

www.tunisie-etudes.info

Ce document a été téléchargé depuis
www.tunisie-etudes.info

Des documents gratuits, devoirs, examens, cours, exercices,
corrigés... Ainsi que toute une rubrique pour vous aider à
trouver un emploi sans oublier les avis de concours en
direct

Notre page Twitter :

<http://www.twitter.com/TunisieEtudes>

Notre page FaceBook :

<http://www.facebook.com/TunisieEtudes>

The screenshot shows the homepage of Tunisia-études.info. At the top, there is a navigation bar with the site name 'TUNISIE-ETUDES.INFO' and three menu items: 'Tous les documents', 'BAC', and 'Avis de co'. Below this is a 'Newsflash' section with a decorative blue background and a text box that reads: 'Tunisie-etudes.info vous aide dans votre préparation pour le concours de l'ENA. Documents de préparation pour le concours national tunisien de l'ENA'. A 'Home' button is visible below the newsflash. On the left side, there is a 'Main Menu' with a list of links: Home, News, Web Links, Documents, Primaire, Collège, Secondaire, and Supérieur. The main content area features a 'BIENVENUE SUR TUNISIE-ETUDES.INFO' section with a sub-heading 'Avis de concours', 'Écrit par Administrateur', and a date 'Mercredi, 20 Janvier 2010 08:47'. The text in this section says: 'Accéder aux derniers avis de concours publier par les entreprises tunisiennes au jour le jour directement sur votre site' and includes a link 'Avis de concours en direct'. At the bottom of this section, there are links for 'Accès aux documents' and 'Retrouvez nous sur FaceBook'.

Merci d'avoir choisi www.tunisie-etudes.info
Bonne lecture et bon travail

www.tunisie-etudes.info – www.algointro.info

SVT : La cellule

TunisieEtudes

Contenus

Articles

Cellule (biologie)	1
Lipide	10
Glucide	17
Acide nucléique	24
Osmose	28
Division cellulaire	32
Mitose	33
Méiose	40
Métabolisme cellulaire	45
Glycolyse	46
Fermentation	54
Photosynthèse	58
Mitochondrie	66
Eukaryota	72
Procaryote	76
Noyau (biologie)	79

Références

Sources et contributeurs de l'article	81
Source des images, licences et contributeurs	83

Licence des articles

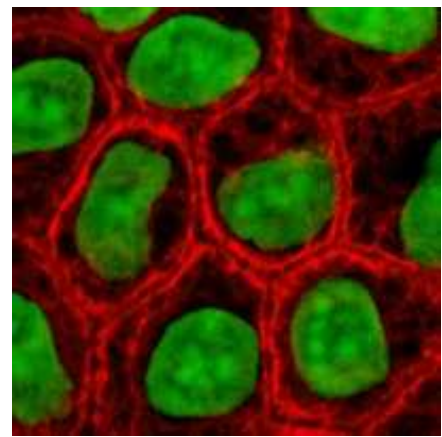
Licence	85
---------	----

Cellule (biologie)

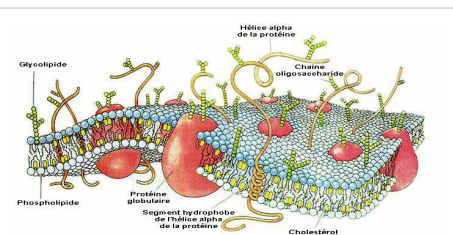
🔗 Pour les articles homonymes, voir cellule.

La **cellule** (du latin *cellula* petite chambre) est l'unité structurale, fonctionnelle et reproductrice constituant tout ou partie d'un être vivant (à l'exception des virus). Chaque cellule est une entité vivante qui, dans le cas d'organismes multicellulaires, fonctionne de manière autonome, mais coordonnée avec les autres. Les cellules de même type sont réunies en tissus, eux-mêmes réunis en organes.

La théorie cellulaire implique l'unité de tout le vivant : tous les êtres vivants sont composés de cellules dont la structure fondamentale est commune ainsi que l'homéostasie du milieu intérieur, milieu de composition physico-chimique régulé et propice au développement des cellules de l'espèce considérée.



Cellules épithéliales en culture. L'ADN est coloré en vert, les filaments de kératine en rouge.



Une petite section d'une membrane cellulaire. Cette membrane de cellule moderne est bien plus sophistiquée que la simple phospholipide à deux couches originelle (les petites sphères à deux queues). Protéines et glucides ont plusieurs fonctions de régulation du passage de matériau à travers la membrane et de réaction à l'environnement.

Histoire du concept

- 1665 : Robert Hooke découvre des cellules mortes dans du liège, ces cellules lui font penser aux cellules d'un monastère, d'où le nom. Puis il observe des cellules dans des plantes vivantes, en utilisant les premiers microscopes.
- 1839 : Theodor Schwann découvre que les plantes et les animaux sont tous faits de cellules, concluant que la cellule est l'unité commune de structure et de développement, ce qui fonda la théorie cellulaire. Il donna son nom aux *cellules de Schwann*.
- La croyance selon laquelle des formes de vie peuvent apparaître spontanément (*génération spontanée*) est réfutée par Louis Pasteur (1822-1895).
- 1858 : Rudolf Virchow affirma que les cellules naissent du résultat de la division cellulaire (« *omnis cellula ex cellula* »), ce qui repose en termes cellulaires la question de l'œuf et de la poule. C'est précisément cette partie qui est attaquée par les tenants du créationnisme ou de son dernier avatar, le dessein intelligent.

Théorie cellulaire

Article détaillé : Théorie cellulaire.

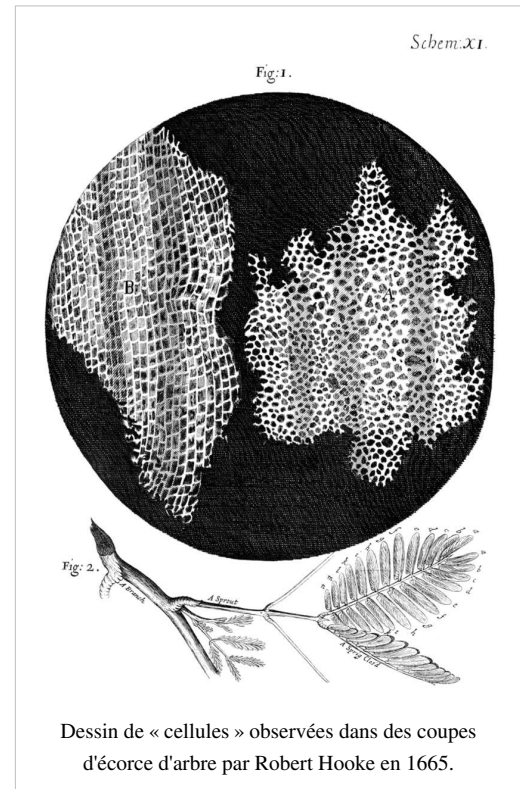
1. La cellule est l'unité constitutive des organismes vivants. Elle en est aussi l'unité fonctionnelle.
2. L'organisme dépend de l'activité des cellules isolées ou groupées en tissus pour assurer les différentes fonctions.
3. Les activités biochimiques des cellules sont coordonnées et déterminées par certaines structures présentes à l'intérieur des cellules.
4. La multiplication des cellules permet le maintien des organismes et leur multiplication.
5. Cette théorie est formulée en 1838 par Schleiden et Schwann : la cellule est unité de vie (tout ce qui est vivant est cellulaire). Cette théorie évoque également la présence d'organites à l'intérieur de ces mêmes cellules.

La notion de cellule

Ici on se demande avant tout quelles sont les caractéristiques communes aux cellules, malgré leur diversité.

La cellule, machine à produire de l'ordre

La cellule représente un état hautement organisé de la matière : maintenir cet ordre tout en étant soumis aux principes de la thermodynamique nécessite la mise en place de structures permettant d'utiliser l'énergie, la matière extérieure (on crée de l'ordre au niveau de la cellule mais, globalement, l'entropie augmente) ; la cellule est donc un système thermodynamiquement ouvert.



Dessin de « cellules » observées dans des coupes d'écorce d'arbre par Robert Hooke en 1665.

Un espace clos effectuant des échanges avec l'extérieur

La cellule constitue une unité spatiale, délimitée par une membrane. Celle-ci, loin d'être une limite hermétique, constitue une surface d'échanges permettant la mise en place de flux.

Les membranes plasmiques, malgré leur diversité possèdent, sauf exceptions (certaines archées thermophiles possédant une seule couche de lipides), une structure identique :

- une bicouche phospholipidique composée de lipides amphiphiles, qui constitue un filtre de base permettant le passage des substances hydrophobes, freinant celui des hydrophiles.
- des protéines transmembranaires et périphériques aux rôles divers (transferts, transport, transduction de signaux...)

La membrane agit non seulement comme un filtre, c'est-à-dire en laissant passer certaines molécules selon la différence de concentration (appelée à tort gradient de concentration) mais aussi en utilisant de l'énergie (osmotique, chimique...) pour favoriser les flux endergoniques. Elle permet aussi le passage de la lumière, de la chaleur... En tant que surface de contact avec l'extérieur, elle assure aussi la transmission d'informations nécessaires à la réactivité de la cellule aux changements de l'environnement et à la coordination avec d'autres cellules.

La membrane plasmique crée donc un espace clos en constant échange avec l'environnement proche.

La compartimentation : mise en place de microenvironnements aux propriétés spécifiques

La présence d'une membrane biologique entourant un espace, que ce soit le cytoplasme ou la lumière d'un organe, va permettre, en contrôlant les échanges des macromolécules, des ions (et de toute autre molécule) l'établissement de conditions favorisant certaines réactions par rapport à d'autres : en variant les différents facteurs physico-chimiques (pH, concentration en ions...), la nature des enzymes et des produits, leur nombre...

Cet environnement permet ainsi la biosynthèse et la dégradation de molécules organiques, et ainsi le maintien d'une structure hautement organisée par un recyclage constant des molécules qui le forment.

Cette compartimentation se trouve particulièrement poussée dans le cas des eucaryotes : elle permet la spécialisation fonctionnelle des différents organites (la composition de leur lumière étant différente, ils sont le siège de réactions différentes : on va ainsi pouvoir favoriser la production de tel produit dans un compartiment, sa destruction dans un autre).

La cellule un flux organisé de matière et d'énergie

Cette structure de base (une membrane organisant les échanges entourant un compartiment, lieu de réactions chimiques spécifiques) va permettre la mise en place et le maintien de flux de matière, d'énergie, d'information... traversant la cellule. Il y a donc une réelle organisation des échanges cellule-extérieur, qui va permettre au « système cellule » (au sens thermodynamique) de maintenir sa structure hautement organisée.

Finalement, la cellule ne constitue pas une structure stable et immuable mais plutôt une entité dynamique nécessitant un apport constant de matière et d'énergie pour permettre son fonctionnement et le maintien de sa structure : seule son organisation persiste, ses constituants étant en perpétuel renouvellement.

Le potentiel de repos de la cellule détermine la différence de potentiel (-70 mV environ^[réf. nécessaire]), avec l'intérieur de la cellule négatif.

La cellule vectrice de gènes

Cette structure résulte de l'expression d'un programme génétique complexe (permettant notamment la synthèse d'enzymes dont on vient de voir l'importance). Celui-ci doit être transmis, en même temps que la structure de base, au cours des divisions cellulaires. La cellule peut donc être considérée non seulement comme l'unité structurelle du vivant mais aussi comme un vecteur de gènes assurant leur transmission au fil des générations.

La transmission des gènes et cycle cellulaire

La division cellulaire aboutissant, à partir d'une cellule mère, à deux cellules filles contenant le même génome (aux erreurs de copie près) nécessite la succession de phases de synthèse protéique permettant le renouvellement et la croissance cellulaire, de synthèse d'ADN et enfin de partition plus ou moins équitable de la cellule.

La synthèse protéique résulte de l'expression du matériel génétique, elle se déroule en plusieurs étapes : transcription de l'ADN en ARN, traduction de l'ARN en une chaîne polypeptidique, repliement de celle-ci (chez les eucaryotes s'insèrent des phases de maturation où l'on coupe et modifie la séquence synthétisée). La copie du génome est réalisée par toute une machinerie protéique permettant à l'ADN polymérase d'accéder à la séquence et de la copier, selon le principe d'appariement des bases.

La partition de la cellule se fait par des mécanismes différents chez les procaryotes et les eucaryotes (nommée alors mitose) : celle-ci consiste en la partition et la transmission du génome intégral de la cellule mère.

La reproduction sexuée et cycle du développement

La cellule est là aussi le vecteur de gènes et permet un brassage génétique au sein de la population grâce aux processus cellulaires que sont la méiose et la fécondation.

La reproduction sexuée est caractéristique des eucaryotes, mais il existe des mécanismes de brassage génétique chez les procaryotes.

La mort cellulaire : la cellule au service de l'organisme et des gènes

La cellule ayant reçu un signal de son environnement va exprimer un programme entraînant sa mort (l'apoptose étant un de ces mécanismes) : ce phénomène est nécessaire au développement des organismes pluricellulaires ; autant chez les végétaux (avec par exemple la mort des cellules formant le tube criblé), que chez les animaux (lors de la mise en place de la main chez l'homme : on a initialement une main palmée, la mort des cellules permet l'individualisation des doigts). Ce phénomène a aussi été découvert chez certaines bactéries (la mort cellulaire permet de limiter le nombre de bactéries lorsque les ressources sont insuffisantes).

La cellule, tant pour les êtres pluricellulaires que pour les unicellulaires, constitue une structure vouée avant tout à permettre la reproduction de l'organisme et donc la transmission d'une structure de base contenant un programme génétique. Ainsi, certains auteurs ont été amenés à formuler la théorie du gène égoïste, considérant les organismes (et donc les cellules) comme de simples structures destinées à assurer la transmission et la prolifération des gènes (le gène proliférant alors pour lui-même est qualifié d'égoïste).

