acides aminés qui détermine la structure et la fonction des protéines. De nombreux scientifiques pensent que les acides aminés furent parmi les premières molécules organiques produites sur la terre primitive. Il paraît hautement probable que les océans contenaient une grande diversité d'acides aminés aux débuts de l'histoire de la terre.

### Structure des acides aminés

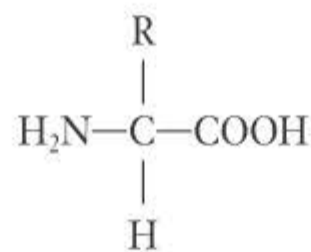
La structure générale des acides aminés comporte un atome de carbone central sur lequel sont liés respectivement un groupe amine, un groupe

**TABLEAU 3.2**
**Les diverses fonctions des protéines**

Fonction	Classe de protéine	Exemples	Exemples de fonctions
Catalyse enzymatique	Enzymes	Glycosidases	Hydrolyse des polysaccharides
		Protéases	Hydrolyse des protéines
		Polymérase	Synthèse d'acides nucléiques
		Kinases	Phosphorylation de sucres et de protéines
Défense	Immunoglobulines	Anticorps	Marquage de protéines étrangères en vue de leur élimination
	Toxines	Venin de serpent	Inhibition de fonction des nerfs
	Antigènes de surface	Protéines de CMH*	Reconnaissance du soi
Transport	Transporteurs mobiles	Hémoglobine	Transport d'O <sub>2</sub> et de CO <sub>2</sub> dans le sang
		Myoglobine	Transport d'O <sub>2</sub> et de CO <sub>2</sub> dans les muscles
		Cytochromes	Transport d'électrons
	Transporteurs membranaires	Pompe sodium-potassium	Membranes excitables
		Pompe à protons	Mécanismes chimio-osmotiques
Structure	Protéines fibreuses	Collagène	Formation du cartilage
		Kératine	Constitution des cheveux, des ongles
		Fibrine	Formation des caillots sanguins
Mouvement	Protéines musculaires	Actine	Contraction des fibres musculaires
		Myosine	Contraction des fibres musculaires
Régulation	Protéines osmotiques	Sérumalbumine	Stabilisation de la concentration osmotique du sang
	Régulateurs de gènes	Répresseur lac	Régulation de transcription
	Hormones	Insuline	Contrôle du taux de glucose sanguin
		Vasopressine	Augmente la rétention d'eau dans les reins
Réserve	Complexant d'ions	Oxytocine	Régulation des contractions de l'utérus et de la production de lait
		Ferritine	Stockage du fer, en particulier dans la rate
		Caséine	Stockage du calcium dans le lait
		Calmoduline	Régulation de la concentration en calcium

\*Complexe majeur d'histocompatibilité.

carboxyle, un hydrogène et un groupe fonctionnel, représenté par R. Ces quatre composants saturent donc les liaisons du carbone :



C'est la nature du groupement R qui détermine les propriétés spécifiques de chaque acide aminé. Il faut noter qu'à part la glycine, dont le groupe R est l'hydrogène, tous les acides aminés sont chiraux, et peuvent donc exister sous deux formes énantiomères : D ou L. Tous les acides aminés des protéines sont L et les acides aminés non protéiques sont rarement sous la forme D.

C'est le groupe R qui détermine la chimie des divers acides aminés. La sérine par exemple, dont R est —CH<sub>2</sub>OH, est une molécule polaire ; si R est —CH<sub>3</sub> par contre, l'acide aminé (l'alanine) est apolaire.

Les vingt acides aminés communs peuvent être groupés en cinq classes selon les propriétés de leur chaîne latérale :

1. acides aminés apolaires, tels la leucine, dont les groupements R contiennent souvent —CH<sub>2</sub> ou —CH<sub>3</sub> ;
2. acides aminés polaires mais non chargés, tels la thréonine, dont les groupements R contiennent de l'oxygène (ou -OH) ;
3. acides aminés chargés, tels l'acide glutamique, dont les groupements R sont acides ou basiques, ionisables ;
4. acides aminés aromatiques, tels la phénylalanine, dont les groupements R contiennent un cycle carboné possédant une alternance de liaisons simples et doubles ; ces acides aminés sont aussi apolaires ;
5. acides aminés à fonctions spéciales et possédant des propriétés particulières, tels la méthionine, qui est souvent le premier acide aminé des chaînes polypeptidiques, la proline, qui induit la formation de coudes dans la chaîne et la cystéine, qui fixe des chaînes les unes aux autres.

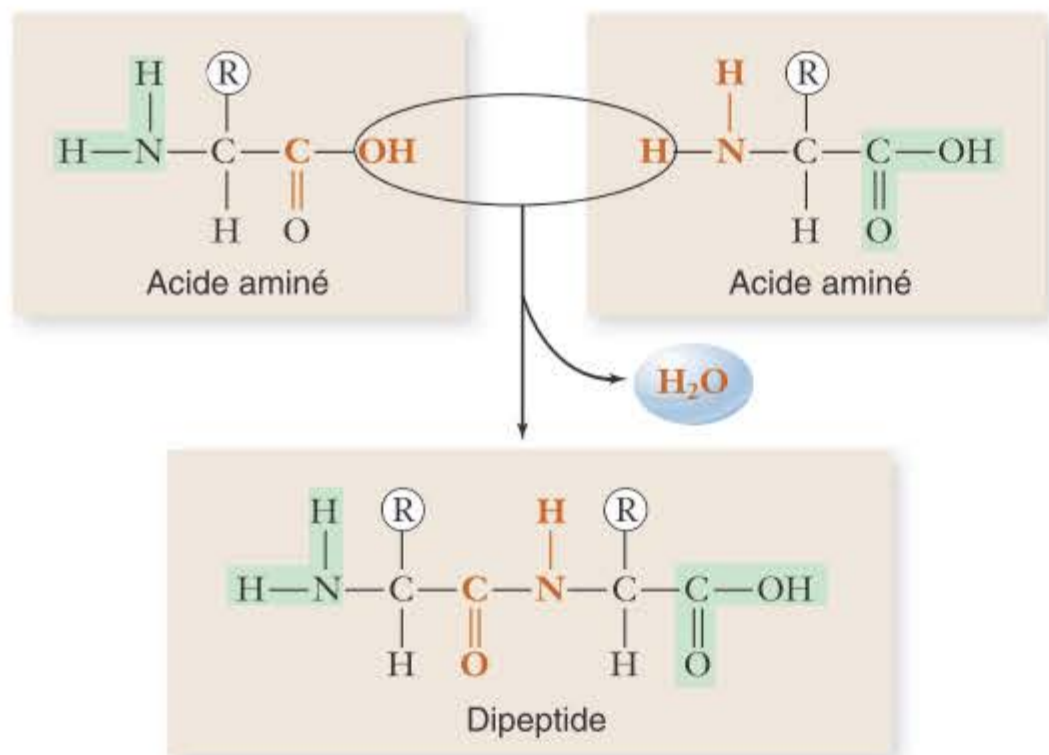
Chaque acide aminé affecte spécifiquement la conformation de la protéine selon la nature chimique de sa chaîne latérale. Des segments d'une protéine comportant de nombreux acides aminés apolaires par exemple tendent à se replier au centre de la molécule par exclusion hydrophobe.

### La liaison peptidique

Outre le groupe R qui lui est propre, chaque acide aminé, lorsqu'il est ionisé, est porteur d'un groupe amine positif ( $\text{NH}_3^+$ ) à une extrémité et d'un groupe négatif carboxyle ( $\text{COO}^-$ ) à l'autre extrémité. Le groupe amine d'un acide aminé peut réaliser une réaction de condensation avec le groupe carboxyle d'un autre acide aminé, avec formation d'une liaison covalente. Une liaison covalente entre deux acides aminés est appelée **liaison peptidique** (figure 3.19). Les deux acides aminés ainsi liés ne sont plus libres de pivoter autour de l'axe C—N car la liaison peptidique présente un caractère partiellement double de liaison, contrairement aux liens N—C et C—C auxquels le carbone central des acides aminés participe. La rigidité de la liaison peptidique est un des facteurs déterminant les conformations régulières (en hélice ou autre) des chaînes d'acides aminés.

Une protéine est composée d'une ou de plusieurs longues chaînes non ramifiées d'acides aminés unis par liaisons peptidiques, chacune des chaînes constituant un **polypeptide**. Les termes *protéine* et *polypeptide* sont parfois utilisés incorrectement, ce qui crée la confusion. Ce n'est que pour les protéines constituées d'un seul polypeptide que les termes sont synonymes.

Ce n'est qu'après 1950, et grâce au travail de pionnier de Frederick Sanger, qu'il apparut clairement que chaque protéine possède une séquence spécifique d'acides aminés. À l'aide de méthodes chimiques permettant de libérer les acides aminés successifs et de les identifier, Sanger parvint à déterminer la séquence d'acides aminés de l'insuline et démontra que cette séquence était caractéristique de toutes les molécules d'insuline présentes dans la solution. Bien qu'il existe de nombreux acides aminés naturels dans la nature, seuls vingt d'entre eux sont habituellement présents dans les protéines ; huit de ceux-ci sont dits acides



**Figure 3.19 La liaison peptidique.** La liaison peptidique résulte de la rencontre de l'extrémité amine d'un acide aminé et de l'extrémité carboxyle d'un autre acide aminé. Les groupes amine et carboxyle qui entrent dans la réaction sont figurés en rouge, ceux qui n'interviennent pas sont surlignés en vert. On notera que le dipeptide résultant de la réaction possède à son tour une extrémité amine et une extrémité carboxyle. Étant donné la nature de la liaison peptidique, partiellement double, la chaîne du peptide ainsi formé n'est pas libre de pivoter librement au niveau de la liaison.

aminés essentiels, parce que les humains sont incapables de les synthétiser et doivent donc les obtenir dans leurs aliments. La figure 3.20 illustre les vingt acides aminés protéiques et leurs groupes latéraux spécifiques.

### Les protéines présentent différents niveaux de structure

La forme tridimensionnelle d'une protéine détermine sa fonction. Une manière d'aborder l'étude de ces objets minuscules est de faire appel à des rayonnements de très faible longueur d'onde, en l'occurrence les rayons X.

La technique consiste à faire traverser un cristal de protéine par un faisceau de rayons X, ce qui produit un diagramme de diffraction ; celui-ci est analysé par une méthode délicate permettant de construire une image tridimensionnelle de la position de chacun des atomes. La première protéine à avoir été analysée par cette technique est la myoglobine, bientôt suivie par une molécule proche, l'hémoglobine.

Au fur et à mesure que de nouvelles protéines étaient analysées apparut une constante : pratiquement tous les acides aminés situés au centre de la molécule sont de nature apolaire (leucine, valine, phénylalanine...). C'est la tendance de l'eau à exclure les molécules apolaires qui refoule les portions apolaires de la chaîne d'acides aminés vers l'intérieur de la protéine (figure 3.21). Les acides aminés concernés se retrouvent donc étroitement associés, laissant peu d'espace libre au centre de la molécule. Les acides aminés chargés ou polaires sont quant à eux confinés à la surface de la protéine, sauf quelques-uns d'entre eux qui exercent des fonctions particulières.

On distingue classiquement quatre niveaux d'organisation des protéines : *primaire*, *secondaire*, *tertiaire* et *quaternaire* (figure 3.22). Cette façon de voir sera discutée et intégrée dans une approche plus moderne, née de l'amélioration de nos connaissances sur la structure des protéines.