Interdépendance cellulaire : de la cellule à l'organisme

La cellule, en constant échange avec l'extérieur dépend entièrement de celui-ci. Elle dépend aussi et surtout des autres cellules, à plusieurs niveaux :

Les êtres unicellulaires : la cellule « bonne à tout faire »

Ici, l'être vivant ne comporte qu'une cellule : celle-ci doit donc assurer toutes les fonctions vitales (se nourrir, intégrer et réagir aux variations du milieu, proliférer...)

La cellule est donc en quelque sorte autonome mais elle dépend tout de même des autres cellules (rares sont les cellules ne prélevant que dans le milieu des composés exclusivement inorganiques).

Il peut donc exister une interdépendance cellulaire, même pour les êtres unicellulaires.

L'organisme pluricellulaire : une communauté de cellules interdépendantes

Ses cellules sont totalement dépendantes du bon fonctionnement des autres cellules: chacune d'entre elles, bien qu'ayant le même matériel génétique (à de rares exceptions près: les gamètes, les lymphocytes par exemple), exprime un programme génétique particulier qui la maintient dans une voie de différenciation (plus ou moins poussée). Cette spécialisation implique le fractionnement d'opérations effectuées dans une seule cellule pour les unicellulaires : les cellules d'un même organisme s'organisent en différentes structures (tissus organes systèmes....) réalisant des fonctions particulières. Ce fractionnement des fonctions nécessite une coordination entre cellules d'où l'émergence de systèmes de communication entre cellules.

On a donc une interdépendance forte au sein même de l'organisme qui se superpose à la dépendance aux autres êtres vivants.

La cellule eucaryote: formation de communautés de cellules intracellulaires

La théorie endosymbiotique (théorie démontrée en ce qui concerne les mitochondries et les chloroplastes) énonce que les cellules eucaryotes se sont formées à partir d'une cellule procaryote ayant phagocyté puis domestiqué des bactéries : celles-ci seraient à l'origine des mitochondries. L'invagination de cyanobactéries aurait donné naissance aux chloroplastes.

La cellule eucaryote dérive donc de l'association symbiotique de bactéries qui sont devenues totalement interdépendantes au point de former une seule et même unité structurale et fonctionnelle.

Les principales structures cellulaires

Il existe deux types fondamentaux de cellules selon qu'elles possèdent ou non un noyau :

- les procaryotes dont l'ADN est libre dans le cytoplasme (les bactéries, par exemple). Ils comprennent les eubactéries et les archéobactéries ;
- les eucaryotes qui ont une organisation complexe, de nombreux organites et dont le noyau est entouré d'une membrane nucléaire.

Principales différences entre les cellules procaryotes et eucaryotes

	Procaryotes	Eucaryotes
représentants	bactéries, archées	protistes, champignons, plantes, animaux
Taille typique	~ 1-10 µm	~ 10-100 µm
Type de noyau	nucléoïde; pas de véritable noyau	vrai noyau avec une enveloppe
ADN	circulaire (chromosome), avec des protéines HU pour eubactéries	molécules linéaires (chromosomes) avec des protéines <i>histone</i>
ARN/synthèse des protéines	couplé au cytoplasme	synthèse d'ARN dans le noyau synthèse de protéines dans le cytoplasme
Ribosomes	23S+16S+5S	28S+18S+5,8S+5S
Structure cytoplasmique	très peu de structures	très structuré par des membranes intracellulaires et un cytosquelette
Mouvement de la cellule	flagelle fait de flagelline	flagelle et cils fait de tubuline
Métabolisme	anaérobie ou aérobie	habituellement aérobie
Mitochondries	aucune	de une à plusieurs douzaines
Chloroplastes	aucun	dans les algues et les plantes chlorophylliennes
Organisation	habituellement des cellules isolées	cellules isolées, colonies, organismes complexes avec des cellules spécialisées
Division de la cellule	division simple	Mitose (multiplication conforme de la cellule) Méiose (formation de gamètes)

Eubactéries

- Le *cytoplasme* des procaryotes (le contenu de la cellule) est diffus et granulaire, du fait des ribosomes (complexe macromoléculaire responsable de la synthèse des protéines).
- La membrane plasmique isole l'intérieur de la cellule de son environnement, et sert de filtre et de porte de communication.
- Il y a souvent ^[1] une paroi cellulaire. Elle est formée de *peptidoglycane* chez les eubactéries, et joue le rôle de barrière supplémentaire contre les forces extérieures. Elle empêche également la cellule d'éclater sous la pression osmotique dans un environnement hypotonique.
- L'ADN des procaryotes se compose d'une molécule circulaire super enroulée. Bien que sans véritable noyau, l'ADN est toutefois condensé en un *nucléoïde*.

Les procaryotes peuvent posséder un ADN extra-chromosomal, organisé en molécules circulaires appelées *plasmides*. Ils peuvent avoir des fonctions supplémentaires, telles que la résistance aux antibiotiques. Certains procaryotes ont un flagelle leur permettant de se déplacer activement, plutôt que de dériver passivement.

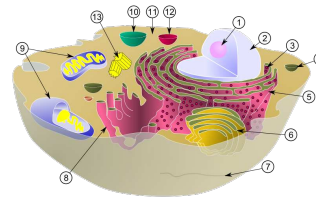
Spécificités des archées

Les archéobactéries (archaea) sont considérées comme similaires à certains des premiers organismes qui existent sur Terre. On les rencontre notamment dans des milieux extrêmes (elles sont souvent appelées extrémophiles), tels que geysers, monts hydrothermaux, les fonds abyssaux. Certaines peuvent résister à des pressions et des températures extrêmes, et avoir un métabolisme basé sur le méthane ou le soufre.

Cellule eucaryote

Organisation d'une cellule animale eucaryote typique.

1. Nucléole
2. Noyau
3. Ribosome
4. Vésicule
5. Réticulum endoplasmique rugueux (granuleux)
6. Appareil de Golgi
7. Microtubule
8. Réticulum endoplasmique lisse
9. Mitochondrie
10. Lysosome
11. Cytoplasme (rempli par le cytosol)
12. Peroxysome
13. Centrosome



- Le cytoplasme n'est pas aussi granulaire que celui des procaryotes, puisque la majeure partie de ses ribosomes sont rattachés au réticulum endoplasmique.
- La membrane plasmique ressemble, dans sa fonction, à celle des procaryotes, avec quelques différences mineures dans sa configuration.
- La paroi cellulosique, quand elle existe (végétaux), est composée de polysaccharides, principalement la cellulose.
- L'ADN des eucaryotes est organisé en une ou plusieurs molécules linéaires. Ces molécules se condensent en s'enroulant autour d'histones lors de la division cellulaire. Tous les chromosomes de l'ADN sont stockés dans le noyau, séparés du cytoplasme par une membrane. Les eucaryotes ne possèdent pas de plasmides : seuls quelques organites peuvent contenir de l'ADN.
- Certaines cellules eucaryotes peuvent devenir mobiles, en utilisant un cil ou un flagelle (spermatozoïde par exemple). Leur flagelle est plus évolué que celui des procaryotes.

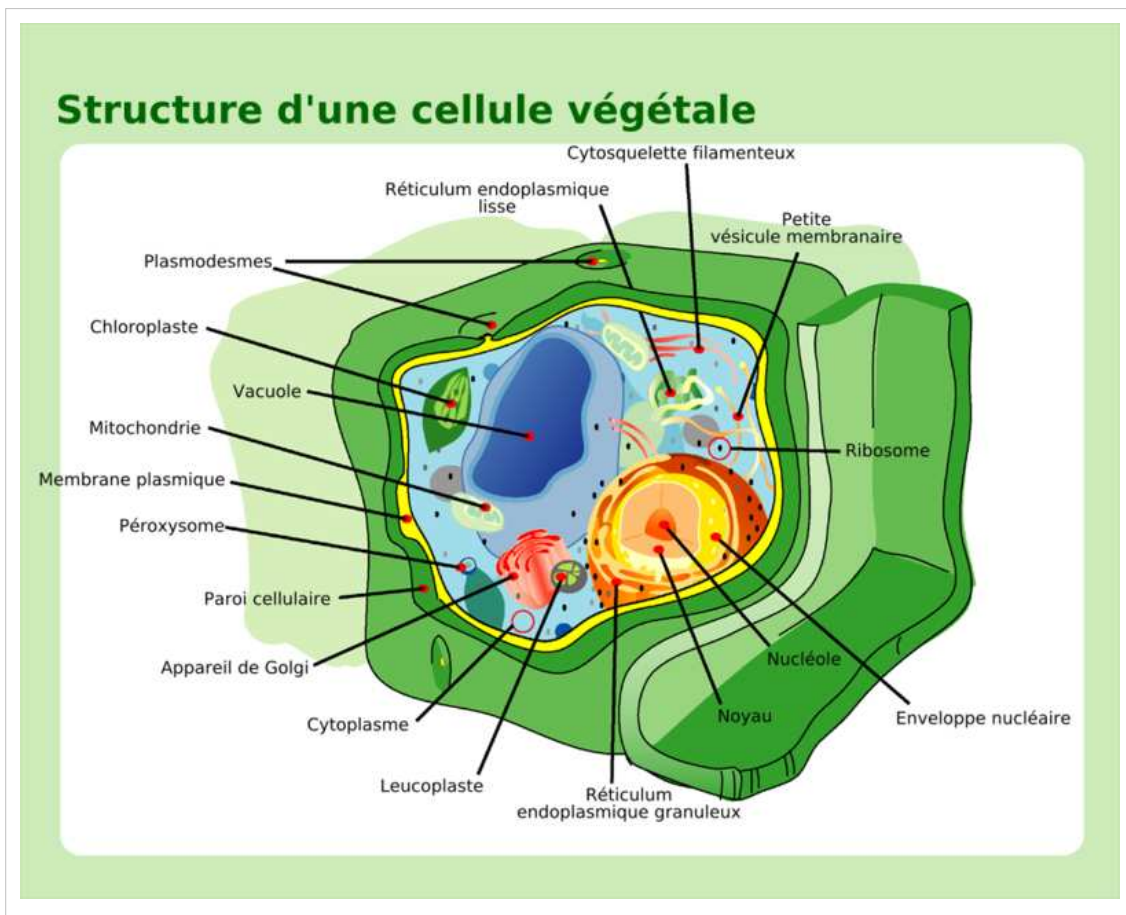
Les eucaryotes contiennent plusieurs organites. Ce sont des compartiments cellulaires baignant dans le hyaloplasme. Ils sont délimités par une membrane plasmique (simple, double ou triple) et possèdent des fonctions spécifiques.

- Le réticulum endoplasmique (RE) est une extension de la membrane du noyau. Il est divisé en RE lisse (REL) et RE rugueux (RER) (parfois appelé RE granuleux REG), en fonction de son apparence au microscope. La surface du RE rugueux est couverte de ribosomes qui insèrent les protéines néosynthétisées dans le RE. Du RE, les protéines sont transportées vers l'appareil de Golgi grâce à des vésicules.
- L'appareil de Golgi est le lieu de transformation finale des protéines. La glycosylation (ajout de chaînes glucidiques complexes) se réalise à ce niveau.
- Les mitochondries jouent un rôle important dans le métabolisme de la cellule. Elles contiennent leur propre génome (l'ADN mitochondrial). C'est là que se déroulent la respiration cellulaire et la fabrication de l'énergie,

l'ATP (Adénosine TriPhosphate). Cette énergie est indispensable aux réactions métaboliques.

- Le cytosquelette permet à la cellule de conserver sa forme (Tenségrité) et de se mouvoir. Il est également important lors de la division cellulaire, et dans le système de transport intracellulaire.
- Les plastes sont présents dans les plantes et les algues. Les plus connus sont les chloroplastes, dans les cellules d'organismes photosynthétiques, qui convertissent l'énergie lumineuse du Soleil en énergie chimique utilisée pour fabriquer des sucres à partir de dioxyde de carbone (phase sombre de la photosynthèse). Ils possèdent également leur propre génome. Ils sont le fruit de l'endosymbiose d'une cyanobactéries.
- Chez les plantes, les algues et les champignons, la cellule est encerclée par une paroi cellulaire pectocellulosique qui fournit un squelette à l'organisme^[2]. Des dépôts de composés tels que la subérine ou la lignine modulent les propriétés physico-chimiques de la paroi, la rendant plus solide ou plus imperméable, par exemple.

Certains eucaryotes unicellulaires peuvent former des structures multicellulaires. Ces colonies consistent soit en des groupes de cellules identiques, capables de rester en vie une fois séparées de la colonie principale (par exemple, les champignons), soit en des groupes de cellules spécialisées interdépendantes.



Les méthodes d'étude de la cellule in vitro

Microscopie

La microscopie optique (résolution de +/- 0,25µm en lumière visible) permet l'observation de la structure des cellules eucaryotes.

La microscopie électronique (résolution de quelques Angströms) révèle l'ultrastructure de celles-ci et permet une observation plus poussée de la structure des cellules procaryotes comme eucaryotes.

Marquage de molécules

Pour étudier l'organisation subcellulaire des cellules au microscope, les tissus peuvent, en fonction de la méthode choisie, être **vivants**, ce qui permet une observation dynamique, ou **fixés** et préparés en coupes histologiques, ce qui permet en général une observation plus précise, mais figée et ponctuelle.

Localisation subcellulaire par l'utilisation de gènes rapporteurs tels que la GFP (*green fluorescing protein*) et la luciférase, par immunocytochimie, ou grâce à des molécules radioactives.

Différentes colorations, vitales ou non, permettent l'observation des structures au microscope optique : rouge neutre pour les vacuoles, violet dahlia ou cristal pour le noyau...

Étude des constituants cellulaires

Isolement de structures: par choc osmotique, ou grâce à des détergents puis par centrifugation.

Purification de protéines: par dialyse, chromatographie, électrophorèse....

Numération des cellules

Il est fréquent de devoir compter le nombre de cellules vivantes dans une boîte de culture et de le comparer au nombre de cellules total, par exemple pour déterminer la toxicité d'un produit. L'une de ces méthodes de numération est réalisée grâce au test MTT.

Notes et références

[1] pas chez les mycoplasmes, par exemple

[2] Geoffrey M. Cooper, *La cellule : une approche moléculaire*, De Boeck Université, 1999, p. 502


Voir aussi

- Voir la vidéo "**the inner life of the cell**" faite par BioVision (harvard) (<http://aimediaserver.com/studiodaily/videoplayer/?src=harvard/harvard.swf&width=640&height=520>)
- **Voir la vidéo sur la cellule** dans l'encyclopédie médicale Vulgaris (<http://video.vulgaris-medical.com/index.php/2007/05/17/25-la-cellule-anatomie-et-physiologie>)

Liens internes

- Biologie cellulaire
- Cellule souche
- Culture cellulaire
- Cellule végétale
- Respiration cellulaire
- Unicellulaire

Références externes

- **(fr)** eBiologie.fr (<http://www.ebiologie.fr>) : le site de la Science du vivant
- **(fr)** Dossier Sagascience du CNRS : la cellule animale (<http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/doscel/accueil2.htm>)
- **(fr)** Qu'est ce qu'une cellule : La cellule en microcinéma (http://www.cerimes.education.fr/e_doc/cellule/cellule.htm)
- **(fr)** Schéma détaillé d'une cellule animale. (http://www.infovisual.info/03/001_fr.html)
- **(fr)** Schéma détaillé d'une cellule végétale. (http://www.infovisual.info/01/001_fr.html)
- **(fr)** Exploration 3D d'une cellule : sinauer.com (<http://www.sinauer.com/voyage/video.php>), aimedia-server.com ([http://aimedia-server.com/studiodaily/videoplayer/?src=harvard/harvard.swf& width=640&height=520](http://aimedia-server.com/studiodaily/videoplayer/?src=harvard/harvard.swf&width=640&height=520))
- **(de)** Cell Biology - Graphics (<http://www.zytologie-online.net/>)
- biologie cellulaire des molécules aux organismes, Jean Claude Callen
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire

Lipide

Les **lipides** constituent la matière grasse des êtres vivants. Ce sont des molécules hydrophobes ou amphipathiques principalement constituées de carbone, d'hydrogène et d'oxygène et ayant une densité inférieure à celle de l'eau^[1]. Les lipides peuvent se présenter à l'état solide, comme dans les cires, ou liquide, comme dans les huiles.

La biochimie pourrait compléter cette définition en ajoutant que les lipides peuvent provenir, en totalité ou en partie, de condensations de thioesters basées sur des carbanions et/ou de condensations d'unités d'isoprène basées sur des carbocations^[2]. Ceci fait référence à la manière dont les être vivants synthétisent les lipides. Il existe plusieurs voies de synthèse qui peuvent se regrouper en deux catégories selon la « brique de base » utilisée : un thioester ou un isoprène. Cependant, il n'existe pas encore de définition unique d'un lipide reconnue par l'ensemble de la communauté scientifique. Ceci tient probablement au fait que les lipides forment un ensemble de molécules aux structures et aux fonctions extrêmement variées dans le monde du vivant.

Classification

Article détaillé : Classification des lipides.

Les lipides peuvent être classés selon la structure de leur squelette carboné (atomes de carbone chaînés, cycliques, présence d'insaturations, etc.). Toutefois, du fait de leur diversité et de la difficulté à adopter une définition universelle, il n'existe pas de classification unique des lipides. Selon l'IUPAC^[3], par exemple, sont inclus dans la catégorie « lipides » les acides gras et dérivés, ainsi que leurs esters respectifs^[4] :

- les acides gras
 - les glycérides
 - les phospholipides (essentiellement les phosphoglycérides et les sphingolipides)
-

- les glycolipides

La catégorie des lipides définie par l'IUPAC n'inclut pas le cholestérol, classé dans les terpénoïdes^[5], soit :

- les stéroïdes (dont le cholestérol)
- les terpène
- les rétinoïdes

Or, les composés tel que le cholestérol sont effectivement considérés comme des lipides depuis longtemps^[6], y compris dans la définition faite par l'IUPAC^[7]. Différentes études ont donc été faites pour intégrer les lipides de type acide gras et de type cholestérol dans un même système de classification. La dernière en date définit 8 catégories^[2] et dérive en partie de la classification faite par l'IUPAC :

- les acides gras
- les acylglycérols (ou glycérides)
- les phosphoacylglycérols (ou phosphoglycérides)
- les sphingolipides
- les stérols
- les prénoles
- les polykétides
- les saccharolipides (ou glycolipides)

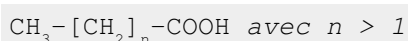
Il y a de nombreux termes redondants ou ayant plusieurs significations. Par exemple, dans la classification ci-dessus, les stérols sont une catégorie qui inclut les stéroïdes. Dans la classification de l'IUPAC, les stéroïdes sont une catégorie incluant les stérols. Cette remarque est aussi valable pour les prénoles et les terpénoïdes.

Classe des acides gras

Les acides gras sont des acides carboxyliques caractérisés par une répétition de groupements méthylène $-CH_2-$ formant une chaîne carbonée généralement constituée d'un nombre pair d'atomes de carbone. C'est cette chaîne carbonée qui confère aux acides gras leur caractère hydrophobe.

La classe des acides gras peut se diviser en 13 sous-classes dont les principales sont :

- **les acides gras et leurs dérivés** : cette sous-classe très riche comprend en premier lieu les acides gras à chaîne linéaire (fig. 1) de formule semi-développée :



Les acides à chaîne linéaire sont des acides gras saturés dont dérivent les autres sous-classes, notamment celle des acides gras insaturés (fig. 2).

- **les éicosanoïdes** : ils sont formés à partir de l'acide 5Z,8Z,11Z,14Z-éicosatétraénoïque, plus communément appelé acide arachidonique (fig. 3). Cet acide possède 20 atomes de carbone et 4 insaturations (4 doubles liaisons). Les éicosanoïdes les plus connus sont sans doute les prostaglandines (fig. 4).

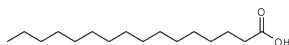


Figure 1. Un acide gras à chaîne linéaire : l'acide hexadécanoïque, ou acide palmitique

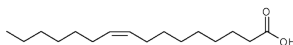


Figure 2. Un acide gras insaturé : l'acide 9Z-octadécénoïque, ou acide oléique



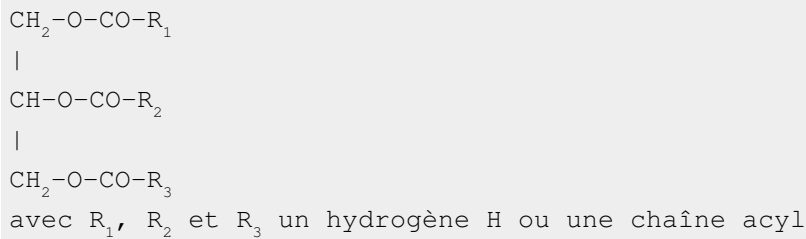
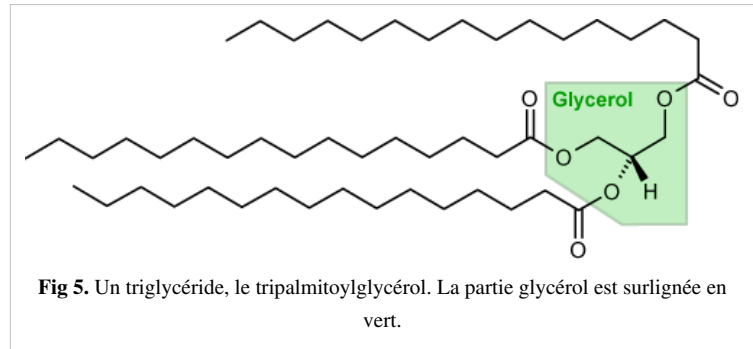
Figure 3.
L'acide arachidonique, précurseur des éicosanoïdes



Figure 4. Un éicosanoïde : la prostaglandine A1

Classe des acylglycérols

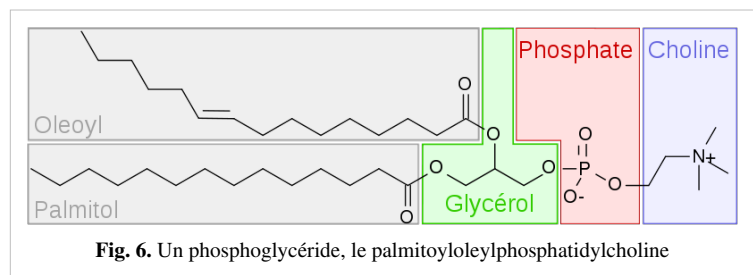
Les **acylglycérols**, également appelé **glycérides**, sont des esters d'acides gras et de glycérol. Il existe 3 sous-classes d'acylglycérols : les mono-, di- et triglycérides. Les préfixes *mono*, *di*, et *tri* sont utilisés selon que l'estérification porte sur 1, 2 ou 3 groupes hydroxyles du glycérol. La formule semi-développée des acylglycérols est :



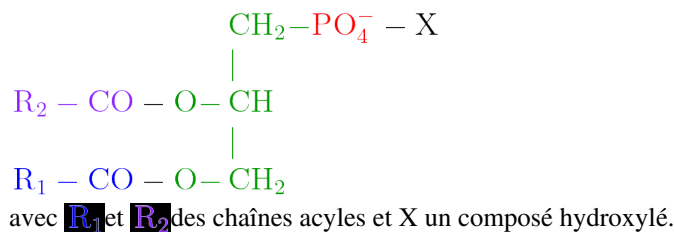
Les groupes hydroxyl -OH libres du glycérol chez les mono et diacylglycérols peuvent aussi être substitués par des sucres *via* une liaison glycosidique.

Classe des phosphoacylglycérols

les **phosphoacylglycérols**, encore appelés **phosphoglycérides** ou **glycérophospholipides**, sont les lipides les plus abondants dans les membranes biologiques. Ils ont naturellement tendance à s'organiser en double couche. Leur structure de base est formée d'un ester de diacylglycérol et de phosphate^[8]. Dans la



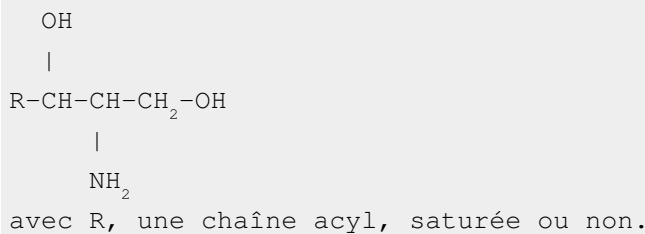
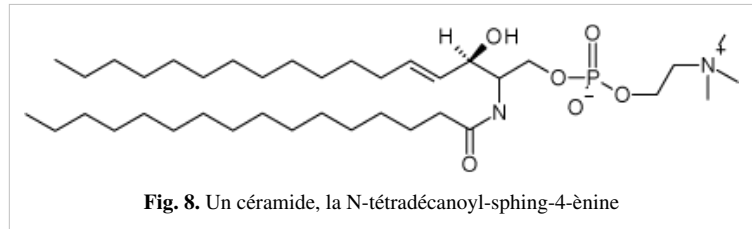
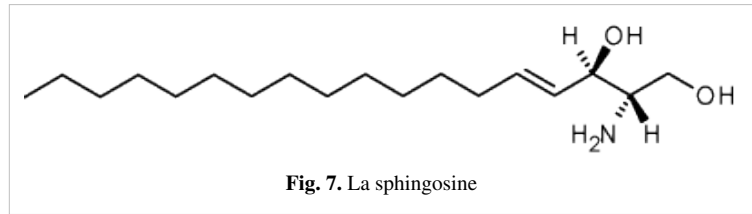
plupart des cas, le phosphate est également lié à un composé polaire hydroxylé (ex. la choline, la sérine, l'éthanolamine). Un exemple bien connu de phosphoacylglycérol est la lécithine, souvent utilisée comme additif alimentaire. La formule générale semi développée des phosphoglycérides est :



Lorsque -X est un atome d'hydrogène H, le composé est appelé acide phosphatidique.