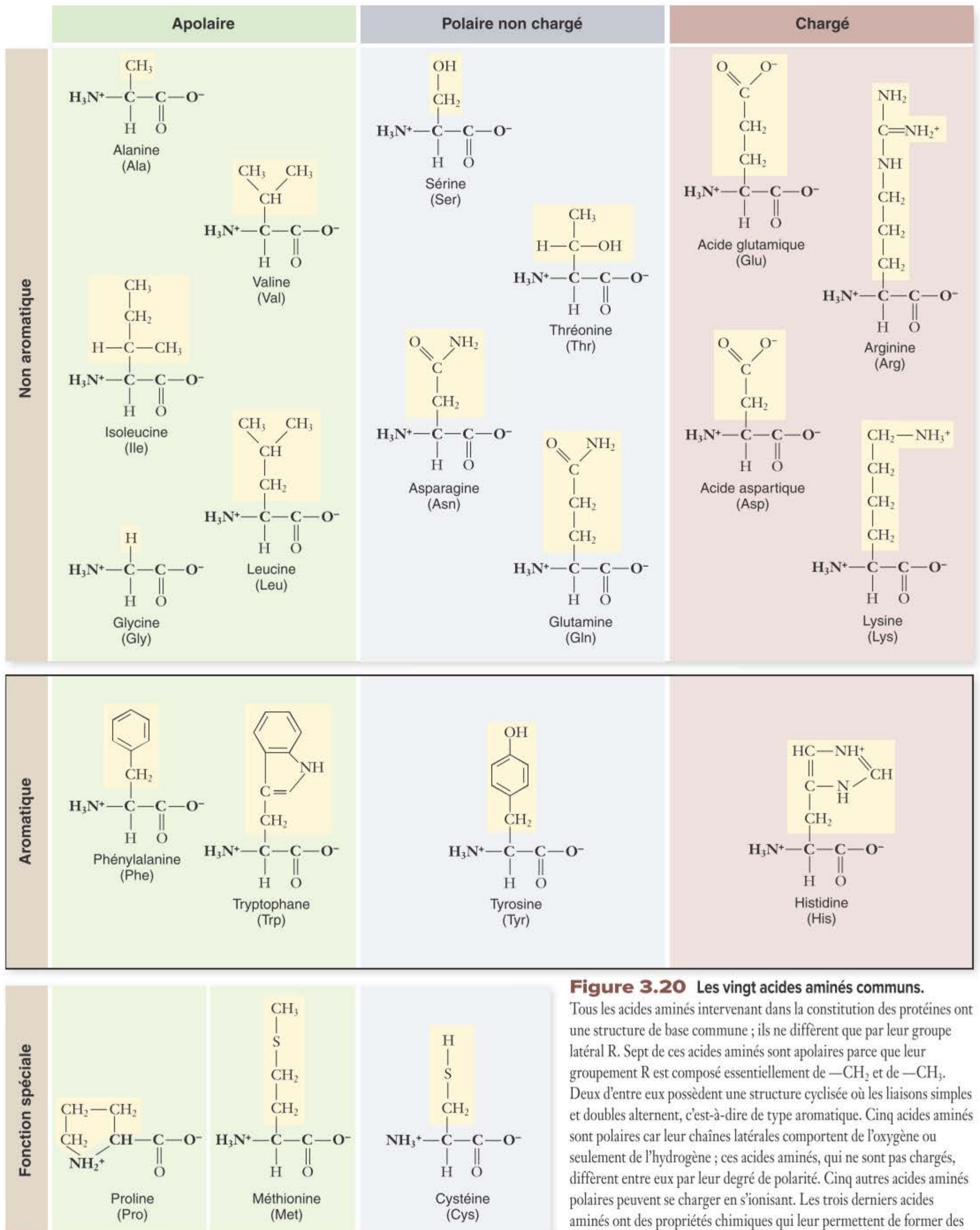
#### Structure primaire : la séquence des acides aminés

La **structure primaire** d'une protéine est définie comme la séquence spécifique d'acides aminés qui la composent. Étant donné que les groupements R qui distinguent les divers acides aminés n'interviennent pas dans la constitution du squelette peptidique des protéines, toutes les séquences d'acides aminés sont possibles, n'importe lequel des vingt acides aminés pouvant occuper une place quelconque dans la chaîne. Si on se limite à envisager des protéines comportant 100 acides aminés, le nombre de séquences qu'il serait en principe possible de construire est de  $20^{100}$ , soit  $10^{130}$ , soit encore plus que le nombre connu d'atomes présents dans l'univers. La structure primaire permet donc la formation d'une diversité inimaginable de protéines.

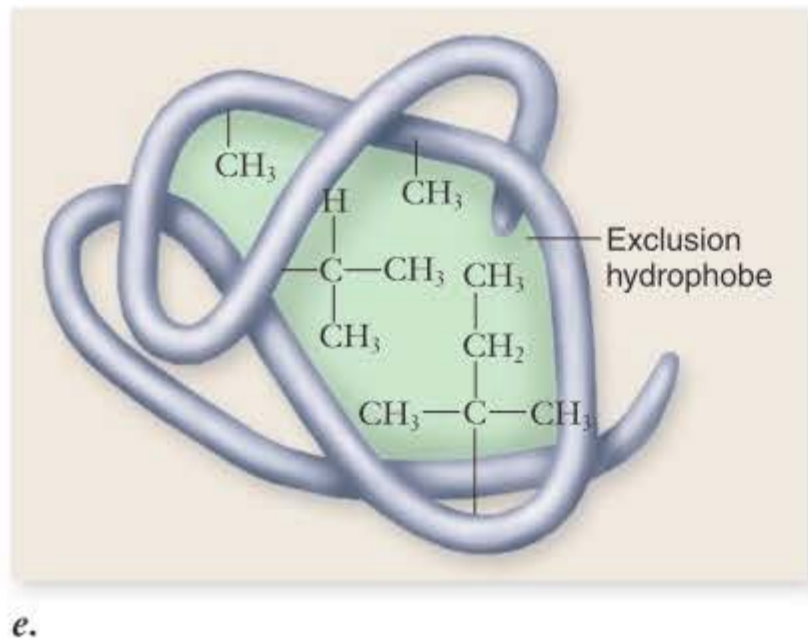
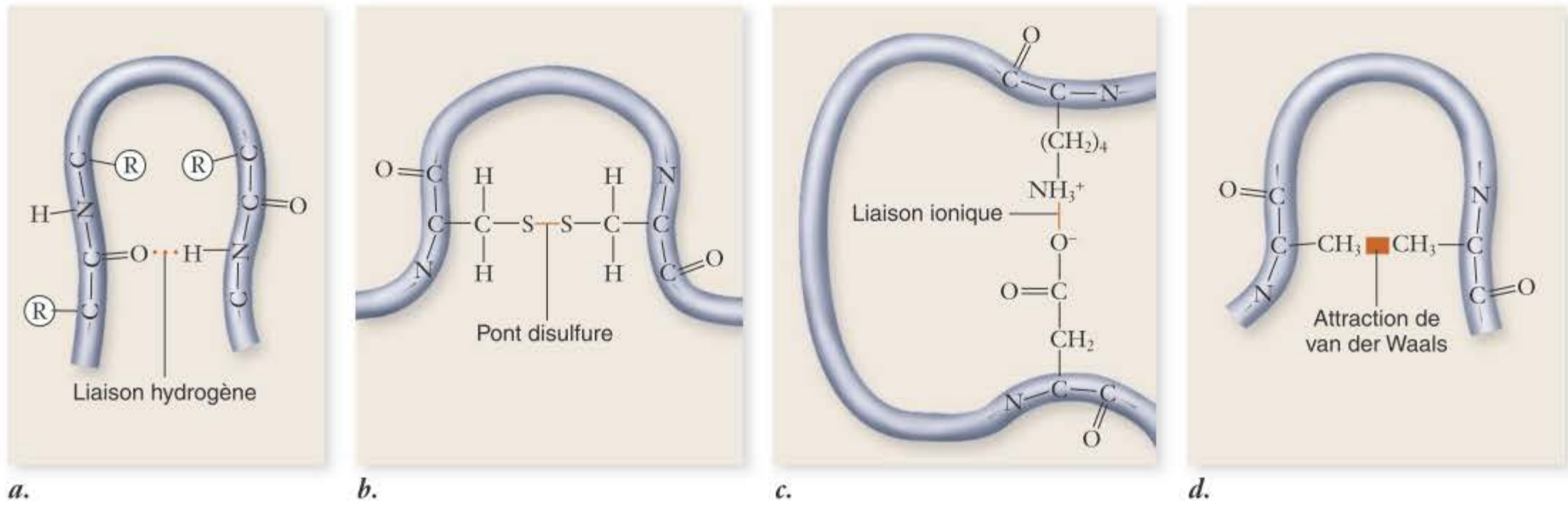
La protéine qui transporte le dioxygène dans notre sang, appelée hémoglobine, est composée de deux chaînes peptidiques de globine  $\alpha$  et de deux chaînes de globine  $\beta$ , les deux globines différant par leur séquence d'acides aminés. En outre, toute altération de la séquence normale de l'une ou l'autre de ces globines, même si elle ne concerne qu'un seul acide aminé, peut avoir des effets drastiques sur la fonction de l'hémoglobine.

#### Structure secondaire : modalités de formation des liaisons hydrogène

Les groupements R des acides aminés ne sont pas les seuls à pouvoir former des liaisons hydrogène dans les protéines. Les groupes peptidiques de la chaîne principale en sont également capables. Les liaisons hydrogène peuvent s'y réaliser avec l'eau ou avec d'autres groupes peptidiques. Si les groupes peptidiques formaient trop de liaisons avec l'eau, les protéines auraient tendance à se disposer en enroulements



**Figure 3.20 Les vingt acides aminés communs.**  
 Tous les acides aminés intervenant dans la constitution des protéines ont une structure de base commune ; ils ne diffèrent que par leur groupe latéral R. Sept de ces acides aminés sont apolaires parce que leur groupement R est composé essentiellement de  $-\text{CH}_2$  et de  $-\text{CH}_3$ . Deux d'entre eux possèdent une structure cyclisée où les liaisons simples et doubles alternent, c'est-à-dire de type aromatique. Cinq acides aminés sont polaires car leur chaînes latérales comportent de l'oxygène ou seulement de l'hydrogène ; ces acides aminés, qui ne sont pas chargés, diffèrent entre eux par leur degré de polarité. Cinq autres acides aminés polaires peuvent se charger en s'ionisant. Les trois derniers acides aminés ont des propriétés chimiques qui leur permettent de former des liens entre segments ou d'assurer des repliements au sein d'une protéine.



**Figure 3.21** Interactions au sein des protéines contribuant à leur conformation.

Outre les liaisons entre acides aminés qui assurent la structure primaire de la protéine, plusieurs autres forces et interactions, plus faibles, stabilisent la structure de la protéine. *a.* Des liaisons hydrogène peuvent se réaliser entre résidus d'acides aminés. *b.* Des ponts disulfure, relativement forts, peuvent se former entre chaînes latérales d'acides aminés cystéine. *c.* Des liaisons ioniques peuvent également se réaliser entre groupes de charges opposées. *d.* Des forces de van der Waals se développent ; il s'agit d'attractions faibles entre atomes dont les nuages d'électrons sont inversement polarisés. *e.* Des portions polaires de la protéine tendent à se disposer en périphérie de la protéine et à interagir avec l'eau, alors que les portions hydrophobes de la protéine, en ce compris les chaînes d'acides aminés apolaires, s'orientent vers le centre.

désordonnés et ne produiraient pas les structures globulaires caractéristiques de nombreuses protéines. Linus Pauling avait suggéré que les groupes peptidiques puissent réagir entre eux si le peptide était disposé en spirale, qu'il dénomma **hélice  $\alpha$** . Ce type d'interactions régulières de groupes appartenant au squelette peptidique est actuellement désigné **structure secondaire**.