Classe des sphingolipides

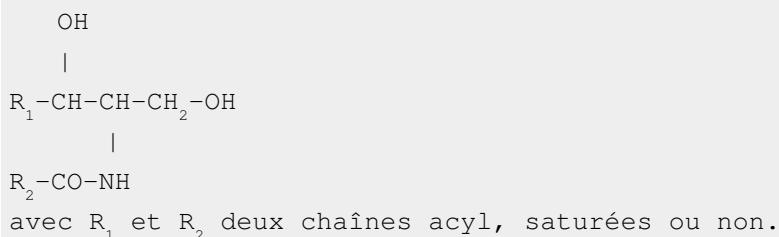
Les **sphingolipides** sont dérivés des sphinganines ou des sphing-4-énines, plus connus sous le nom de sphingosines. Ces 2 derniers composés dérivent eux-mêmes de la condensation d'un acide gras et de la sérine. La formule générale semi-développée des sphinganines et des sphingosines est :



Les sphingolipides peuvent se répartir en 9 sous-classes :

- les sphing-4-énines ou sphingosines
- les céramides
- les phosphosphingolipides
- les phosphonosphingolipides
- les glycosphingolipides neutres
- les glycosphingolipides acides
- les glycosphingolipides basiques
- les glycosphingolipides amphotères
- les arsénosphingolipides

La sous-classe la plus importante est sans doute celle des céramides. Il s'agit de sphinganines ou de sphingosines liées à un acide gras par une liaison amide. Un exemple bien connu de céramide est la sphingomyéline, impliquée dans la transmission nerveuse chez les mammifères. La formule générale semi-développée des céramides est :

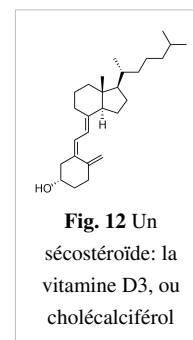
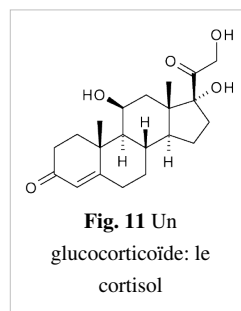
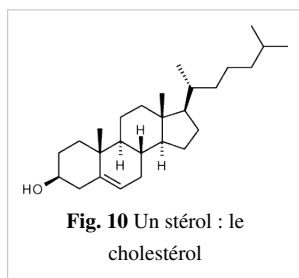
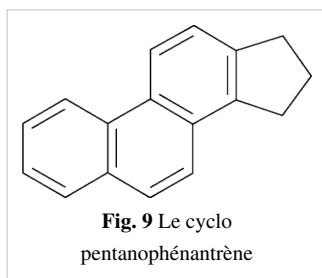


Classe des stérols

Les **stérols** sont des lipides dérivant du **noyau cyclopentanophénanthrénique**. Les différents types de stérols se distinguent selon le nombre et la position d'insaturation et/ou de chaînes latérales. Les stérols se divisent en 6 sous-classes :

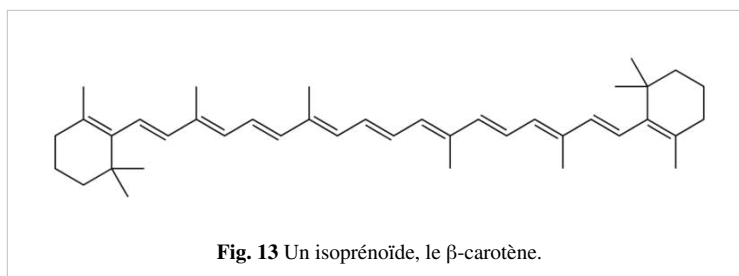
- les stérols et dérivés : cholestérol, phytostérol et dérivés
- les stéroïdes : œstrogènes, androgènes, gluco- et minéralocorticoïdes
- les secostéroïdes
- les acides biliaires
- les stéroïdes conjugués
- les hopanoïdes

Deux exemples bien connus de stérols sont le cholestérol et les hormones stéroïdiennes.



Classe des prényls

La structure de base des **prényls** est l'isoprène. Les prényls sont synthétisés à partir de précurseurs à 5 atomes de carbones, l'isopentényl-diphosphate et le diméthylallyl-diphosphate, issus de la voie de l'acide mévalonique. Chez quelques bactéries et plantes, les précurseurs sont issus de la voie du méthylérythritol-phosphate. Les prényls peuvent se diviser en 3 sous-classes :

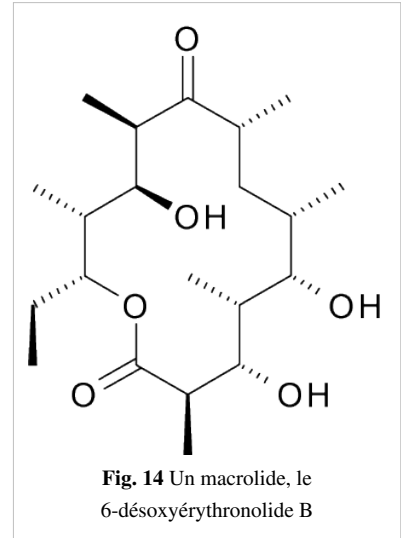


- les isoprénoïdes (ou terpènes)
- les quinones et hydroquinones : ubiquinones, vitamine E et vitamine K
- les polyprényls

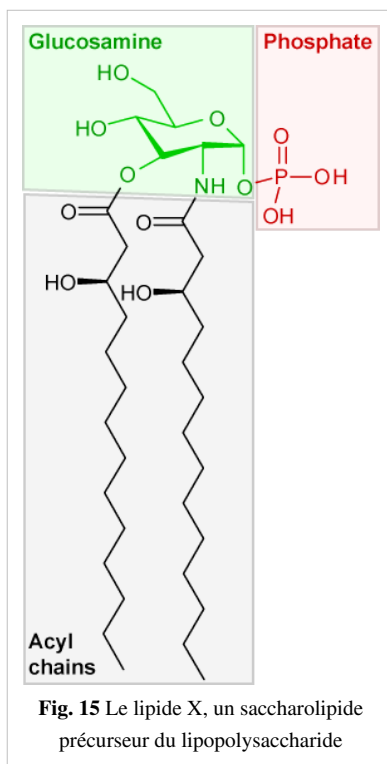
Classe des polykétides

Les **polykétides** proviennent de la condensation de groupe acétyl et/ou propionyl. Ils forment une gamme très vaste de composés naturels dont sont dérivés de nombreux antibiotiques (exemple : les macrolides). Les polykétides peuvent se répartir en 3 sous-classes :

- les macrolides
- les polykétides aromatiques
- les hybrides peptide-polykétide non ribosomaux



Classe des saccharolipides



Les saccharolipides résultent de l'estérification ou de l'amidification d'acide gras par des sucres ou des sucres aminés. Les saccharolipides peuvent se répartir en 4 catégories :

- les acylaminosucres
- les polysaccharides d'acylaminosucres
- les acyltréhaloses
- les polysaccharides d'acyltréhaloses

Rôles des lipides dans l'organisme

- Constitution des membranes cellulaires.
- Messenger inter/intra-cellulaire
- Substrat métabolique.
- Autres...
- Procurent des éléments nutritifs essentiels au fonctionnement du corps.
- Assurent un rôle énergétique.
- Fournit de la chaleur

Les lipides dans l'alimentation humaine

Les lipides sont consommés après les sucres au niveau de l'intestin. L'alimentation apporte en moyenne 80 g de lipides par jour.

Les lipides sont présents dans l'huile, le beurre, le gras, quelques viandes, poissons, fromages...

- La plupart des lipides alimentaires sont constitués de triglycérides (85 à 95 % des lipides).
- Les lipides sont très énergétiques : ils apportent beaucoup de calories (1 g de lipide apporte 9 kcal soit 38 kJ).

Les lipides sont donc une forme privilégiée de mise en réserve d'énergie, surtout chez les animaux où les lipides sont stockés dans les tissus adipeux. Les lipides sont indispensables au bon fonctionnement de l'organisme mais une nourriture trop riche en graisses favorise les maladies cardio-vasculaires.

Les lipides donnent aux aliments une texture moelleuse et onctueuse.

Les lipides ne se mélangeant pas à l'eau, ils flottent à sa surface.

La digestion des Lipides

Elle se fait par dégradation dans le tube digestif. Par la suite, Les lipides peuvent se diriger vers les capillaires ou pour être utilisées par les cellules d'Adénosine triphosphate (ATP). Lorsque ces molécules sont dirigées vers les capillaires, elles se dégradent en glucose et se libère dans le sang. Enfin, si elles sont utilisées par les cellules d'ATP, Il y a une stockage de glycogène ou d'excédent de graisse. Pour un glycérol ça prend trois chaînes d'acides gras.

Notes et références



- [1] Les lipides ne se mélangent donc pas à l'eau et flottent à sa surface.
- [2] **(en)** Fahy E., Subramaniam S., Brown H.A., Glass C.K., Merrill A.H. Jr., Murphy R.C., Raetz C.R., Russell D.W., Seyama Y., Shaw W., Shimizu T., Spener F., van Meer G., VanNieuwenhze M.S., White S.H., Witztum J.L., Dennis E.A. (2005) *A comprehensive classification system for lipids*, *J Lipid Res.*, **vol. 46**(5):839-861
- [3] **(en)** *Glossary of names of organic compounds and reactive intermediates based on structure* (<http://www.chem.qmul.ac.uk/iupac/class/index.html>), *International Union of Pure and Applied Chemistry, Organic Division - Commission on Nomenclature of Organic Chemistry, and Commission on Physical Organic Chemistry*, 1994
- [4] **(en)** voir l'entrée des lipides sur le site de l'IUPAC (<http://www.chem.qmul.ac.uk/iupac/class/lipid.html>)
- [5] **(en)** voir l'entrée des terpénoïdes sur le site de l'IUPAC (<http://www.chem.qmul.ac.uk/iupac/class/terp.html>)
- [6] voir par exemple : **(en)** Konrad Bloch, « *The biological synthesis of cholesterol* », *Science*, vol. 150 : p. 19–28 (1965).
- [7] <http://www.chem.qmul.ac.uk/iupac/class/lipid.html#08>
- [8] le diacylphosphoglycerol est aussi appelé acide phosphatidique

Voir aussi

Articles connexes

- Hélice de Lynen
- Lipogénèse
- Classification des lipides

Liens externes

- **(en)** Entrée sur les lipides du glossaire IUPAC (<http://www.chem.qmul.ac.uk/iupac/class/lipid.html>)
- **(en)** *LIPID MAP*, site de ressource sur les lipides incluant un système de classification (<http://www.lipidmaps.org/>)
-  Portail de la chimie
-  Portail de la biochimie

Glucide

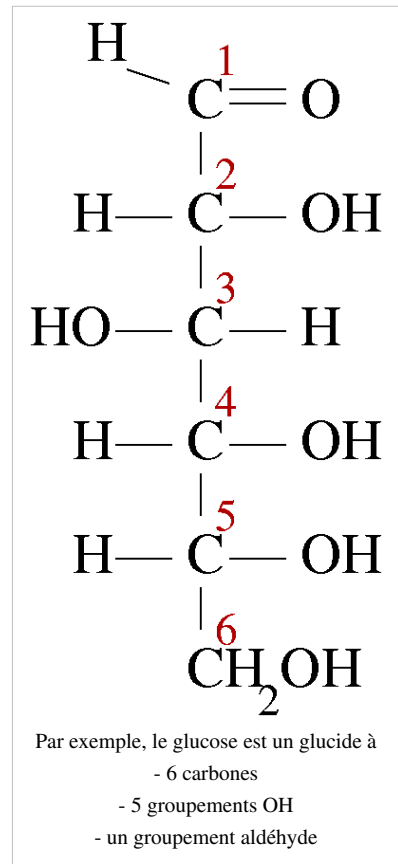
Les **glucides** sont une classe de molécules organiques contenant un groupement carbonyle (aldéhyde ou cétone) et plusieurs groupements hydroxyle (-OH). Les glucides étaient historiquement appelés **hydrates de carbone**. Leur formule chimique est basée sur le modèle $C_n(H_2O)_p$ (d'où l'appellation historique). Cependant, ce modèle n'est pas valable pour tous les glucides, qui contiennent, pour certains, des atomes d'azote ou de phosphore (par exemple).

Ils font partie, avec les protéines et les lipides, des constituants essentiels des êtres vivants et de leur nutrition, car ils sont un des principaux intermédiaires biologiques de stockage et de consommation d'énergie. Chez les organismes autotrophes, comme les plantes, les sucres sont convertis en amidon pour le stockage. Chez les organismes hétérotrophes, comme les animaux, ils sont stockés sous formes de glycogène puis utilisés comme source d'énergie dans les réactions métaboliques, leur oxydation lors de la digestion des glucides apportant environ 17 kJ/g selon l'étude dans la bombe calorimétrique.

Catégorie

Les glucides sont habituellement répartis entre **oses** (monosaccharides tel que le glucose, le galactose ou le fructose) et **osides**, qui sont des polymères d'oses (polysaccharides). Les disaccharides (diholosides), tel que le saccharose ou le lactose, font partie de cette dernière catégorie. Mais seules les monosaccharides et les disaccharides ont un pouvoir sucrant. Les polysaccharides, comme l'amidon, sont insipides.

- Les oses (sucres simples) sont des molécules simples, non hydrolysables, formant des cristaux.
 - Les aldoses sont les glucides possédant une fonction aldéhyde sur le premier carbone.
 - Les cétooses sont les glucides possédant une fonction cétone sur le deuxième carbone.
- Les osides (sucres complexes), hydrolysables sont des polymères d'oses liés par une liaison osidique :
 - Les **holosides** sont des polymères exclusivement d'oses ;
 - Les **oligoholosides** (oligosides) ont un indice de polymérisation inférieur à 10 ;
 - Les **polyholosides** (polyosides) ont un indice de polymérisation supérieur à 10 (exemple : amylose, amylopectine, cellulose, glycogène).
 - Les **homopolyosides** sont les glucides dont l'hydrolyse donne un seul type d'oses.
 - Les **hétéropolyosides** sont les glucides dont l'hydrolyse ne donne pas qu'un seul type d'oses.
- Les **hétérosides** sont des polymères d'oses et de molécule(s) non glucidique l'aglycone :
 - Les **O-hétérosides** où une fonction alcool (-OH) de l'aglycone participe à la liaison osidique;
 - Les **N-hétérosides** où une fonction amine (-N=) de l'aglycone participe à la liaison osidique;
 - Les **S-hétérosides** où une fonction thiol (-SH) de l'aglycone participe à la liaison osidique.



Structure, classification et nomenclature

Les oses simples

Les oses possèdent tous une fonction carbonyle :

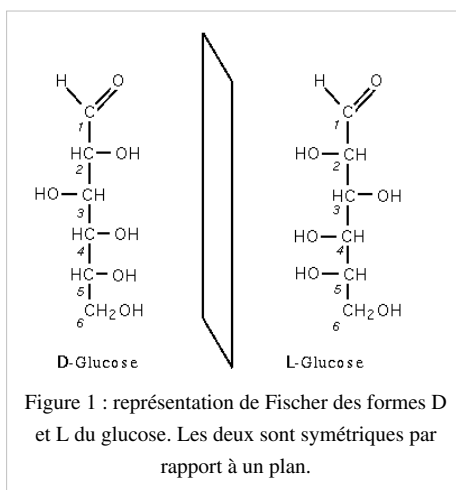
- Pseudo Aldéhyde pour les aldoses (exemple : glucose) ;
- Pseudo Cétone pour les cétooses (exemple : fructose).

Ils sont caractérisés par leur nombre de carbone :

- Les trioses possèdent 3 carbones : dihydroxyacétone, glycéraldéhyde ;
- Les tetraoses possèdent 4 carbones : érythrose, thréose, érythrulose ;
- Les pentoses possèdent 5 carbones : ribose, arabinose, xylose, lyxose, ribulose, xylulose ;
- Les hexoses possèdent 6 carbones : allose, altrose, glucose, mannose, gulose, idose, galactose, talose, psicose, fructose, sorbose, tagatose ;
- Les heptoses possèdent 7 carbones ; sédoheptulose ;
- Les octoses possèdent 8 carbones.

Représentation linéaire : modèle de Fischer

Tous les oses possèdent un pouvoir rotatoire du fait de la présence d'un carbone asymétrique, les oses sont dits chiraux sauf le dihydroxyacétone.



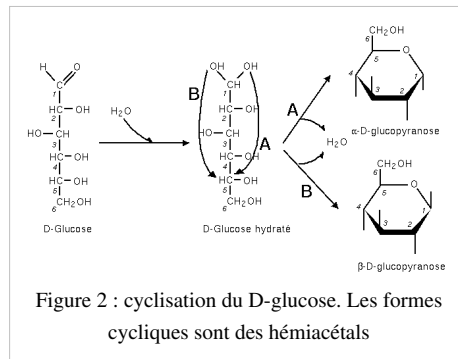
Deux énantiomères (antipodes optiques) ont les mêmes propriétés à l'exception d'une seule : leur pouvoir rotatoire opposé. La figure 1 représente les deux énantiomères du glucose, la forme D-glucose est la forme naturelle. Il est à noter que dans la représentation de Fischer, par convention, le carbone le plus oxydé est placé en haut, ce qui permet de définir sans ambiguïté le sens gauche/droite des substituants de la chaîne carbonée.

- Dans la forme *D*, le groupement alcool (-OH) porté par le carbone $n - 1$ est à *droite* (en représentation de Fischer) ;
- Dans la forme *L*, le groupement alcool (-OH) porté par le carbone $n - 1$ est à *gauche* (en représentation de Fischer).

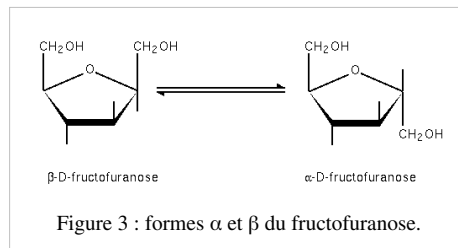
Il existe aussi des stéréoisomères qui sont des isomères optiques. Tous les énantiomères sont des stéréoisomères. Il y a aussi des diastéréoisomères qui sont des stéréoisomères non énantiomères. Il y a des épimères qui sont des sucres qui diffèrent par la configuration d'un seul et même carbone.

Représentation cyclique : modèle de Haworth

Quand on laisse du glucose préalablement cristallisé en solution dans de l'eau, le pouvoir passe de $+112^\circ$ à $+52.5^\circ$. Quand on laisse une solution dans l'eau de glucose préalablement cristallisé dans de l'acide éthanóique, le pouvoir passe de $+19^\circ$ à $+52.5^\circ$.



Cette observation est due au fait que la fonction aldéhyde du glucose s'hydrate pour former une fonction alcool qui va réagir avec une autre fonction alcool (celle du carbone 5). Le glucose devient alors cyclique, il dérive du pyrane. Le carbone n° 1 est un carbone anomère (les isomères cycliques sont appelés des anomères), le groupement de la fonction alcool qu'il porte peut être « en haut » ou « en bas ». Si la fonction alcool est située en dessous du cycle, le groupement hydroxyl est du côté opposé au groupement CH₂OH, c'est donc la forme **alpha**. Si l'hydroxyle est situé du même côté que le groupement CH₂OH, c'est la forme **bêta**. La figure 2 explique la cyclisation du glucose. En solution aqueuse, le glucose est en équilibre tautomère : 65 % sous forme β-D-glucopyranose, 0,1% sous forme D-glucose (linéaire) et 35 % d'α-D-glucopyranose. La cyclisation des sucres permet d'avoir deux fois plus d'isomères.



Le fructose, cétohexose, se cyclise par réaction entre les carbones 1 et 4, cette forme dérive du furane, c'est la forme furanique (figure 3). Le glucose également mais le D-glucofuranose n'est pas stable et se transforme rapidement en D-glucopyranose. Les oses se cyclisant sous forme furanique (furanose) sont :

- Le ribose donnant du ribofuranose ;
- Le 2-désoxyribose donnant du 2-désoxyribofuranose ;
- Le fructose donnant du fructofuranose.
- De manière générale, ce sont les cétohexoses.

Les oses se cyclisant sous forme pyranique (pyranose) sont :

- Le glucose donnant du glucopyranose ;
- Le galactose donnant du galactopyranose.
- De manière générale, ce sont les aldohexoses.

Anomalie optique

Le pouvoir rotatoire spécifique d'une solution de glucose fraîchement préparée n'est pas stable. Sa valeur évolue dans le temps pour aboutir à la valeur caractéristique de 52.7° . C'est le phénomène de muta-rotation. Il s'explique par l'existence des stéréoisomères alpha et bêta du glucose. Cette muta rotation s'explique par le fait que en solution, le glucose possède un carbone asymétrique de plus que sous forme linéaire.

Les osides

Les osides sont des polymères d'oses liés par une liaison osidique. Ils sont hydrolysables, et aussi appelés glucides complexes.

Formation de la liaison osidique

Une liaison osidique est une liaison covalente produit de la réaction entre la fonction alcool hémiacétalique (-OH formé par le carbone anomère) et une autre molécule (glucidique ou non).

Les diholosides

Les **diholosides** ou **dissacharides** ou encore **diosides** sont des sucres composés de deux molécules d'ose.

Non-réducteurs

On dit qu'un diholoside est non réducteur si le carbone 1 portant le OH hémiacétalique est engagé dans une liaison (la fonction hémiacétalique n'est pas libre). Autrement dit la liaison finale est du type "oside"

- Le saccharose, aussi appelé sucrose.

C'est un diholoside non réducteur, son nom officiel est l' α -D-glucopyranosyl(1 \rightarrow 2) β -D-fructofuranoside

Il est scindé en 2 molécules : le D-glucopyranose et le D-fructofuranose par l'invertase qui est une α glycosidase c'est-à-dire une enzyme spécifique de cette liaison glycosidique.

- Le tréhalose

On le trouve dans les champignons, les bactéries ou encore dans l'hémolymphe des insectes. De nombreux organismes l'accumulent en réponse à un choc thermique. Son nom officiel est l' α -D-glucopyranosyl(1 \rightarrow 1) α -D-glucopyranoside

Il est scindé en 2 molécules : 2 molécules de D glucopyranose par l'invertine.

Réducteurs

- Le lactose

C'est un diholoside réducteur car sa fonction hémiacétalique est libre, c'est le glucide du lait, son nom officiel est le β -D-galactopyranosyl(1 \rightarrow 4)-D-glucopyranose

Il est hydrolysé en 2 molécules : le D glucose et le D galactose par une bêta galactosidase.

- Le maltose

C'est un diholoside homogène réducteur, son nom officiel est l' α -D-glucopyranosyl(1 \rightarrow 4)D-glucopyranose

Il provient de l'hydrolyse partielle de l'amidon. Il peut être à son tour hydrolysé par une alpha glucosidase en 2 molécules de D-glucose.

- Le cellobiose

C'est un diholoside homogène réducteur, son nom officiel est le β -D-glucopyranosyl(1 \rightarrow 4)D-glucopyranose

Il provient de l'hydrolyse partielle de la cellulose et est hydrolysé lui-même par une bêta glucosidase.

- L'isomaltose

C'est un produit de dégradation de l'amidon et du glycogène. Son nom officiel est l' α -D-glucopyranosyl(1 \rightarrow 6)D-glucopyranose

Détermination de la structure d'un diholoside

Il est constitué de 2 oses liés par liaison osidique et peut être réducteur ou non. Par exemple : le maltose, le saccharose, le lactose, le cellobiose...

Les triholosides

Le raffinose

Présent dans la betterave, il est éliminé lors du raffinage du sucre. C'est un triholoside non réducteur, son nom officiel est l' α -D-galactopyranosyl(1 \rightarrow 6) α -D-glucopyranosyl(1 \rightarrow 2) β -D-fructofuranoside.

Le gentianose

Présent dans la gentiane. Son nom officiel est l' α -D-glucopyranosyl(1 \rightarrow 6)saccharose, cette osides non réducteur est aussi nomè sachyose.

Les polyholosides

Association d'un très grand nombre de molécules liées par des liaisons O-glycosidiques. Chaînes soit linéaires ou ramifiées.

• L'amidon

C'est un polyholoside homogène non réducteur constitué de deux composés :

- L'amylose, (hydrosoluble) polymère de glucose lié par une liaison $\alpha(1\rightarrow4)$;(20 à 30%),
- L'amylopectine, (insoluble) amylose ramifié par une liaison $\alpha(1\rightarrow6)$. (70 à 80%)

L'amidon est un polymère de glucose. Et peut être hydrolysé par une alpha glucosidase. C'est la substance de réserve glucidique des végétaux. Les féculents sont une source majeure d'amidon dans l'alimentation humaine.

Il est mis en évidence par le lugol (eau iodée) qui conduit à une coloration noire caractéristique.

• Le glycogène

Au niveau de sa structure, il est pratiquement identique à l'amidon : il possède plus de ramifications que l'amidon (une ramification tous les 10 résidus glucose), tout le reste de la structure est identique à l'amidon. Sa masse molaire est plus élevée (de l'ordre de 10^6 g.mol⁻¹). C'est la substance de réserve glucidique des animaux. Contrairement à l'amidon, il est soluble dans l'eau froide.

Le glycogène a été extrait par Claude Bernard en 1856 dans le foie. C'est la forme de stockage du glucose excédentaire chez les animaux et les champignons. Il s'agit aussi d'un polymère de glucose ramifié (un branchement tous les 6 à 8 unités glucose). Le glycogène est formé par la glycogénogenèse et décomposé par la glycogénolyse.

On le trouve en surplus dans le cas de la glycogénose de type II ; maladie dans laquelle l'absence de maltase acide des lysosomes, empêche sa dégradation.

Le glycogène est mis en évidence par le lugol (eau iodée) qui conduit à une coloration brun acajou.

• La cellulose

C'est un polyholoside homogène de glucose liés par une liaison $\beta(1\rightarrow4)$.

La principale molécule structurelle des plantes est la cellulose. Le bois est en partie composé de cellulose, tandis que le papier et le coton sont de la cellulose presque pure. La cellulose est un polymère de glucose. C'est une molécule très longue et rigide, dont la structure lui confère ses propriétés mécaniques telles qu'observées chez les plantes.

Elle ne peut être assimilée par l'être humain mais sa présence dans l'alimentation favorise le transit intestinal et protège l'organisme contre le cancer du colon.

- L'agar-agar

C'est un polyholoside mixte constitué de D- et L-galactose estérifié par de l'acide sulfurique. Extrait d'algues, il est utilisé en bactériologie et dans l'industrie alimentaire comme gélifiant.

- Les dextrans

Les dextrans sont produit par certaines bactéries, tel que la *Leuconostoc mesenteroides*, en présence de sucre. De poids moléculaire élevé ils sont composés d'unités D-glucose reliées par un liaison osidique $\alpha(1\rightarrow6)$.

- L'acide hyaluronique

C'est un mucopolysaccharide et constitué d'acide- β -glucuronique et de *N*-acétylglucosamine reliés par une liaison $\beta(1\rightarrow3)$. C'est un des principaux constituants de la substance fondamentale du tissu conjonctif à laquelle il confère sa viscosité.

Les hétérosides

Les hétérosides sont des molécules complexes dont l'hydrolyse fournira au moins une molécule d'ose.

Les nucléotides

Ils sont constitués d'une base azotée, d'un ose (ribose, 2-désoxyribose) et d'un groupement phosphate. Ce sont des **N-hétérosides**

Citons l'adénosine monophosphate, et ses dérivés utilisés dans le transport de l'énergie intracellulaire, l'acide ribonucléique (ARN) chargé de guider la synthèse cellulaire des protéines, l'acide désoxyribonucléique (ADN) porteur de l'hérédité...

L'ONPG

Utilisé en bactériologie systématique, l'orthonitrophényl- β -D-galactopyranoside est hydrolysé par une β -galactosidase.

C'est un **O-hétéroside**.

Propriétés chimiques

Propriétés réductrices

Les oses simples et les diholosides ayant un carbone hémiacétalique libre sont réducteurs de par leur fonction aldéhyde. La fonction aldéhyde est oxydée en fonction acide carboxylique. L'une des fonctions alcool primaire peut être oxydée en fonction acide carboxylique.

Les diholosides non réducteurs sont ceux dont aucun carbone hémiacétalique n'est libre, il est mis en jeu dans la liaison osidique.

- **Réduction des ions métalliques**

Réduction de l'ion cuivre II (Cu^{2+}) en oxyde de cuivre I (Cu_2O) (liqueur de Fehling). Cette propriété est utilisée dans la méthode de Bertrand pour le dosage des glucides.

- **Réduction de composés organiques**

Par exemple le 3,5-dinitrosalicylate (DNS) est réduit en 3-amino-5-nitrosalicylate, composé rouge brun permettant de doser les oses réducteurs par colorimétrie.