Il existe une autre forme de structure secondaire, qui se réalise entre des régions peptidiques alignées côte à côte, et donne naissance à une structure plane dénommée **feuillelet plissé  $\beta$** . Les deux sections peptidiques peuvent être alignées parallèlement ou antiparallèlement.

Les deux types de structure secondaire donnent naissance dans la protéine à des régions cylindriques (les hélices  $\alpha$ ) et planes (feuillelets plissés  $\beta$ ). Ces deux types peuvent coexister dans une même protéine ; c'est ainsi que les protéines se liant à l'ADN possèdent généralement des régions d'hélices  $\alpha$  qui peuvent entourer l'ADN et agir directement sur ses bases. Les porines, protéines formant des ouvertures dans les membranes, sont composées de feuillelets plissés  $\beta$  disposés de façon à former des pores dans celles-ci. Dans l'hémoglobine enfin, les globines  $\alpha$  et  $\beta$  possèdent chacune des régions caractéristiques de structure secondaire.

### Structure tertiaire : repliements et liaisons

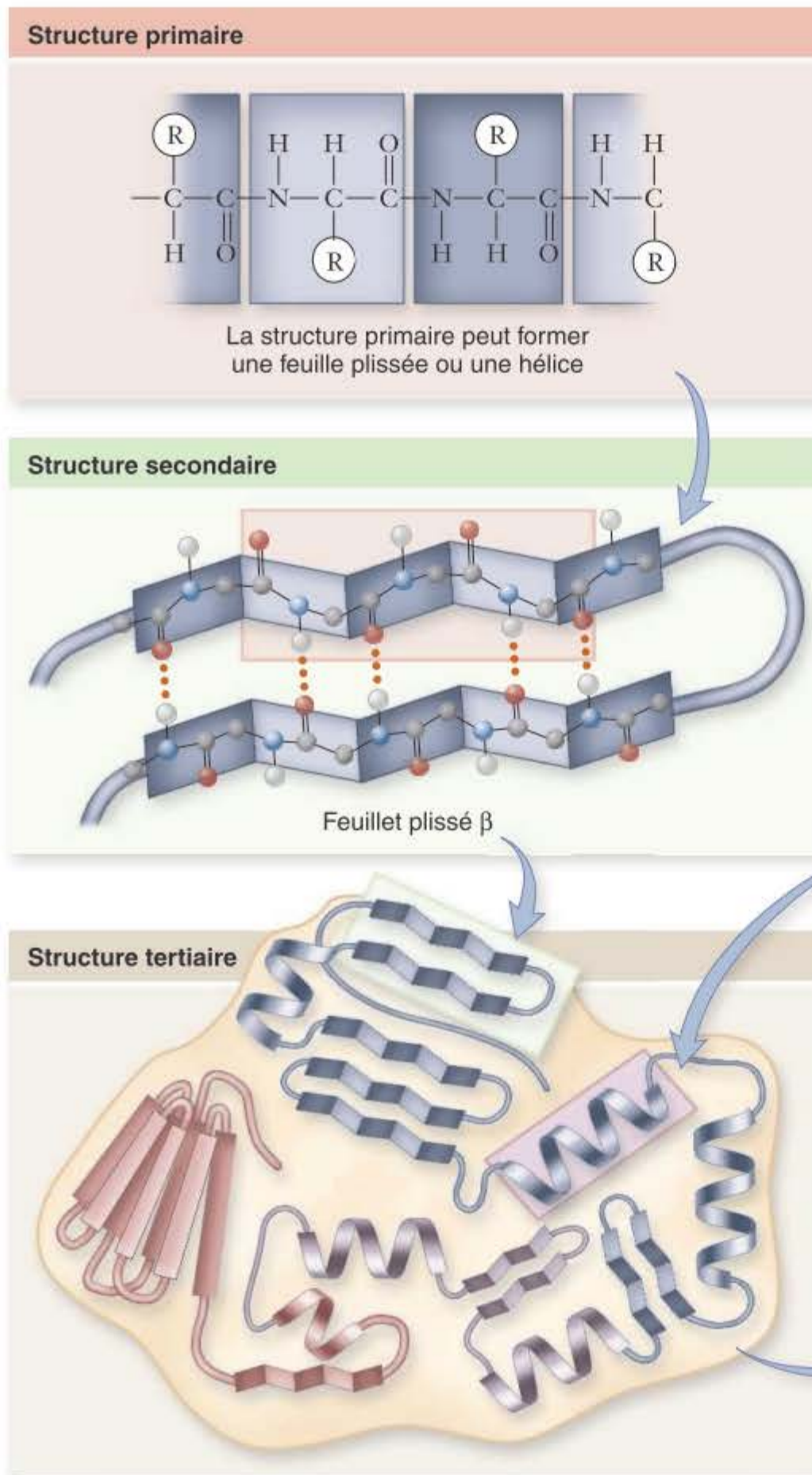
La conformation finale d'une protéine globulaire est appelée **structure tertiaire**.

Elle comporte des régions possédant une structure secondaire et détermine comment celles-ci sont disposées dans l'espace pour aboutir

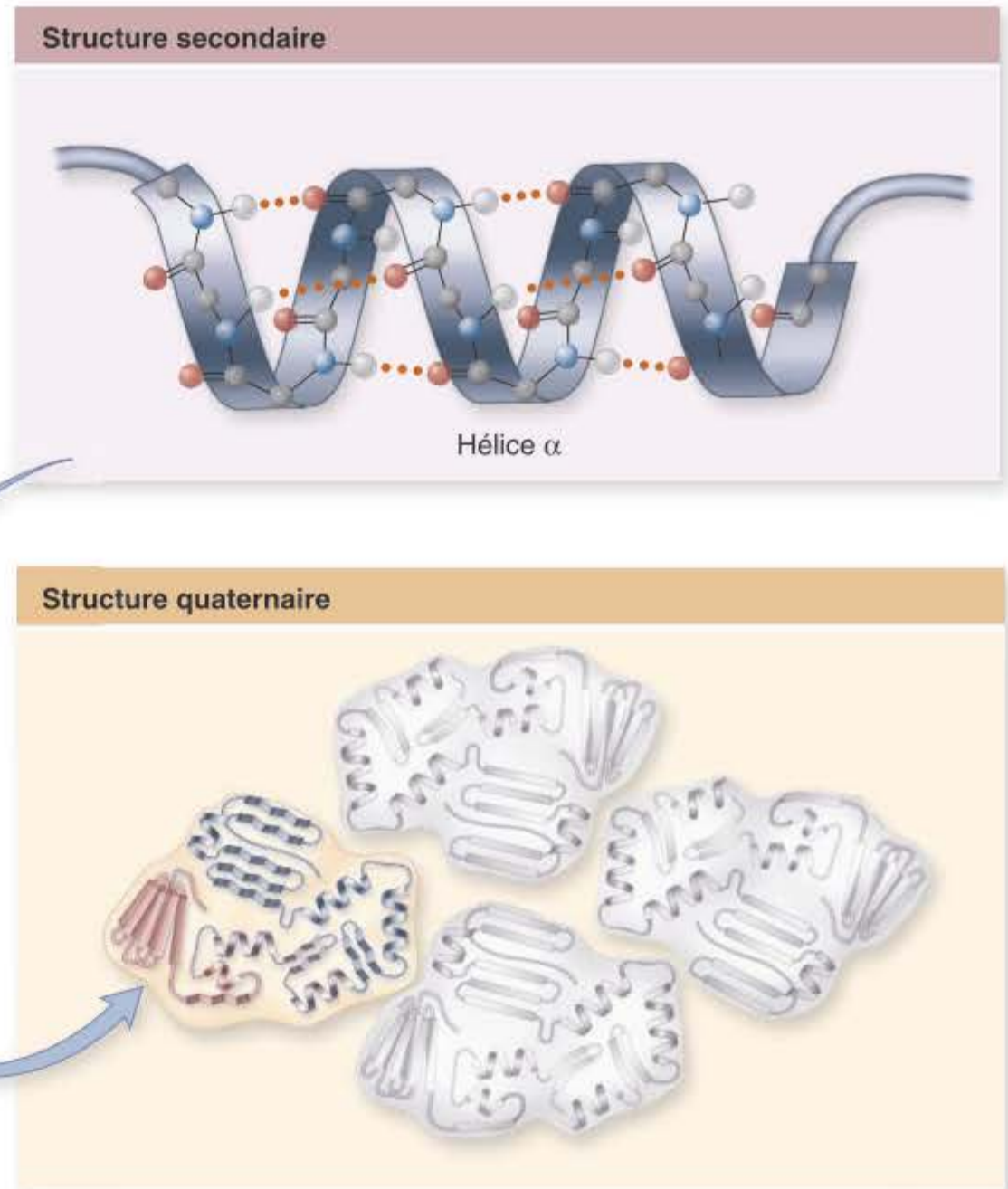
à la structure d'ensemble. C'est par l'exclusion hydrophobe de l'eau qu'une protéine est initialement amenée à acquérir sa structure tertiaire. Des liaisons ioniques entre chaînes latérales de charges opposées rapprochent des segments de la protéine ; des ponts disulfure (liaisons covalentes entre deux groupes R de cystéines) fixent fermement certains segments l'un à l'autre. Ce sont en fin de compte la structure primaire et la nature chimique des chaînes latérales qui déterminent le repliement final de la protéine sur elle-même (voir figures 3.21 et 3.22). De nombreuses petites protéines peuvent complètement se dérouler (on dit qu'elles sont dénaturées) et reprendre ensuite spontanément leur conformation initiale. D'autres protéines, plus grandes, tendent à s'associer en formant des ensembles insolubles lorsqu'elles sont dénaturées ; c'est le cas par exemple du film qui se forme à la surface du lait chauffé.

La structure tertiaire est stabilisée par plusieurs forces : liaisons hydrogène entre groupes R d'acides aminés, attraction électrostatique entre groupes R de charge opposée (encore appelée pont salin), exclusion hydrophobe de groupes R apolaires, liaisons covalentes sous forme de disulfures.

La stabilité d'une protéine, une fois qu'elle a acquis sa structure tertiaire, est fortement influencée par la qualité des interactions internes qu'elle réalise. Lorsque deux groupes R apolaires internes sont très proches, ils subissent un type d'attraction particulier, appelé force de van der Waals. Individuellement, les forces de van der Waals sont très faibles mais la participation simultanée d'un grand nombre d'entre elles peut aboutir à des forces d'attraction considérables, à l'image des forces



**Figure 3.22 Les niveaux de structure des protéines.** La structure primaire d'une protéine est sa séquence d'acides aminés. La structure secondaire résulte de liaisons hydrogène entre acides aminés proches ; celles-ci peuvent produire deux types de structures : feuillets plissés  $\beta$  et hélices  $\alpha$ . La structure tertiaire est la forme tridimensionnelle finale de la protéine. Elle est produite par des repliements supplémentaires dans l'espace de certaines régions de structure secondaire. La structure quaternaire est propre aux protéines formées de plusieurs polypeptides ; la structure finale de telles protéines provient de la disposition dans l'espace des polypeptides constitutifs.



combinées des centaines de crochets et boucles d'une bande Velcro. Les forces de van der Waals ne sont cependant efficaces que sur de très faibles distances. Il n'existe pas de cavités au sein de la protéine. La variété d'acides aminés apolaires, à groupes R de tailles et de formes différentes, permet aux chaînes apolaires de s'ajuster précisément à l'intérieur de la protéine.