- **Oxydation par voie enzymatique**

En présence de dioxygène, la glucose oxydase oxyde le glucose en gluconolactone (puis acide gluconique) avec libération d'eau oxygénée. L'oxydation du carbone 1 (portant la fonction pseudo-aldéhydique) conduit au gluconolactone (non réducteur), celle en C6 conduit à l'acide glucuronique (réducteur). Une double oxydation en C1 et C6 conduit à l'acide glucosaccharidique (non réducteur). La glucose oxydase est utilisée pour mesurer la glycémie.

Hydrolyse de la liaison osidique

Hydrolyse chimique

L'hydrolyse chimique n'est pas spécifique, elle conduit à la plus petite sous-unité des glucides : les oses. Elle est réalisée en présence d'acide chlorhydrique

Hydrolyse enzymatique

L'hydrolyse enzymatique, contrairement à l'hydrolyse chimique, est spécifique. Ces enzymes sont des hydrolases.

- la β -glucosidase hydrolyse les liaisons osidiques mettant en jeu un glucose dont l'-OH hémiacétalique est en position β ;
- L' α -amylase rompt les liaisons osidiques à l'intérieur de la chaîne d'amylose ;
- La β -amylase hydrolyse les liaisons osidiques à partir des extrémités.




Annexes

Notes et références

Articles connexes

- Métabolisme des glucides
- Biochimie
- Macromolécules
- Glucose

Liens et documents externes

- Glucides et santé : État des lieux, évaluation et recommandations (<http://www.destinationsante.com/IMG/pdf/NUT-Ra-Glucides.pdf>) par l'Afssa 2004
- Cours sur les glucides (http://www.up.univ-mrs.fr/~wabim/d_polycops/d_tele_bioch/glucides.pdf) [**pdf**]
- Les Glucides (<http://ead.univ-angers.fr/~jaspard/Page2/COURS/3CoursdeBiochSTRUCT/2GLUCIDES/1Glucides.htm>)
- (**en**) Nomenclature des sucres (<http://www.chem.qmul.ac.uk/iupac/2carb/>)
-  Portail de la biochimie
-  Portail de la biologie
-  Portail de la chimie

Acide nucléique



Cet article est une ébauche concernant la biochimie.

Vous pouvez partager vos connaissances en l’améliorant (**comment** ?) selon les recommandations des projets correspondants.

Les **acides nucléiques** sont des macromolécules, c'est-à-dire de grosses molécules relativement complexes. Ils entrent dans la famille des biomolécules puisqu'ils sont d'une très grande importance dans le règne de la vie, « *bios* » signifiant vie en grec.

Les *acides nucléiques* sont des polymères dont l'unité de base, ou monomère, est le nucléotide. Ces nucléotides sont reliés par des liaisons phosphodiester.

Types d'acide nucléique

- Il existe deux types d'acides nucléiques : l'acide désoxyribonucléique (*ADN*) et l'acide ribonucléique (*ARN*). L'ADN contient l'information génétique. L'ARN est la copie de l'ADN (souvent en un seul brin alors que l'ADN est une double hélice = deux brins).
- Différence entre l'ADN et l'ARN : l'ADN est le support de l'information génétique, il contient le génome, tout ce qui est nécessaire à la formation des protéines, mais ne peut sortir du noyau. L'ARN joue plusieurs rôles: il peut être le messager qui copie l'information génétique de l'ADN, il peut aussi jouer un rôle catalytique, ce qui est lié à sa capacité à former de structures complexes. Il est exporté du noyau par les pores nucléaires pour fournir l'information et permettre la synthèse des protéines par les ribosomes.

Propriétés physiques

Absorbance : 260 nm

Localisation

On trouve des acides nucléiques (ADN et ARN) dans les cellules de presque chaque organisme. Toute cellule eucaryote ou procaryote, soit les cellules animales, les cellules végétales, les bactéries, les mycètes (ou champignons) et même les mitochondries et les chloroplastes contiennent les deux types d'acide nucléique. Toutefois, les virus peuvent contenir de l'ADN ou de l'ARN, mais jamais les deux en même temps.

Chez les eucaryotes, l'ADN se trouve dans le noyau cellulaire, dans la matrice des mitochondries et dans le stroma des plastes. Il s'associe à des protéines comme des histones. Cet agencement d'ADN et de protéines forme la chromatine que l'on retrouve sous forme de chromosomes linéaires chez les eucaryotes (bien visibles durant la mitose) et sous forme de chromosome circulaire unique chez les procaryotes.

Pour sa part, l'ARN se trouve dans le noyau et dans le cytosol.

Composition

Les acides nucléiques sont constitués d'un enchaînement de nucléotides. Les nucléotides formant l'ADN sont des désoxyribonucléotides tandis que ceux formant l'ARN sont des ribonucléotides. Les nucléotides se composent toujours de trois éléments fondamentaux :

- un sucre (ose à 5 carbones ou pentose)
- un groupe phosphate (acide phosphorique)
- une base azotée.

Liaisons

On trouve différents types de liaisons dans les acides nucléiques : les liaisons fortes permettent la stabilité de la molécule, tandis que les liaisons faibles assurent la flexibilité nécessaire aux processus cellulaires comme la réplication, la transcription ou la traduction.

Liaisons phosphodiester

Dans les acides nucléiques, les différents nucléotides sont placés bout à bout et liés les uns aux autres par des liens 5'-3' (prononcé 5 prime – 3 prime) phosphodiester (PO₄) : ces chiffres donnent le sens de la liaison : 5' - Nucléotide 1 - PO₄ - Nucléotide 2 - PO₄ - ... - 3'.

Le phosphate se lie au carbone 3 du sucre du premier nucléotide et au carbone 5 du sucre du nucléotide suivant ; tout ceci par l'intermédiaire de deux liaisons ester. Les liaisons phosphodiester sont des liens covalents. Le phosphate est donc le lien entre chaque sucre.

Liaisons covalentes

Les bases azotées sont attachées sur le carbone 1' des sucres par des liaisons covalentes.

Les sucres du squelette par sont reliés par des liaisons phosphodiester. Ce sont des liaisons ester covalentes entre un une fonction alcool du sucre (5'-OH ou 3'-OH) et l'acide phosphorique.

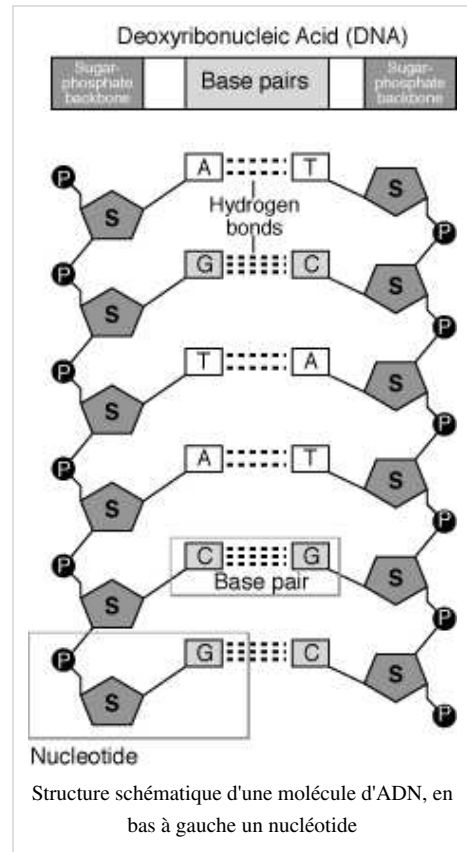
Création du squelette

L'alternance des phosphates et des sucres produit le **squelette de l'acide nucléique** sur lequel s'attachent les *bases azotées*. Le polymère formé se nomme un *brin* et a l'allure schématique d'une « corde ».

Le squelette est une partie relativement rigide puisqu'il est composé de liens covalents, des liens chimiques très forts.

Liaisons hydrogène

Dans le cas de l'ADN, les deux brins sont disposés de telle sorte que toutes les bases azotées se retrouvent au centre de la structure. Cette structure appelée double hélice est maintenue par des **liaisons hydrogène** qui se forment entre les bases azotées complémentaires; l'adénine s'associant toujours avec la thymine (dans l'ADN) ou l'uracile (dans l'ARN) à l'aide de **deux liens hydrogène** et la guanine s'associant toujours avec la cytosine à l'aide de **trois liens hydrogène**. Les liaisons hydrogènes sont des liaisons faibles que la cellule peut aisément défaire.



Création de la structure hélicoïdale

Les deux brins (plus souvent retrouvés dans l'ADN rares dans l'ARN) prennent la forme d'une double hélice (structure hélicoïdale). Cette structure souple est idéale pour permettre aux protéines telles les polymérases, les primases et les ligases, de dupliquer l'ADN.

Rôles

Ensemble, l'ADN et l'ARN jouent un rôle fondamental : ils sont le support de l'information génétique.

Rôle de l'ADN

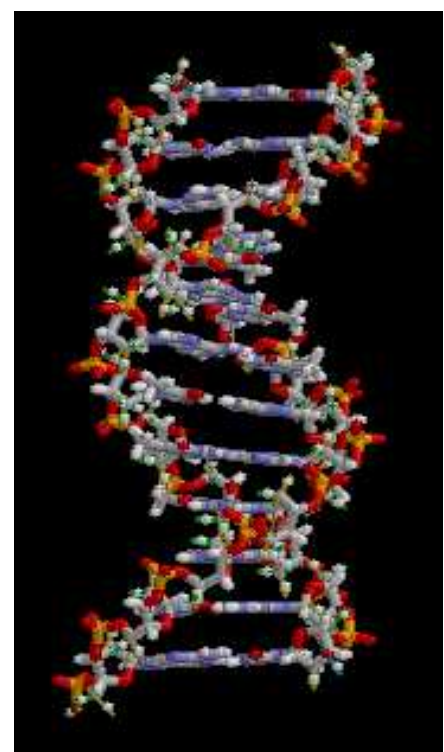
L'ADN est le support de l'information génétique et détermine l'identité biologique de l'organisme (plante, grenouille ou humain). La préservation de cette information génétique se fait grâce à une duplication des molécules d'ADN avant la mitose (création de deux cellules filles identiques).

Rôle de l'ARN

L'ARN possède de nombreux rôles. Il existe différents types d'ARN et chacun d'entre eux joue un rôle spécifique.

- L'ARN messager (ARNm)** : est le produit de la maturation de l'ARN pré-messager (ARNpm), qui lui est le produit de la transcription opérée sur l'ADN. La maturation des ARNpm consiste en différentes modifications de la séquence telles que l'édition ou l'épissage. L'épissage de l'ARNpm consiste à enlever les introns et à relier les exons les uns à la suite des autres. Cette chaîne d'exons constitue alors l'**ARN messager** « produit final ». Contrairement à l'ARN pré-messager, l'ARN messager quitte le noyau et est ultimement traduit en peptide dans le cytosol ou encore dans le réticulum endoplasmique. *L'ARNm* est le « plan de construction » d'une protéine. Il n'y a pas d'épissage chez les Procaryotes où l'ARN produit par la transcription est directement l'ARNm (en effet ces organismes ne possèdent pas de noyau et les ribosomes se fixent sur la molécule d'ARN pendant qu'elle est synthétisée). Dans le cas des eucaryotes *L'ARN pré-messager* nucléaire peut aussi être appelé *ARN nucléaire hétérogène* (ARNnh) car il se retrouve strictement dans le noyau et est composé d'introns et d'exons.
- L'ARN de transfert (ARNt)** : est impliqué lors de la traduction de l'ARN messager en peptide. Il est chargé d'apporter les bons acides aminés en décryptant le langage que constituent les codons et à les traduire en séquence d'acides aminés. Un codon est constitué de trois nucléotides adjacents. Un codon correspond à un seul acide aminé, mais un même acide aminé peut être spécifié par différents codons.

Voir code génétique pour savoir quels acides aminés sont associés à quels codons.
- L'ARN ribosomique (ARNr)** : constitue le ribosome après maturation et association à des protéines. Les ribosomes sont des usines de fabrication de protéines. Le ribosome s'associe à l'ARN messager et « lit » les codons qui s'y retrouvent. Il gère ensuite l'entrée et la sortie des ARN de transfert qui transportent les acides aminés. S'ensuit la naissance d'un peptide qui sera éventuellement, après plusieurs étapes de maturation et d'assemblage, transformé en protéine.
- Les microARN (miARN)** : découverts en 1993 par Victor Ambros chez le ver *Caenorhabditis elegans*. Ils possèdent une structure simple brin et sont longs de 19 à 25 nucléotides. Ils jouent un rôle dans le métabolisme cellulaire en empêchant la traduction de certains ARN messager en peptides. En se liant à des ARN messagers



Structure 3D de la molécule d'ADN

dont ils sont partiellement complémentaires, les microARN entraînent le blocage de la traduction de l'ARNm par les ribosomes.

Les miARN peuvent réguler l'expression de plusieurs gènes (peut-être une centaine pour certains d'entre eux).

- Les silencingRNA (siRNA) sont des petits ARN de 21-22 nucléotides parfaitement complémentaires à leurs ARNm cibles. Contrairement aux miRNA, les siRNA ne sont pas codés par le génome de la cellule hôte mais plutôt apportés par un éventuel envahisseur tel que les virus. De plus, ils possèdent une structure en double brin, et leur action consiste à dégrader les ARNm. Elle s'effectue en collaboration avec des protéines appelées RISC (RNA Induced Silencing Complex). Ces dernières se fixent sur le brin antisens (complémentaire au brin codant) du siARN, le brin sens est abandonné, et le complexe (RISC + ARN simple brin antisens) ainsi formé peut reconnaître le fragment d'ARNm correspondant et le détruire, empêchant ainsi l'expression du gène associé.