Il n'est dès lors pas étonnant que le remplacement d'un seul acide aminé puisse altérer profondément la structure, et donc la fonction, d'une protéine. C'est ainsi qu'une grave maladie héréditaire, l'anémie falciforme, est due au remplacement d'un seul acide glutamique par une valine dans la chaîne de globine  $\beta$  de l'hémoglobine (HbS). Cette substitution d'un acide aminé chargé par un acide aminé apolaire en surface des molécules d'hémoglobine rend celles-ci collantes et provoque leur agglutination. Une autre variante de l'hémoglobine, HbE, consiste en le remplacement d'un acide glutamique par une lysine, en un autre site de la globine  $\beta$ . Le changement de structure qui découle de cette anomalie, plus fréquente que la précédente, n'a pas de conséquences aussi graves mais elle provoque cependant des désordres d'anémie et de thalassémie. On connaît plus de 700 variantes de structure de l'hémoglobine, et plus de 7 % de la population mondiale sont porteurs de formes médicalement importantes.

### Structure quaternaire : agencement de sous-unités

Lorsque deux ou plusieurs polypeptides s'associent pour former une protéine fonctionnelle, chaque chaîne polypeptidique constitue une sous-unité de la protéine. L'agencement de ces sous-unités constitue la **structure quaternaire**. Les interfaces entre sous-unités sont souvent apolaires ; elles jouent un rôle clé dans la transmission, d'une sous-unité à l'autre, d'information sur leurs activités.

Souvenons-nous que l'hémoglobine est composée de deux sous-unités de globine  $\alpha$  et de deux sous-unités de globine  $\beta$ . Chacune de ces sous-unités possède une structure primaire consistant en une séquence spécifique d'acides aminés. Il en découle des structures secondaires caractéristiques, comportant des hélices  $\alpha$  et des feuillets plissés  $\beta$  ; celles-ci sont à leur tour disposées en structures tertiaires propres à chacun des types de globine. Ces sous-unités sont enfin agencées entre elles pour former la structure quaternaire, ce qui constitue la structure finale de la protéine. Pour des protéines ne comportant qu'un seul polypeptide, l'enzyme lysozyme par exemple, la structure finale est la structure tertiaire.

## Motifs et domaines sont des éléments de structure des protéines

La détermination directe de la séquence d'acides aminés d'une protéine est une tâche lente et difficile, même si elle s'est actuellement automatisée.

La mise au point de la technique de séquençage de l'ADN a brusquement changé la situation. Effectué à l'origine manuellement, le Projet du Génome Humain a conduit au développement du séquençage automatique. Les technologies de séquençage de dernière génération ont permis un bond en avant. Aujourd'hui plus de 40 000 génomes bactériens et environ 8000 génomes d'eucaryotes, parmi lesquels 80 de mammifères, ont été séquencés. Étant donné la relation directe entre séquence des nucléotides de l'ADN et séquence des acides aminés des protéines, les biologistes disposent donc actuellement d'une énorme base de données de séquences de protéines, qu'ils peuvent analyser et comparer entre elles. Cette nouvelle information a aussi stimulé la réflexion sur la logique du code génétique et sur l'existence de modèles sous-jacents dans la structure des protéines. Nos vues sur la structure des protéines ont évolué grâce à ces données : les biologistes continuent à considérer les quatre niveaux de structure des protéines, mais deux termes additionnels sont entrés dans leur vocabulaire : motif et domaine.

### Motifs

Lorsque les biologistes ont découvert la structure tridimensionnelle des protéines (tâche encore plus ardue que le séquençage), ils ont noté des similitudes entre des protéines différentes. Ces structures similaires sont dénommées **motifs** (ou parfois structures supersecondaires). Le terme *motif* est emprunté au vocabulaire de l'art, où il se réfère à un élément thématique récurrent en musique ou en dessin.

Un motif très fréquent est le motif  $\beta$ - $\alpha$ - $\beta$ , qui produit un pli dans la molécule ; de nombreuses protéines possèdent un site de fixation de nucléotides au centre duquel on trouve un motif typique  $\beta$ - $\alpha$ - $\beta$ - $\alpha$ - $\beta$ , dit pli de Rossmann. Un second motif fréquent est le tonneau  $\beta$ , formé de feuillets  $\beta$  disposés en cercle pour former un tube. Un troisième motif, utilisé par de nombreuses protéines pour se fixer à la double hélice d'ADN, est le motif

hélice-tour-hélice ; il est constitué de deux hélices  $\alpha$  séparées par une courte chaîne d'acides aminés (figure 3.23 ; voir aussi au chapitre 16).

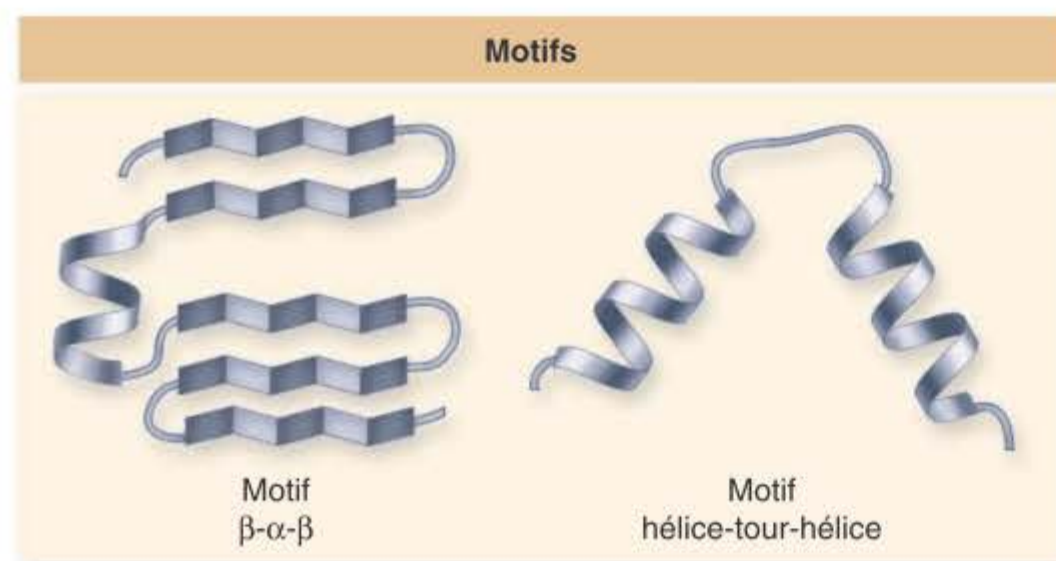
Les motifs sont un indice d'une structure logique, mais qui n'est pas encore comprise. Représentent-ils simplement une réutilisation multiple, au cours de l'évolution, de quelque chose qui fonctionnait bien, ou sont-ils la solution optimale à un problème, comme par exemple celui de la fixation sur un nucléotide ? Une manière de réfléchir à cette question consiste à penser que, si les acides aminés représentent les lettres dans le langage protéique, les motifs pourraient représenter des mots ou des phrases. L'observation de motifs a été utile pour identifier la fonction de protéines inconnues, et les banques de données sur les motifs sont utilisées pour la recherche de nouvelles protéines inconnues. La présence de motifs à fonction connue dans une protéine nouvellement identifiée permet d'inférer la fonction de cette protéine.

### Domaines

Les **domaines** des protéines sont des unités fonctionnelles au sein d'une structure. On peut les considérer comme des sousstructures dans la structure tertiaire d'une protéine (voir figure 3.23). Pour poursuivre la métaphore : les acides aminés sont les lettres du langage des protéines, les motifs en sont les mots ou les phrases, les domaines sont les paragraphes.

La plupart des protéines sont constituées de plusieurs domaines, responsables chacun de divers aspects de la fonction de la protéine considérée. Ces domaines peuvent dans de nombreux cas être séparés physiquement. Les facteurs de transcription (décrits au chapitre 16), sont des protéines qui se fixent sur l'ADN et en initient la transcription. Si on échange la région responsable de la fixation d'un facteur de transcription sur l'ADN par la région équivalente d'un autre facteur de transcription, la spécificité du facteur pour l'ADN sera modifiée, mais la capacité de stimuler la transcription ne le sera pas. De telles expériences de remplacement de domaines ont été réalisées avec de nombreux facteurs de transcription ; elles indiquent, entre autres, que les domaines de fixation à l'ADN et ceux responsables de l'activation sont fonctionnellement séparés.

Ces domaines fonctionnels des protéines peuvent également aider la protéine à se plier pour acquérir sa forme spécifique. Lors de ce processus,



**Figure 3.23 Motifs et domaines.** Des éléments de structure secondaire peuvent se combiner en formant des plis ou sillons dénommés motifs. Des motifs identiques se trouvent dans des protéines différentes, ce qui permet de prédire leur fonction. Les protéines comportent de plus des séquences plus grandes, correspondant à des parties fonctionnellement différentes de la protéine.

chaque domaine acquiert sa structure tridimensionnelle propre, plus ou moins indépendamment des autres. On peut le démontrer expérimentalement en synthétisant artificiellement le fragment du polypeptide correspondant au domaine de la protéine intacte, et en montrant que ce fragment se replie exactement comme celui présent dans la protéine. Les différents domaines de la protéine sont reliés entre eux par des petits segments polypeptidiques, comme les noeuds d'une corde à noeuds.

Les domaines peuvent également correspondre à la structure des gènes qui les encodent. Nous verrons, au chapitre 15, que les gènes des eucaryotes sont souvent fragmentés le long du génome et que ces fragments, appelés *exons*, correspondent parfois aux divers domaines fonctionnels d'une protéine. Cette observation mena à l'idée d'une évolution agissant par combinaisons diverses des domaines qui encodent les protéines.

## Le processus de pliage des protéines fait intervenir des protéines chaperonnes

Les biochimistes pensaient initialement qu'une protéine nouvellement synthétisée se pliait spontanément en prenant, au hasard, différentes configurations compatibles avec le caractère hydrophobe de ses acides aminés apolaires, qui tend à refouler ceux-ci vers le centre de la protéine. On sait actuellement que cette explication était trop simple. Une chaîne protéique peut se plier de tant de manières différentes que la méthode des essais et erreurs prendrait beaucoup trop de temps. De plus, au cours des stades intermédiaires du pliage de la protéine des portions internes apolaires « collantes » restent exposées. Si on place de telles formes intermédiaires dans un tube à essai en présence du même environnement protéique que celui caractérisant la cellule, elles adhèrent à certaines des protéines indésirables qui les entourent, formant un mélange visqueux.

La réponse à la question de savoir comment les protéines évitent le problème présenté ci-dessus s'est profilée à l'occasion de l'étude de mutations inhabituelles qui empêchent des virus de se multiplier dans des cellules bactériennes. On constata d'abord que les protéines de ces virus étaient incapables de se plier convenablement. On découvrit ensuite que les cellules normales contiennent des protéines **chaperonnes**, qui aident les nouvelles protéines à se plier correctement.

Les biologistes moléculaires ont actuellement identifié de nombreuses protéines agissant comme chaperonnes. Cette grande classe de

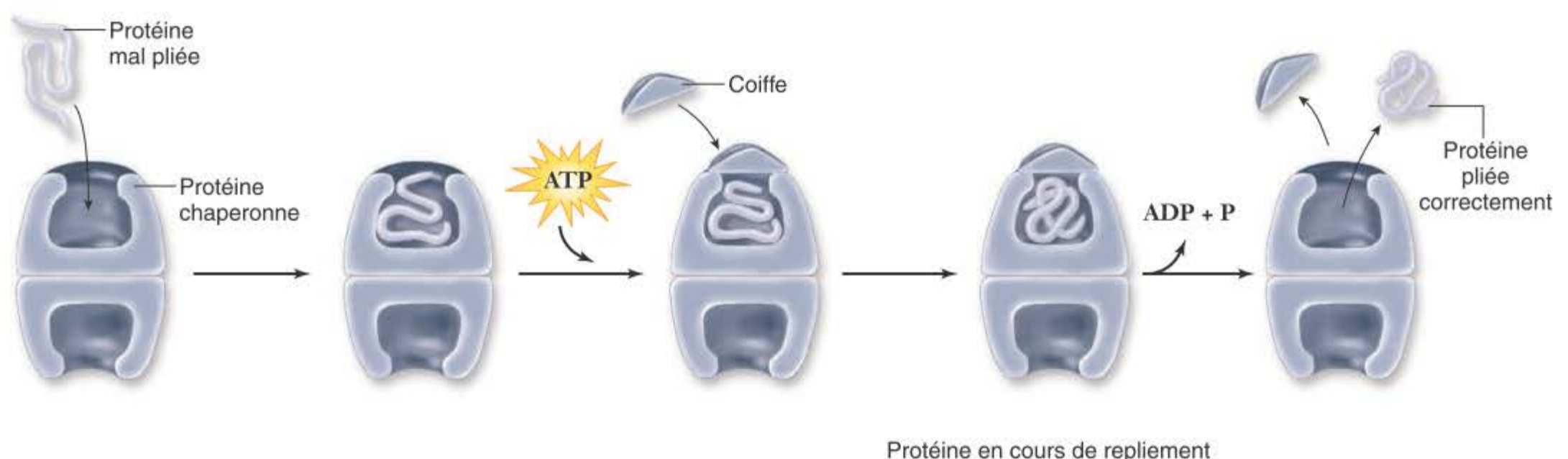
protéines peut être divisée en sous-classes et pratiquement tous les organismes qui ont été examinés à cet effet possèdent des chaperonnes. Certaines au moins de ces protéines sont essentielles à la survie de l'organisme qui les contient, illustrant leur importance fondamentale. Plusieurs d'entre elles sont des protéines dites de choc thermique, produites en grande quantité en cas d'exposition de la cellule à des températures élevées, connues pour provoquer le dépliement des protéines ; ces chaperonnes aident les protéines ainsi dénaturées à bien se replier.

Une classe de chaperonnes, dénommées chaperonines, a fait l'objet d'études approfondies. Un exemple est la chaperonine GroE, protéine essentielle pour la bactérie *Escherichia coli* (*E. coli*) ; dans des mutants dont la chaperonine GroE est inactivée, 30 % des protéines sont incapables de se replier convenablement. Les chaperonines s'associent en un gros complexe plurimoléculaire en forme de récipient cylindrique. Des protéines peuvent s'y loger, après quoi la forme du complexe se modifie considérablement (figure 3.24). On a démontré expérimentalement qu'une protéine mal repliée peut entrer dans le complexe, où son repliement sera réalisé correctement. On ne sait pas exactement comment cette opération se réalise, mais elle semble faire intervenir des changements d'hydrophobicité à l'intérieur de la « chambre ».

La flexibilité de la structure des chaperonines est étonnante. On a tendance à croire que les protéines possèdent une structure figée, mais ce n'est manifestement pas le cas des chaperonines, dont la flexibilité est nécessaire à la fonction. Ceci illustre aussi que des domaines parfois très éloignés au sein d'une protéine sont cependant fonctionnellement connectés. Le processus de repliement au sein d'une chaperonine utilise l'énergie de l'hydrolyse d'ATP pour conférer à la protéine la structure nécessaire à son fonctionnement. Ce processus peut se réaliser de manière cyclique jusqu'à acquisition de la structure appropriée. Les cellules utilisent les chaperonines pour assurer le repliement original de la protéine mais aussi pour rétablir sa structure si elle a été modifiée.

## Certaines maladies sont dues à des repliements incorrects de protéines

Certaines maladies sont imputables au repliement incorrect de protéines, dû à un mauvais fonctionnement de chaperonnes. La fibrose kystique, ou mucoviscidose, est un désordre héréditaire dû à une mutation qui modifie



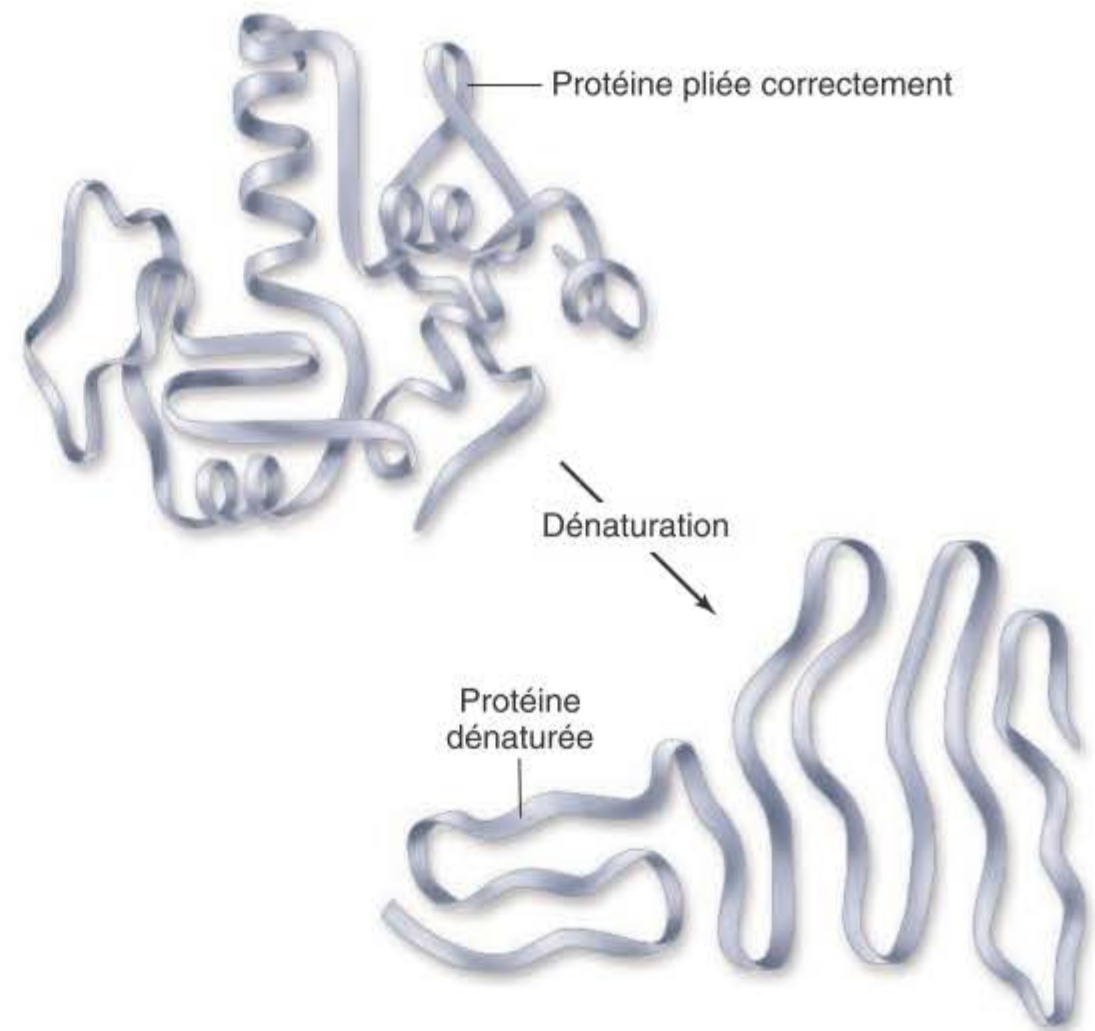
**Figure 3.24** Schéma de fonctionnement d'un type de chaperonne. Cette protéine en forme de tonneau fait partie de la famille de chaperonnes appelée GroE. Elle est constituée de deux anneaux identiques composés chacun de sept sous-unités identiques, elles-mêmes ayant trois domaines distincts. Une protéine mal pliée pénètre dans une chambre du tonneau où elle est confinée après qu'un couvercle ait refermé la chambre. De l'énergie fournie par l'hydrolyse d'ATP permet alors à la chambre de subir une modification de structure, qui la transforme d'hydrophobe en hydrophile. Cette altération permet à la protéine de se replier. Peu après la protéine est éjectée, qu'elle soit ou non repliée, et le cycle peut se répéter.

une protéine ; celle-ci, normalement responsable du transport d'ions à travers les membranes, est ainsi rendue non fonctionnelle. Les personnes affectées produisent un mucus trop épais, qui provoque entre autres des difficultés respiratoires, des maladies pulmonaires et des problèmes de digestion. L'analyse moléculaire a révélé l'existence de nombreuses mutations différentes pouvant provoquer la maladie. Toutes ces mutations ont pour résultat des problèmes de repliement de protéines.

### La dénaturation inactive les protéines

En cas de modification des conditions du milieu dans lequel se trouve la protéine, en particulier des changements de pH, de température ou de concentration ionique, celle-ci peut changer de forme et même se déplier, phénomène qu'on appelle **dénaturation** (figure 3.25). La dénaturation a habituellement pour conséquence de rendre la protéine inactive ; cet effet est particulièrement important quand il porte sur des enzymes. Étant donné que pratiquement toutes les réactions qui se réalisent dans les organismes sont catalysées par des enzymes, il est vital que celles-ci restent fonctionnelles. Les méthodes traditionnelles de conservation d'aliments par salaison ou traitement au vinaigre font appel à la dénaturation des protéines. Avant le développement des réfrigérateurs et des surgélateurs, le seul moyen d'empêcher les microorganismes de se développer dans les aliments consistait à maintenir ceux-ci dans une solution riche en sel ou en vinaigre, qui dénature les enzymes de la plupart des microorganismes et les empêche donc de se développer.

La plupart des enzymes ne sont fonctionnelles que dans une fourchette étroite de paramètres physiques. Des enzymes qui circulent dans le sang dont le pH est environ 7,4 seraient rapidement dénaturées dans



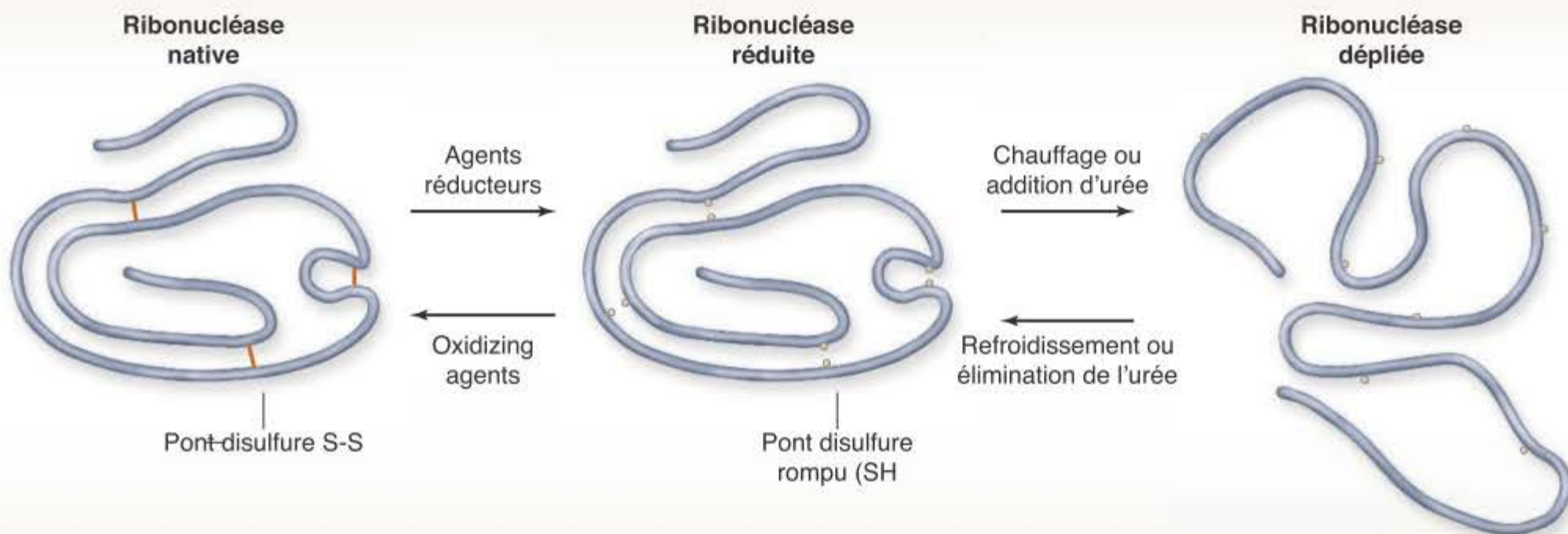
**Figure 3.25** Dénaturation d'une protéine. Des modifications de température, de pH ou d'autres facteurs de l'environnement peuvent provoquer le dépliement d'une protéine ; ce changement de conformation, dénommé dénaturation, entraîne l'inactivation de la protéine.

### DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

**Hypothèse:** La structure tridimensionnelle d'une protéine est sa structure thermodynamiquement stable. Elle ne dépend que de la structure primaire de la protéine et des conditions du milieu.

**Prédiction:** Si une protéine dénaturée est replacée dans ses conditions d'origine, elle se repliera sous sa forme originelle.

**Expérience:** De la ribonucléase est traitée par un agent réducteur pour rompre ses ponts (liaisons) disulfure et ensuite par de l'urée pour la déplier complètement. Les liaisons disulfure sont reformées en conditions non dénaturantes pour voir si la protéine se replie convenablement.



**Résultat:** La ribonucléase se replie convenablement.

**Conclusion:** L'hypothèse est validée. L'information contenue dans la structure primaire (la séquence des acides aminés) suffit pour assurer le repliement. Ceci implique que le repliement conduit à la structure thermodynamiquement stable.

**Expériences complémentaires:** Si les liaisons disulfure pouvaient se reformer dans les conditions dénaturantes, obtiendrait-on le même résultat ? Comment peut-on exclure que la protéine n'avait pas été entièrement dénaturée, conservant ainsi partiellement sa structure ?

**Figure 3.26** La structure tertiaire est déterminée par la structure primaire.

le milieu très acide de l'estomac. Inversement, les enzymes qui dégradent les protéines agissant dans l'estomac, où le pH est égal ou inférieur à 2, seraient dénaturées si elles se trouvaient dans les conditions basiques du sang. De la même manière, des organismes vivant à proximité de sources hydrothermales océaniques disposent d'enzymes efficaces aux températures supérieures à 100 °C qui caractérisent cet environnement extrême. Ces organismes sont incapables de survivre dans des eaux moins chaudes car leurs enzymes ne sont pas fonctionnelles à plus basse température. Chaque organisme possède une fourchette de tolérance spécifique aux pH, températures et concentrations en sel. Ce n'est que dans cette fourchette que leurs enzymes conservent la conformation leur permettant de réaliser leurs fonctions biologiques.

Lorsque l'environnement d'une protéine redevient normal après qu'elle ait été dénaturée, elle peut reprendre spontanément sa conformation naturelle grâce aux interactions de ses résidus d'acides aminés apolaires avec l'eau, pour autant qu'elle soit de petite dimension (figure 3.26). C'est chez l'enzyme ribonucléase (Rnase) que ce phénomène, appelé *renaturation*, fut observé pour la première fois et donna naissance au concept selon lequel la structure tertiaire des protéines est déterminée par leur structure primaire. Cette idée simple n'est cependant pas d'application générale : les grandes protéines ne sont en effet que rarement capables de se renaturer spontanément, en raison de la complexité de leur conformation finale.

Le fait que certaines protéines se renaturent spontanément implique que la structure tertiaire est fortement influencée par la structure primaire. Le ribosome d'*E. coli* constitue un exemple extrême : on peut séparer les diverses protéines du ribosome et les ré-assembler expérimentalement. S'il est vrai que ce processus requiert des changements de température et de concentration en ions, il n'en est pas moins représentatif d'une remarquable capacité d'auto-assemblage. Le fait que des structures complexes puissent se former par auto-assemblage constitue une idée centrale dans l'étude moderne de la biologie.

Il est important de distinguer dénaturation et **dissociation**. Chez les protéines possédant une structure quaternaire, les sous-unités peuvent se dissocier sans que leur structure tertiaire soit affectée. Les quatre sous-unités de l'hémoglobine par exemple peuvent se dissocier en quatre molécules individualisées (deux globines  $\alpha$  et deux globines  $\beta$ ) sans que celles-ci soient dénaturées. La ré-association de ces quatre unités en structure quaternaire pourra se réaliser aisément.

### Synthèse 3.4

**Les protéines sont des molécules aux fonctions diverses. Elles sont formées de 20 acides aminés différents. On peut considérer la structure des protéines à quatre niveaux :**

- (1) la séquence des acides aminés, ou structure primaire ;
- (2) les hélices et feuilletts plissés, ou structure secondaire ;
- (3) la forme tridimensionnelle, appelée structure tertiaire ;
- (4) des sous-unités polypeptidiques associées en structure quaternaire. Certaines substructures, appelées motifs, se retrouvent identiques dans de nombreuses protéines. Des protéines peuvent être décomposées en plusieurs domaines fonctionnels. Ce n'est que dans une fourchette étroite de conditions que les protéines se replient convenablement ; hors de cette fourchette elles ont tendance à se déplier (dénaturation). Certaines protéines dénaturées peuvent se replier et redevenir fonctionnelles (renaturation).

- Comment la connaissance de la structure d'une protéine nous aide-t-elle à prédire sa fonction ?

## 3.5 Les lipides, molécules hydrophobes

### Objectifs

1. Décrire la structure des triglycérides
2. Expliquer comment les triglycérides fonctionnent en tant que molécules de stockage de l'énergie
3. Appliquer la connaissance de la structure des phospholipides à la formation des membranes

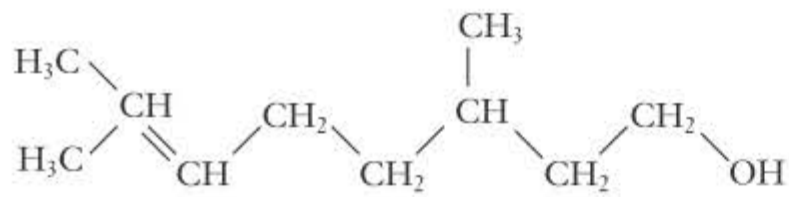
Les lipides constituent un groupe mal délimité de molécules réunies par une caractéristique commune, l'insolubilité dans l'eau. Les graisses de stockage animales représentent une catégorie de lipides. Les huiles végétales (d'olive, de maïs, d'arachide...) sont aussi des lipides, de même que les cires d'abeille ou le cérumen et certaines vitamines. Les lipides ont une proportion très élevée de liaisons apolaires carbone-hydrogène (C—H) et leurs longues chaînes ne peuvent pas disposer leurs portions apolaires à l'abri de leur environnement aqueux comme le font les protéines en se pliant sur elles-mêmes. Mis en contact avec l'eau, de nombreux lipides s'agrègent spontanément en orientant vers l'eau ce qu'ils possèdent comme régions polaires (hydrophiles) et en groupant leurs régions apolaires (hydrophobes) à l'intérieur de l'amas de molécules. On peut constater ce phénomène lorsqu'on ajoute de l'huile dans un récipient contenant de l'eau : l'huile remonte à la surface de l'eau sous forme de gouttelettes cohésives. Ce rassemblement spontané des lipides est d'une importance fondamentale pour les cellules car c'est lui qui est à la base de la structure des membranes cellulaires.

### Les graisses et les huiles sont des molécules complexes constituées d'acides gras fixés sur du glycérol

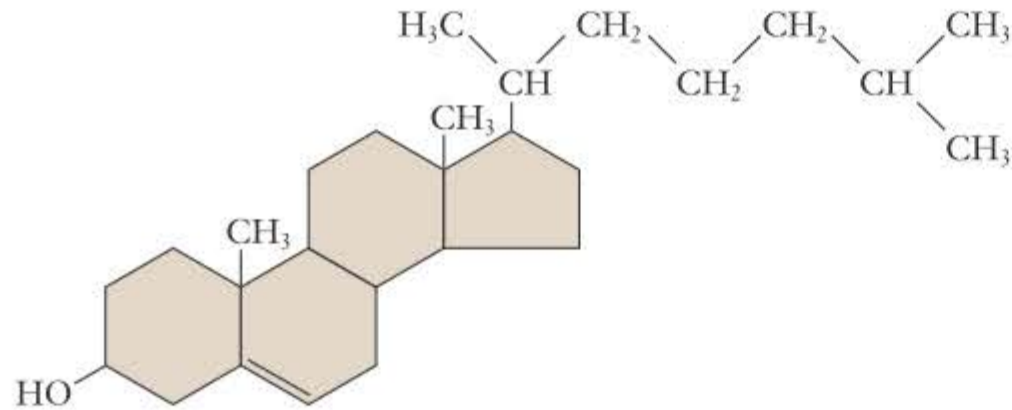
De nombreux lipides possèdent un squelette simple, constitué de deux types de molécules : acides gras et glycérol. Les acides gras sont de longues chaînes d'hydrocarbures se terminant par un groupe carboxyle (COOH). Le glycérol est un polyalcool à trois carbones (comportant trois groupes —OH). De nombreux lipides sont formés d'une molécule de glycérol dont chacun des carbones est associé à un acide gras, d'où leur nom de triglycérides ou plus précisément de *triacylglycérols* (voir figure 3.27) ; les graisses animales et les huiles végétales sont des triglycérides. Les trois acides gras d'un triglycéride peuvent mais ne doivent pas être identiques et ils diffèrent en fait souvent nettement les uns des autres. Les chaînes d'hydrocarbures varient en longueur, les plus fréquentes ayant un nombre paire de carbone compris entre 14 et 20 carbones. Ce sont les nombreuses liaisons C—H de ces molécules qui servent à stocker l'énergie pour des durées relativement longues.

Lorsque tous les carbones internes de la chaîne sont liés à deux atomes d'hydrogène, l'acide gras est dit **saturé** car il contient le nombre maximum possible d'hydrogènes (voir figure 3.27). Si par contre deux carbones sont liés entre eux par une liaison double, l'acide gras est **mono-insaturé** ; s'il y a plusieurs liaisons doubles dans la chaîne, il est **poly-insaturé**. La plupart des acides gras insaturés naturels ont des liaisons doubles de configuration *cis*, ce qui provoque un coude dans la chaîne (toutes les liaisons doubles des acides gras de la figure 3.27b sont *cis*).





a. Terpène (citronellol)



b. Stéroïde (cholestérol)

**Figure 3.28 Autres lipides.** (a.) Certains pigments, comme la chlorophylle et le rétinol, sont des terpènes; (b.) les stéroïdes ont des fonctions importantes comme constituants des membranes et comme constituants d'une classe d'hormones impliquées dans les communications chimiques.

sons C—H, riches en énergie, par rapport au nombre total de carbones de ces molécules est plus du double de celle qui caractérise les glucides (voir section 3.2). Les triglycérides constituent donc des réserves énergétiques beaucoup plus efficaces que les glucides; ils fournissent en moyenne environ neuf kilocalories (kcal) d'énergie chimique par gramme, alors que les glucides n'en fournissent que quatre.