Les siARN sont plus spécifiques que les miARN : ils sont conçus pour reconnaître un seul gène.

Ces ARN courts sont devenus un outil très utilisé en biologie moléculaire pour éteindre un à un les gènes dont on souhaite déterminer le rôle métabolique. Leur spécificité d'action fait des siARN une voie très étudiée dans la lutte contre le cancer et les maladies virales.

- snRNA (small nuclear RNA), snoRNA (small nucleolus RNA), scaRNA (small cajal bodies RNA): ce sont de courtes chaînes de ribonucléotides (*qui se retrouve exclusivement dans le noyau et plus précisément dans des compartiments du noyau comme le nucléole pr les snoRNA et les corps de Cajal pour les scaRNA. Ces ARN non codants s'associent à des protéines pour former des complexes nommés **petites ribonucléoprotéines nucléaires** (RNPpn) ("small nuclear ribonucleoproteins" RNPsn), essentiels lors du processus d'épissage des ARN pré-messagers et lors du processus de maturation des ARNr et ARNm*

Les acides nucléiques dans les virus

Les cellules eucaryotes et procaryotes possèdent à la fois de l'ADN et de l'ARN. A l'inverse chez les virus, il n'y a qu'un seul type d'acide nucléique : soit de l'ADN soit de l'ARN, qui peuvent être monocaténaire ou bicaténaire.

On sépare les virus en plusieurs classes, selon la forme sous laquelle est présentée leur matériel génétique. Par exemple le génome du VIH est sous forme d'ARN.



Voir aussi

Articles connexes

- Nucléotide
- Acide désoxyribonucléique
- Acide ribonucléique

Bibliographie

1. Donald Voet et Judith G. Voet, *Biochimie*, De Boeck Université, Paris, 1998.
2. Elaine N. Marieb, *Anatomie et physiologie humaine*, Éditions du nouveau pédagogique Inc., Montréal, 1999.
3. Gerard J. Tortora, Berdell R. Funke et Christine L. Case, *Introduction à la microbiologie*, Éditions du nouveau pédagogique Inc., Montréal, 2003.
4. Neil A. Campbell, *Biologie*, Éditions du nouveau pédagogique Inc., Montréal, 1995.
5. Wayne M Becker, Lewis J. Kleinsmith et Jeff Hardin, *The World of the Cell 5th edition*, Benjamin Cummings, San Francisco, 2003.

-  Portail de la biochimie
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire

Osmose



Cet article ou cette section doit être recyclé.

Une réorganisation et une clarification du contenu sont nécessaires. Discutez des points à améliorer en page de discussion.

L'**osmose** est un phénomène de diffusion de la matière mis en évidence lorsque des molécules d'eau (de solvant de façon générale) traversent une membrane semi-perméable qui sépare deux liquides dont les concentrations en produits dissous sont différentes. La différence de concentration provoque une différence de pression *osmotique* qui engendre un déplacement du solvant à travers la membrane.

Une différence de pression hydrostatique entre les deux liquides provoque un mouvement du solvant en sens inverse, jusqu'à ce que la pression *osmotique* soit aussi élevée que la pression hydrostatique. C'est le phénomène d'*osmose inverse*.

Cette notion a permis de mieux comprendre le comportement des solutions aqueuses en chimie, à la fin du XIX^e siècle ; mais elle est aussi particulièrement utile en physiologie et en biologie cellulaire pour expliquer les échanges chimiques au sein des organismes vivants.

Historique

En 1748 ou 1749, l'abbé Nollet remarque que lorsque l'on sépare de l'eau et de l'alcool par une vessie animale, l'eau passe dans l'alcool mais jamais l'inverse. Dans ses travaux sur les solutions aqueuses menés entre 1827 et 1832, René Dutochot propose les termes « d'endosmose » et « d'exosmose » pour désigner ce phénomène. K. Vicrorrdt s'intéresse également à ce phénomène en 1848. En 1854, Thomas Graham travaille sur les substances colloïdes et découvre qu'elles ne peuvent pas passer à travers une membrane animale. Le terme «

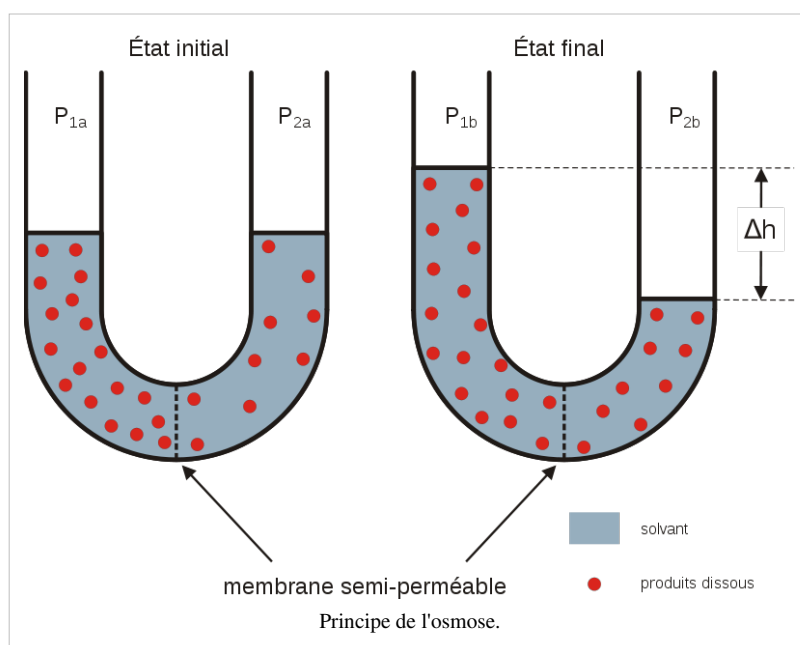
osmose » a été créé en 1854 par ce chimiste écossais à partir du grec ὠσμός qui signifie « poussée »^[1].

C'est M. Traube, en 1864, qui conçoit la première membrane artificielle en ferrocyanure de cuivre $\text{Cu}_2\text{Fe}(\text{CN})_6$. En 1877, Wilhelm Friedrich Philipp Pfeffer (1845-1920) fait précipiter le ferrocyanure de cuivre dans un matériau poreux, ce qui permet d'avoir une membrane avec une bonne résistance mécanique.

En 1884, de Vries travaille sur la plasmolyse et la turgescence des cellules végétales.

En 1886, van 't Hoff publie une analogie entre les solutions aqueuses et les gaz parfaits et applique la thermodynamique à l'osmose. Il établit une loi similaire à la loi de Gay-Lussac et propose l'adjectif « semipermeable » pour désigner les membranes. Il reçoit le prix Nobel de chimie en 1901 pour ses travaux.

En 1899, A. Crum Brown utilise trois phases liquides (une solution aqueuse de nitrate de calcium saturée en phénol en bas, couche de phénol pur au milieu et une solution d'eau saturée en phénol en haut). Il remarque un phénomène d'osmose (l'eau passe de la phase du haut vers la phase du bas), la phase liquide du milieu jouant le rôle de membrane semipermeable. Il établit ainsi l'importance de la solubilité de l'espèce diffusante dans la membrane.



Entre 1901 et 1923, H. N. Morse et J. C. W. Frazer mènent un travail systématique de mesure de la perméabilité pour différents précipités gélatineux : des ferrocyanures et des phosphates d'uranyl, de fer, de zinc, de cadmium et de manganèse.

Phénomène

On met en évidence l'osmose par le passage de molécules ou d'ions à travers une membrane qui sépare deux solutions de composition différente. Il faut que la membrane soit semi-perméable, c'est-à-dire perméable uniquement à l'eau (ou au solvant de façon plus générale) et imperméable aux solutés.

Tant que les deux solutions ne contiennent pas le même nombre de particules dissoutes par unité de volume, on observe un déplacement de l'eau (ou du solvant) du compartiment le plus dilué vers le compartiment le plus concentré, qui tend à équilibrer les concentrations.

L'osmose est à l'origine de la turgescence et la plasmolyse de la cellule végétale.

Potentiel chimique

Quand un soluté est dissout dans un solvant, le mélange désordonné des deux espèces produit un accroissement de l'entropie du système qui correspond à une réduction du potentiel chimique, (1). Dans le cas d'une solution idéale la réduction du potentiel chimique est égale à :

$$\mu = \mu(0) + RT \ln(1 - x_2) \quad (1)$$

où R est la constante des gaz parfaits, T la température absolue et x_2 la concentration du soluté en termes de fraction molaire. La plupart des solutions réelles s'approchent du comportement idéal aux faibles concentrations. Aux hautes concentrations les interactions entre solutés sont la cause d'un écart à l'Équation 1). Ce potentiel chimique réduit induit une force motrice qui est responsable de la diffusion de l'eau à travers la membrane semi-perméable. En effet un état d'équilibre entre les milieux sera atteint pour une égalité des potentiels chimiques.

Pression osmotique

La **pression osmotique** se définit comme la pression minimum qu'il faut exercer pour empêcher le passage d'un solvant d'une solution moins concentrée à une solution plus concentrée au travers d'une membrane semipermeable (membrane hémipermeable). En biophysique, on distingue la **pression oncotique** qui est la part de la pression osmotique due aux protéines. Il faut bien comprendre que la pression osmotique se concrétise quand la part de la fraction molaire du solvant aqueux n'est pas égal à 1.

On pourrait imaginer que, dans la solution la plus concentrée, les molécules d'eau sont en moins grand nombre et que donc il y a égalisation de ce nombre de molécule d'eau de chaque part de la membrane. Mais cet effet est très minime. En fait, dans la solution la plus concentrée, les molécules d'eau (si le solvant est de l'eau) s'agglomèrent autour des molécules de soluté hydrophiles. Ces molécules accaparées ne traversent pas la membrane; l'important c'est la différence de concentration de «l'eau libre». Ainsi l'eau libre se déplace à partir de la solution où la concentration d'eau libre est élevée vers la solution où la concentration d'eau libre est faible, jusqu'à ce que les concentrations soient égales. Mais au bout du compte, le résultat est toujours le même : le solvant se déplace vers la solution dont la concentration de soluté est la plus élevée^[2].

La pression osmotique est proportionnelle aux concentrations de soluté de part et d'autre de la membrane et de la température ; lorsque l'on est en présence de plusieurs solutés, il faut prendre en compte la totalité des solutés (à la manière d'un gaz composé, somme des pressions partielles).

La pression osmotique d'une solution idéale se calcule par une formule développée par van't Hoff en 1886 et appliquant le deuxième principe de la thermodynamique.

$$\Pi \cdot V = -R \cdot T \cdot \ln(1 - f_s)$$

où

- Π est la pression osmotique, en Pa ;
- V est le volume molaire occupé par le solvant ;
- R est la constante des gaz parfaits ;
- T est la température absolue, en K ;
- f_s est la fraction molaire du soluté.

L'équation appliquée aux solutions réelles est, quant à elle,

$$\Pi \cdot V = -R \cdot T \cdot \ln(1 - \gamma f_s)$$

où γ est le coefficient d'activité du soluté.

Pour une solution très diluée, f_s est proche de 0, et $-\ln(1 - f_s) \approx f_s$. On peut donc simplifier l'équation en

$$\Pi = \frac{f_s \cdot R \cdot T}{V} = c \cdot R \cdot T: \text{c'est la loi de van't Hoff}$$

où

- c est la concentration de la solution (en sommant toutes les espèces présentes).

On peut également l'écrire comme ceci :

$$\Pi = R \cdot T \cdot i \cdot M$$

où

- i est le nombre de particules par entité formulaire
- M est la concentration molaire (moles par litre)

(On appelle $i \cdot M$ la concentration molaire colligative)

On remarque l'analogie avec la loi des gaz parfaits

$$p \cdot V = n \cdot R \cdot T$$

où

- V est le volume du gaz ;
- n est le nombre de moles de gaz ;

Considérons deux solutions aqueuses 1 et 2 de pressions osmotiques Π_1 et Π_2 , alors si $\Pi_1 > \Pi_2$, l'eau passe de 2 vers 1 ; 2 se concentre (Π_2 augmente) et 1 se dilue (Π_1 diminue), jusqu'à égalité entre les pressions osmotiques.

Pression osmotique et pression hydrostatique

La pression osmotique est aussi une pression mécanique, exerçant une force sur la membrane. Si la différence de pression osmotique est très grande, cela peut entraîner la rupture de la membrane (cas de l'hémolyse).

À l'inverse, si l'on exerce une pression mécanique (hydrostatique), on peut forcer le passage d'espèces à travers la membrane. C'est ce qui arrive lors d'un œdème aigu du poumon, et c'est ce que l'on utilise dans l'osmose inverse. Ce phénomène est aussi observable sur les œufs des poissons d'aquarium qui peuvent éclater ou s'écraser selon la différence de pression osmotique de chaque côté de la membrane, la coquille.

L'osmose inverse est une technique de purification de l'eau ; c'est aussi une technique de dessalement de l'eau de mer permettant la production d'eau douce.

Expression commune : Osmose

Le mot osmose, utilisé dans son sens le plus commun, désigne les dégâts visibles sur les revêtements polyester des coques de bateaux, et des piscines. Longtemps considéré comme un défaut de fabrication, il semble que d'infimes particules de Cobalt, excitées par de faibles courants électriques, dus à de mauvaises masses, se colorent d'un brun rougeâtre, tout en provoquant une rupture plus ou moins importante, dans l'étanchéité intrinsèque du matériau polyester. De nos jours, des recherches - toujours en développement - démontrent que si les courants faibles, et la présence de particules de cobalt, ainsi qu'une mauvaise hygrométrie lors de l'application des résines, peuvent aggraver ou déclencher ce phénomène d'osmose, ces facteurs ne permettent pas d'en expliquer l'absence, sur d'autres revêtements polyester pourtant exposés aux mêmes traitements. A ce jour, s'il est devenu possible d'expliquer comment l'osmose prend naissance, il n'est toujours pas possible d'expliquer pourquoi certains revêtements sont attaqués et d'autres pas.