La majorité des triglycérides animaux sont saturés (à l'exception de quelques huiles de poissons), tandis que la plupart des triglycérides végétaux sont insaturés (figure 3.27). Certaines huiles produites par des plantes tropicales (huile de palme et huile de coco) constituent des exceptions: elles sont saturées tout en étant fluides à température ordinaire.

En cas de suralimentation en glucides, l'organisme les met en réserve sous forme d'amidon, de glycogène ou de triglycérides, pour utili-

sation différée. La raison pour laquelle de nombreuses personnes grossissent avec l'âge est que leurs besoins énergétiques diminuent alors que leur consommation alimentaire reste constante. Dans ces conditions une proportion croissante des glucides qu'ils ingèrent se transforme en graisse.

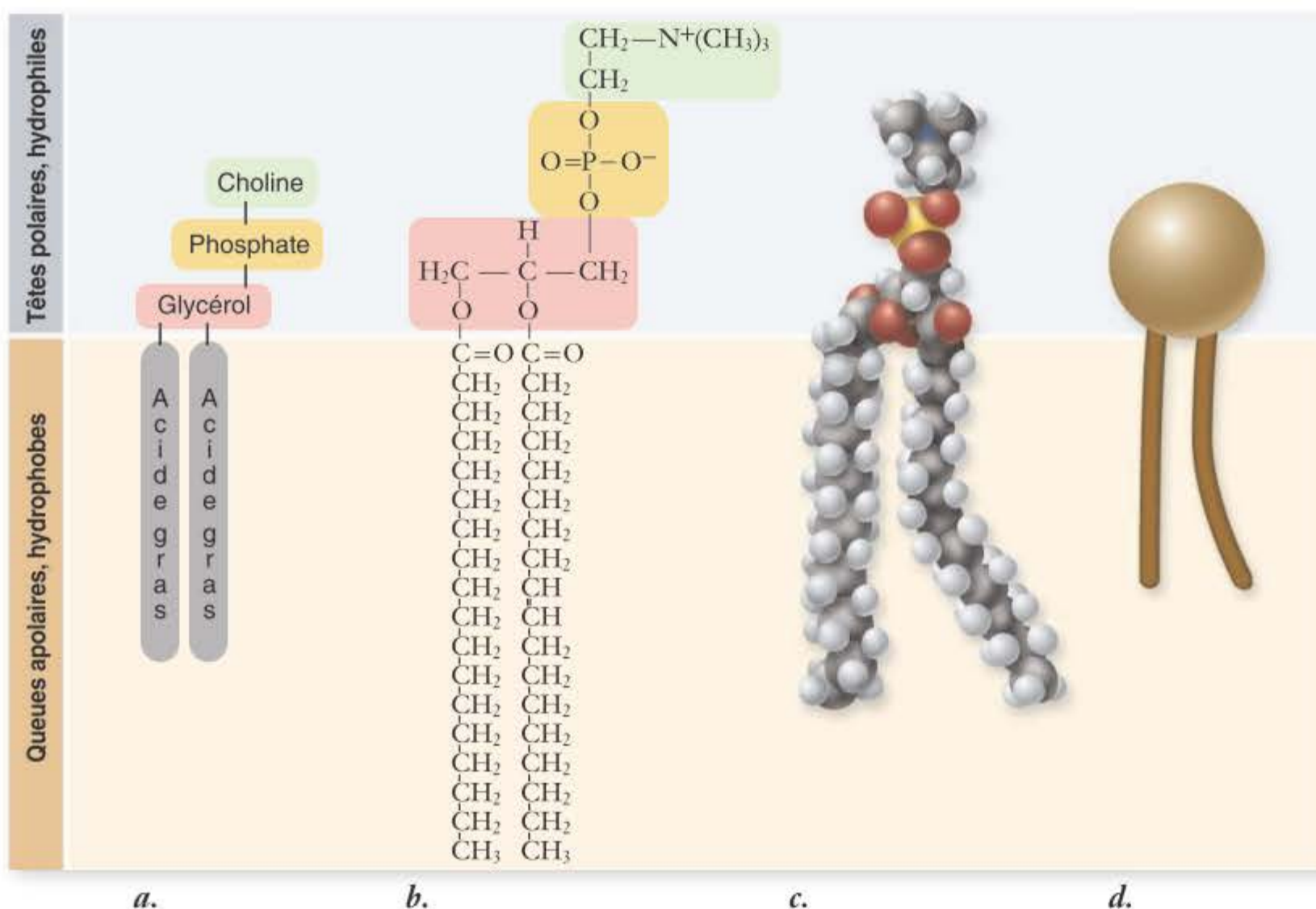
Une alimentation riche en triglycérides est un des nombreux facteurs que l'on estime contribuer aux maladies cardiovasculaires, en particulier à l'athérosclérose, affection qui se caractérise par le dépôt, dans les vaisseaux, de tissus graisseux appelés plaques d'athérome, bloquant ainsi le flux sanguin. La libération de fragments de plaques est la cause majeure des congestions cérébrales.

## Les phospholipides forment les membranes

Les **phospholipides**, une catégorie de lipides complexes, font partie des biomolécules très importantes car elles sont les constituants de base de toutes les membranes des cellules. Un phospholipide peut être considéré comme un triglycéride dont un des acides gras est remplacé par un phosphate. La structure de base d'un phospholipide comporte trois sortes de sous-unités :

1. le *glycérol*, un alcool à trois carbones, chacun d'eux porteur d'un groupe hydroxyle; il constitue le squelette de la molécule de phospholipide;
2. deux *acides gras*, longues chaînes de —CH<sub>2</sub> (chaînes hydrocarbonées) se terminant par un groupement carboxyle (—COOH);
3. un *groupe phosphate* (—PO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) fixé à une des extrémités du glycérol. Ce groupe phosphate chargé fixe généralement lui-même une molécule organique, chargée elle aussi, telle que la choline, l'éthanolamine ou l'acide aminé sérine.

Une molécule de phospholipide possède une « tête » polaire d'un côté (le groupe phosphate) et deux longues « queues » fortement apolaires de l'autre (figure 3.29). Bien qu'à première vue paradoxale, cette structure est essentielle pour le fonctionnement de la molécule; pourquoi une molécule devrait-elle être à la fois soluble et insoluble dans l'eau? La formation des membranes met en évidence les propriétés uniques d'une telle structure.



**Figure 3.29 Les phospholipides.**

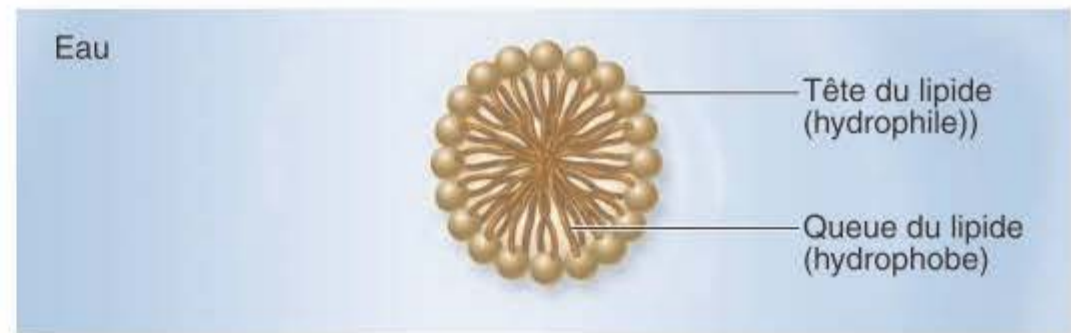
Le phospholipide dénommé phosphatidylcholine est représenté de quatre manières : (a) schéma; (b) formule développée; (c) modèle compact; (d) icône utilisée dans les représentations des membranes

Dans l'eau, les queues apolaires de molécules de phospholipide voisines s'agrègent en *micelles* sphériques, se mettant ainsi à l'abri de l'eau (figure 3.30a). C'est ainsi que les molécules de détergents solubilisent les graisses ; la graisse est soluble à l'intérieur apolaire de la micelle, tandis que la surface de la micelle, polaire, est soluble dans l'eau. Avec les phospholipides, c'est une structure plus complexe qui se forme, dans laquelle deux couches de molécules se font face, les queues hydrophobes de chacune d'elles s'orientant vers l'autre, laissant les têtes hydrophiles orientées vers l'extérieur, ce qui forme une bicouche (figure 3.30b). Les bicouches de phospholipides constituent la structure de base des membranes biologiques qui seront décrites en détail au chapitre 5.

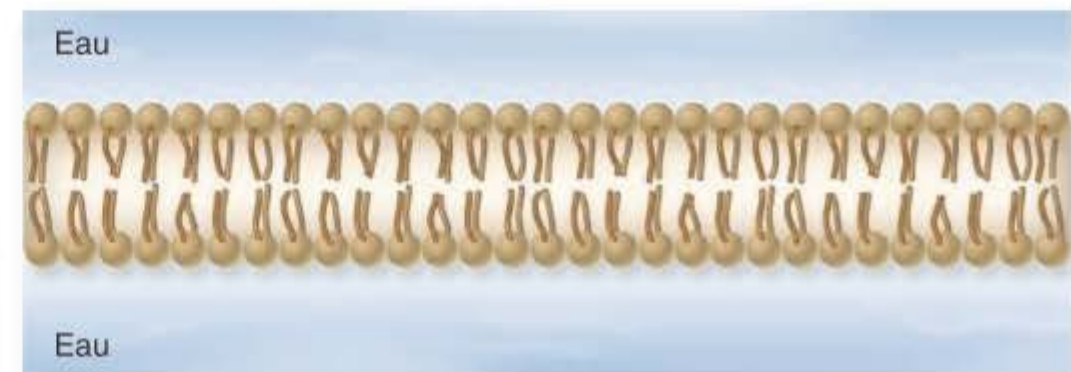
### Synthèse 3.5

Les triglycérides sont constitués d'acides gras liés à du glycérol. Ils peuvent contenir deux fois plus de liaisons C—H que les glucides et stockent par conséquent l'énergie de façon efficace. Comme les liaisons C—H des lipides sont apolaires, les triglycérides ne sont pas hydrosolubles et s'agrègent dans l'eau. Dans les phospholipides, un acide gras est remplacé par un groupe phosphate, hydrophile, ce qui leur permet de former spontanément des bicouches, qui sont à la base des membranes biologiques.

- *Pour quelle raison les phospholipides forment-ils des membranes alors que les triglycérides forment des gouttelettes insolubles dans l'eau ?*



a.



b.

**Figure 3.30** Les lipides forment spontanément des micelles ou des bicouches dans l'eau. En milieu aqueux les molécules de lipide s'orientent d'une manière telle que leurs têtes polaires (hydrophiles) se situent dans le milieu polaire constitué par l'eau et que leurs queues apolaires (hydrophobes) soient écartées de l'eau. (a) Des gouttelettes, appelées micelles, peuvent se former ; (b) des molécules de phospholipides peuvent se disposer en deux couches ; dans les deux cas les têtes hydrophiles s'orientent vers l'extérieur, les queues hydrophobes vers l'intérieur. Le second exemple représente ce qu'on appelle une bicouche de phospholipides.

## Résumé

### 3.1 Le carbone, charpente des biomolécules

Le carbone, squelette de toutes les biomolécules, peut former quatre liaisons covalentes et réaliser de longues chaînes. Les hydrocarbures sont constitués de carbone et d'hydrogène ; les liaisons qu'ils comportent stockent de grandes quantités d'énergie.

**Les groupes fonctionnels rendent compte des différentes propriétés des molécules**

Les groupes fonctionnels sont des atomes ou des groupes d'atomes qui confèrent des caractéristiques chimiques spécifiques aux molécules qui les portent.

Carbone et hydrogène possèdent des électronégativités très semblables, de sorte que les liaisons C—H sont apolaires. L'électronégativité de l'oxygène et de l'azote est plus élevée, ce qui donne lieu à des liaisons polaires.

**Les isomères ont la même formule moléculaire mais des structures différentes**

Les isomères de structure sont des molécules ayant la même formule mais des structures différentes ; les stéréo-isomères diffèrent par la localisation de leurs groupes fonctionnels. Les énantiomères sont des images spéculaires l'un de l'autre.

**Les macromolécules biologiques incluent les glucides, les acides nucléiques, les protéines et les lipides**

La majorité des macromolécules biologiques sont des polymères, longues chaînes d'unités monomères. Ces polymères sont formés par élimination d'eau (H et OH) lors de chaque liaison d'un nouveau monomère (réaction de déshydratation). La rupture de ces liaisons libère une molécule d'eau (hydrolyse).

### 3.2 Les glucides, matériaux de structure et molécules de stockage d'énergie

La formule générale glucides est  $C_m(H_2O)_n$  où  $m \geq n$ . Les glucides servent de molécules de stockage d'énergie et de matériaux de structure.

**Les monosaccharides sont des sucres simples**

Les sucres simples comportent de trois à sept carbones. Citons le glycéraldéhyde (3C), le ribose (5C) et le glucose (6C).

**Il existe de nombreux isomères des sucres**

La formule moléculaire des sucres à six carbones est  $C_6H_{12}O_6$ , dont il existe de nombreux isomères. Les systèmes vivants disposent souvent d'enzymes capables de convertir les isomères en d'autres isomères.

**Les disaccharides servent de molécules de transport dans les plantes et d'aliments pour les animaux**

Les plantes transforment le glucose en saccharose, un disaccharide servant au transport dans l'organisme. Les femelles de mammifères produisent un autre disaccharide, le lactose, pour nourrir leurs jeunes.

**Certains polysaccharides servent au stockage d'énergie, d'autres sont des composants de structures**

Le glucose sert à la synthèse de trois polymères importants : le glycogène, chez les animaux et les champignons, l'amidon et la cellulose chez les plantes. La chitine est un composant de structure des arthropodes et de nombreux champignons, proche de la cellulose.

### 3.3 Les acides nucléiques, molécules de l'information

L'acide désoxyribonucléique (ADN) et l'acide ribonucléique (ARN) sont des polymères de nucléotides. Ils sont utilisés par les cellules pour le stockage et le transfert de l'information.

#### *Les acides nucléiques sont des polymères de nucléotides*

Les acides nucléiques sont composés de quatre nucléotides : adénine, guanine, cytosine et thymine dans l'ADN, la thymine étant remplacée par l'uracile dans l'ARN.

#### *L'ADN est détenteur du code génétique*

L'ADN se présente sous forme de deux hélices appariées par des bases spécifiques : adénine et thymine, guanine et cytosine. C'est la séquence de ces nucléotides dans l'ADN qui constitue le code génétique.

#### *L'ARN a plusieurs fonctions dans la cellule*

L'ARN est une copie de l'ADN ; il transfère l'information contenue dans l'ADN, est un constituant des ribosomes, peut agir comme enzyme et affecter l'expression des gènes.

#### *D'autres nucléotides sont des composants essentiels des réactions énergétiques*

L'adénosine triphosphate (ATP) est le fournisseur d'énergie dans les cellules : le NAD<sup>+</sup> et le FAD sont de transporteurs d'électrons lors des activités cellulaires.

### 3.4 Les protéines, molécules aux structures et fonctions variées

#### *Les protéines sont des polymères d'acides aminés*

Les acides aminés s'associent par des liaisons peptidiques pour former des polypeptides. Les vingt acides aminés habituels se distinguent par leurs groupes R, qui déterminent leurs propriétés respectives.

#### *Les protéines présentent différents niveaux de structure*

On peut définir la structure selon une certaine hiérarchie : primaire (la séquence des acides aminés), secondaire (les modes de réalisation des liaisons hydrogène, tertiaire (le repliement tridimensionnel) et quaternaire (l'association entre deux ou plusieurs polypeptides).

#### *Motifs et domaines sont des éléments de structure des protéines*

Les motifs sont des éléments de structure semblables présents dans des protéines différentes ; ils y créent des plis, des crêtes ou des « tonneaux ». Les domaines sont des sous-unités fonctionnelles au sein d'une structure tertiaire.

#### *Le processus de pliage des protéines fait intervenir des protéines chaperonnes*

Les chaperonnes aident au repliement des protéines. Les protéines de choc thermique sont des chaperonnes.

#### *Certaines maladies sont dues à des repliements incorrects*

Certains types de fibrose kystique et la maladie d'Alzheimer sont associées à des repliements de protéines défectueux.

#### *La dénaturation inactive les protéines*

Le dépliement de leur structure tertiaire, ou dénaturation, désactive généralement les protéines. Certaines protéines dénaturées peuvent retrouver leur fonction si les conditions reviennent à la normale ; ceci implique une forte influence de la structure primaire sur la structure tertiaire.

La dissociation est la séparation des sous-unités de protéines comportant une structure quaternaire, séparation qui n'affecte pas la structure tertiaire.

### 3.5 Les lipides, molécules hydrophobes

Les lipides sont insolubles dans l'eau car ils possèdent de très nombreuses liaisons C—H, apolaires.

#### *Les triglycérides sont des polymères complexes formés d'acides gras fixés sur un glycérol*

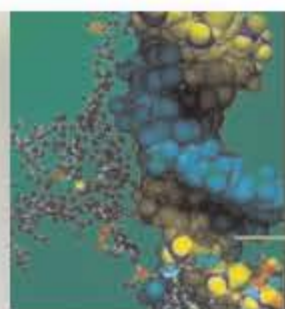
De nombreux lipides sont des triglycérides, formés de trois acides gras associés à un glycérol. Les acides gras saturés sont ceux qui contiennent le nombre maximum d'atomes d'hydrogène. Les acides gras insaturés contiennent une ou plusieurs liaisons doubles entre atomes de carbone.

#### *Les triglycérides sont d'excellentes molécules de stockage d'énergie*

L'énergie stockée dans leurs liaisons C—H rend les triglycérides deux fois plus riches en énergie que les glucides : 9 kcal/g au lieu de 4 kcal/g ; c'est pourquoi les excédents de glucides sont convertis en triglycérides pour le stockage.

#### *Les phospholipides forment des membranes*

Les phospholipides sont constitués de deux acides gras et d'un phosphate liés à un glycérol. Dans les bicouches de phospholipides des membranes, les groupes phosphate, hydrophiles, se disposent sur les deux faces de la membrane, tandis que les queues hydrophobes se tournent vers le centre.



## Questions

### COMPRÉHENSION

- Comment un polymère est-il produit à partir de monomères ?
  - par croissance de la chaîne d'atomes de carbones
  - par élimination de groupes —OH et d'hydrogène
  - par addition de groupes —OH et d'hydrogène
  - par liaisons hydrogène
- Pourquoi les glucides sont-ils d'importantes molécules de stockage d'énergie ?
  - les liaisons C—H présentes dans les glucides stockent de l'énergie
  - les doubles liaisons entre carbone et oxygène sont très fortes
  - l'électronégativité des atomes d'oxygène signifie qu'un glucide est fait de nombreuses liaisons polaires
  - les glucides peuvent se cycliser dans le milieu aqueux de la cellule
- Les cellules végétales et les cellules animales stockent l'énergie respectivement sous forme de \_\_\_\_\_ et de \_\_\_\_\_.
  - fructose ; glucose
  - disaccharides ; monosaccharides
  - cellulose ; chitine
  - amidon ; glycogène
- Quel glucide trouve-t-on dans une molécule d'ARN ?
  - galactose
  - désoxyribose
  - ribose
  - glucose

5. Les molécules d'ADN ou d'ARN sont des polymères de
    - a. monosaccharides
    - b. nucléotides
    - c. acides aminés
    - d. acides gras
  6. En quoi la cellulose diffère-t-elle de l'amylopectine ?
    - a. l'amylopectine est produite par les cellules végétales, la cellulose par les cellules animales
    - b. la cellulose forme des longs filaments, l'amylopectine est ramifiée
    - c. l'amylopectine est insoluble, la cellulose est soluble
    - d. par les trois affirmations ci-dessus
  7. De quels monomères les protéines sont-elles faites ?
    - a. monosaccharides
    - b. nucléotides
    - c. acides aminés
    - d. acides gras
  8. Un triglycéride est une forme de \_\_\_\_\_, composé de \_\_\_\_\_
    - a. lipide ; acides gras et glucose
    - b. lipide ; acides gras et glycérol
    - c. glucide ; acides gras
    - d. lipide ; cholestérol
5. Du fait que deux protéines différentes possèdent un même domaine on peut déduire qu'elles ont
    - a. la même structure primaire
    - b. une fonction similaire
    - c. des fonctions très différentes
    - d. la même structure primaire mais une fonction différente
  6. Quel caractère de la structure des triglycérides explique-t-il leur insolubilité dans l'eau ?
    - a. le groupe COOH des acides gras
    - b. les liaisons C—H apolaires des acides gras
    - c. les groupes OH du glycérol
    - d. les liaisons C=C des acides gras insaturés
  7. La formation spontanée de bicouches lipidiques dans un milieu aqueux a lieu parce que
    - a. les têtes polaires des phospholipides peuvent interagir avec l'eau
    - b. les longues queues d'acides gras des phospholipides peuvent interagir avec l'eau
    - c. les queues d'acides gras des phospholipides sont hydrophobes
    - d. à la fois a et c

## APPLICATIONS

1. Contrairement à l'amidon et au glycogène, la cellulose ne peut servir de source d'énergie car
  - a. l'amidon et la cellulose ont la même structure
  - b. notre organisme ne possède pas d'enzyme capable d'hydrolyser la cellulose
  - c. amidon et glycogène ont la même structure
  - d. notre organisme synthétise de l'amidon mais pas de cellulose
2. Qu'est-ce qui ne constitue PAS une différence entre ADN et ARN ?
  - a. un désoxyribose au lieu d'un ribose
  - b. de la thymine au lieu d'uracile
  - c. un double brin au lieu d'un simple brin
  - d. un phosphodiester au lieu de liaisons hydrogène
3. Quelle partie d'un acide aminé a la plus grande influence sur la structure d'ensemble d'une protéine ?
  - a. le groupe amine ( $-\text{NH}_2$ )
  - b. le groupe R
  - c. le groupe carboxyle ( $-\text{COOH}$ )
  - d. à la fois a et c
4. Une mutation n'altérant qu'un seul acide aminé d'une protéine peut modifier
  - a. la structure primaire de la protéine
  - b. la structure secondaire
  - c. la structure tertiaire
  - d. les trois structures

## RÉVISION

1. En quoi les quatre types de macromolécules biologiques diffèrent-elles ? En quoi leurs structures respectives sont-elles liées à leurs fonctions ?
2. Les liaisons hydrogène et les interactions hydrophobes jouent chacune un rôle important dans la stabilisation et l'organisation des macromolécules biologiques ; décrivez comment elles affectent la forme et la fonction de chacun des quatre types de macromolécules décrites dans ce chapitre. Forme et fonction sont-elles affectées par la rupture de liaisons hydrogène ? et par les interactions hydrophobes ?
3. Les plantes synthétisent et de l'amidon et de la cellulose. Pensez-vous que les enzymes servant à la synthèse d'amidon peuvent aussi intervenir dans la synthèse de cellulose ? Présentez des arguments à ce sujet en vous basant sur la structure et la fonction des enzymes et des polymères synthétisés.