Références

- [1] <http://www.cnrtl.fr/etymologie/osmose>
- [2] Campbell, Neil A. et Jane B. Reece, 2007. Biologie. Erpi, Montréal, Canada.

Annexes




Articles connexes

- Dialyse
- Diffusion
- Effet Gibbs-Donnan
- Électro-osmose
- Entropie
- Hypertonique
- Hypotonique
- Osmolalité
- Osmorégulation
- Osmose inverse
- Transport actif


Liens externes

- European Membrane House (<http://www.euromemhouse.com>)
- Animation de l'osmose (<http://www.biomultimedia.net/archiv/eau/images/osmose.htm>)
- Simulation de l'Osmose (Java Applet pour ordinateurs puissants) (<http://lsvr12.kanti-frauenfeld.ch/KOJ/Java/Osmosis.html>)
- Simulation de l'Osmose (Java Applet pour ordinateurs moins puissants) (http://lsvr12.kanti-frauenfeld.ch/KOJ/Java/Osmosis_fast.html)

Bibliographie

- S. Glasstone, *Textbook of physical chemistry* 2^e éd. (1948), Macmillan Student Edition
-  Portail de la chimie
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire
-  Portail de la physique

Division cellulaire

 Pour les articles homonymes, voir division (homonymie).

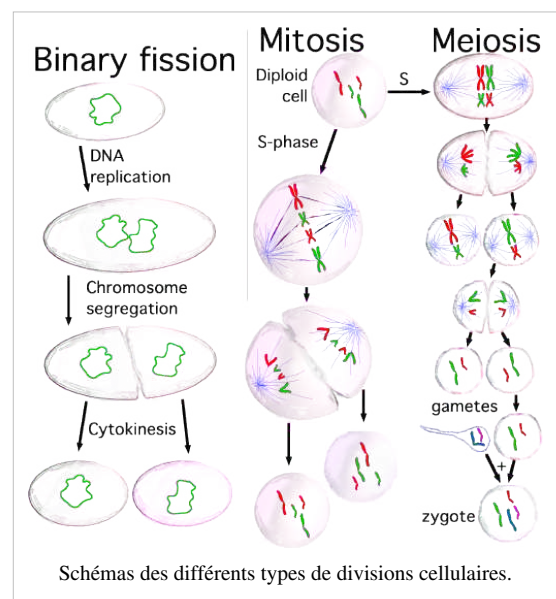


Cet article est une ébauche concernant la biologie.

Vous pouvez partager vos connaissances en l’améliorant (**comment** ?) selon les recommandations des projets correspondants.

La **division cellulaire** est le mode de multiplication de toute cellule. Elle lui permet de se diviser en plusieurs cellules-filles (deux le plus souvent). C'est donc un processus fondamental dans le monde vivant, puisqu'il est nécessaire à la reproduction de tout organisme.

- Chez les eucaryotes -Ils sont caractérisés principalement par des cellules qui possèdent un noyau- il y a 2 types de **division cellulaire**:
 - La mitose qui n'autorise qu'une multiplication asexuée; elle permet aussi la croissance d'un organe.
 - La méiose qui permet la reproduction sexuée.
- Chez les procaryotes, la division se fait par scissiparité. Ces cellules ont généralement un seul chromosome qui se réplique avant que les deux chromosomes s'écartent et que le reste de la cellule se divise à son tour.



Des dérèglements des **divisions cellulaires** peuvent être à l'origine de tumeurs et de cancers. Afin de comprendre les mécanismes sous-jacents à cette division, de nombreuses espèces modèle ont été étudiées parmi lesquelles les levures *Schizosaccharomyces pombe* et *Saccharomyces cerevisiae*, mais aussi le développement embryonnaire du xénope.

Cytocinèse et caryocinèse

On peut distinguer, dans la mitose, deux phases : la cytocinèse et la caryocinèse. La première correspond à la division de la *cellule*, alors que la seconde correspond à la division du *noyau*. Cette dernière n'est évidemment présente que chez les eucaryotes.


Inversion du processus de division

En avril 2006, l'*Oklahoma International Medical Research Foundation* affirme avoir découvert un processus inversant la division cellulaire ^[1], ce qui pourrait conduire à de nouveaux procédés de lutte contre le cancer (mais malheureusement aussi à de nouvelles armes empêchant la cicatrisation des plaies). Cette découverte a été annoncée par la revue *Nature* dans son numéro du 13 avril 2006.

- L'article de *Nature* ^[2] (anglais, PDF).

- Résumé en HTML ^[3]

Articles connexes

- Mitose
- Méiose
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire

Références

- [1] <http://www.nature.com/nature/journal/v440/n7086/extref/nature04652-s6.mov>
[2] <http://www.nature.com/nature/journal/v440/n7086/pdf/nature04652.pdf>
[3] http://www.eurekalert.org/pub_releases/2006-04/omrf-rpn041006.php

Mitose

Du grec *mitos* qui signifie le filament (référence à l'aspect des chromosomes en microscopie), la **mitose** désigne les évènements chromosomiques de la **division cellulaire**. Il s'agit d'une duplication « non sexuée » (contrairement à la méiose). C'est la division d'une cellule mère en deux cellules filles.

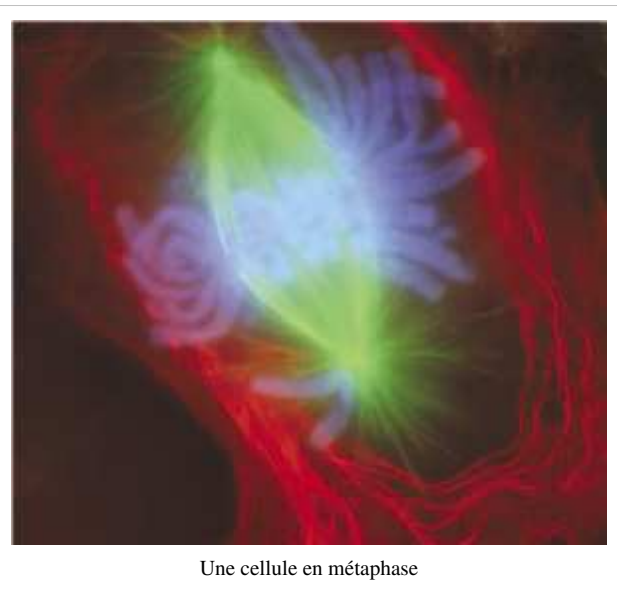
Elle désigne également une étape bien particulière du cycle de vie des cellules eucaryotes, dit « cycle cellulaire », qui est l'étape de séparation de chaque chromosome de la cellule mère et de leur répartition égale dans chacune des deux cellules filles. Ainsi, chaque « noyau fils » reçoit une copie complète du génome de l'organisme « mère ». L'ADN est répliqué grâce à l'ADN polymérase lorsqu'il se trouve sous forme de chromatine (équivalent à un chromosome déroulé), lors de l'interphase du cycle cellulaire.

Le cycle cellulaire est divisé en plusieurs phases :

- la phase G_1 , première phase de croissance (la plus longue),
- la phase S durant laquelle le matériel génétique est répliqué,
- la phase G_2 , qui est la seconde phase de croissance cellulaire et,
- la phase M, celle de la mitose proprement dite.
- il existe une phase dite de quiescence qui correspond à la sortie du cycle, phase G_0 , celle-ci survient généralement en G_1 ,

Les phases G_1 , S et G_2 constituent l'interphase

Les mécanismes de la mitose sont très semblables chez la plupart des eucaryotes, avec seulement quelques variations mineures. Les procaryotes sont dépourvus de noyau et ne possèdent qu'un seul chromosome sans centromère, ils ne se divisent donc pas à proprement parler par mitose mais par scission binaire, tertiaire, multiple, ou par bourgeonnement.



Une cellule en métaphase

Les phases de la mitose

La mitose est un **phénomène continu**, mais, pour faciliter la compréhension de son déroulement, les biologistes ont décrit quatre étapes caractéristiques de la mitose qui sont **la prophase, la métaphase, l'anaphase et la télophase**. La mitose dure entre 1 et 3 heures.

Interphase

Article détaillé : Interphase.

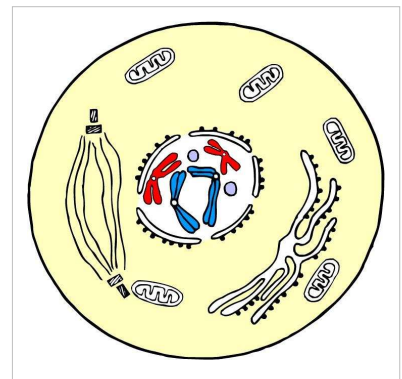
L'**interphase** est la période du cycle cellulaire précédant la mitose qui est caractérisée par un accroissement du volume cellulaire, la cellule transcrit ses gènes et les chromosomes sont répliqués. Elle ne fait donc pas à proprement parler partie de la mitose. Les chromosomes sont sous forme de filaments compacts : la chromatine. C'est pendant cette phase que la réplication de l'ADN s'effectue (chaque chromosome se double, il a deux chromatides). Elle peut être subdivisée en plusieurs phases.

- La **phase G₁** (de l'anglais Gap 1 ; gap = espace, pour l'espace entre la mitose et la phase S) au cours de laquelle la cellule croît et effectue les fonctions pour lesquelles elle est programmée génétiquement : synthèse protéique, etc. Cette phase détermine la taille finale des cellules filles issues de la mitose.
- La **phase S** (pour Synthèse de nouvelle molécule d'ADN) au cours de laquelle le matériel chromosomique (pour l'instant sous forme de chromatine) est doublé par duplication. Chaque filament de chromatine s'est dédoublé en deux filaments qui restent collés en une sorte de croix (cette croix constituera, par compactage/enroulement/condensation ce qu'on appelle habituellement le **chromosome**, c'est-à-dire deux chromatides collées par leur centromères).
- La **phase G₂** (Gap 2) où la cellule se comporte comme lors de la phase G₁.

Prophase

Article détaillé : Prophase.

Lors de cette phase, le matériel génétique (ADN), qui en temps normal est présent dans le noyau sous la forme de chromatine se condense en structures très ordonnées et individualisées appelées chromosomes. En effet, des protéines appelées Histone H1 sont attachées de part en part sur l'ADN. Or, durant la prophase, ces Histones H1 sont phosphorylées (par le MPF) ce qui provoque un enroulement accru de l'ADN qui semble se "condenser". Le nucléole se désagrège. Comme le matériel génétique a été dupliqué avant le début de la mitose, il y aura deux copies identiques du génotype dans chaque cellule. Pendant cette phase, les chromosomes sont donc constitués de deux chromatides sœurs portant toutes les deux la même information génétique.



Elles contiennent également chacune un élément d'ADN appelé centromère qui joue un rôle important dans la ségrégation des chromosomes. Les deux chromatides d'un même chromosome sont reliées au niveau de la région centromérique. Une protéine nommée cohésine joue le rôle de colle et unit les deux chromatides d'un même chromosome.

Le deuxième organite important de la *prophase* est le centrosome, composé initialement de deux centrioles. Comme pour les chromosomes, le centrosome s'est dupliqué avant le début de la prophase (en 4 centrioles). Les 4 centrioles se séparent durant la prophase, formant deux centrosomes qui migrent chacun vers un pôle de la cellule. Le cytosquelette de microtubules se réorganise pour former le fuseau mitotique, structure bipolaire qui s'étend entre les deux centrosomes mais reste à l'extérieur du noyau. Par la croissance des microtubules, le fuseau mitotique s'allonge, ce qui étire le noyau cellulaire.

On peut se représenter les microtubules comme des perches ou des rails, dans la cellule. Certaines cellules eucaryotes, notamment les cellules végétales, sont dépourvues de centriole.

Prométaphase

Article détaillé : Prométaphase.

Certains auteurs considèrent la prométaphase comme une partie de la prophase, plutôt que comme une phase distincte. De plus, elle ne se produit pas chez tous les eucaryotes.

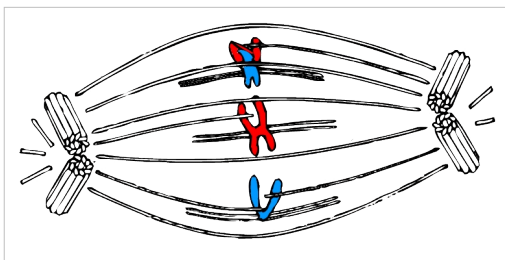
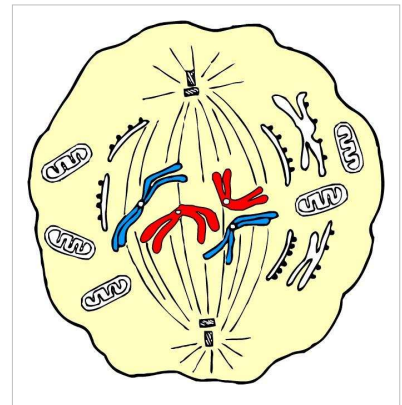
Durant la prométaphase, la membrane nucléaire se désagrège sous forme de vésicules, initiant ainsi la *mitose ouverte*. La membrane nucléaire se reformera en fin de mitose. (Chez certains protistes, la membrane nucléaire reste intacte. On assiste alors à une *mitose fermée*).

Des complexes protéiques spécialisés : les kinétochores, se forment au niveau des centromères. Certains microtubules s'accrochent aux kinétochores. Ils seront alors appelés microtubules kinétochoriens. Les microtubules accrochés seulement aux centrosomes sont appelés microtubules polaires. Les microtubules qui ne font pas partie du fuseau mitotique forment l'aster et sont appelés microtubules astraux. Petit à petit chaque chromosome voit chacune de ses chromatides reliées à un pôle par l'intermédiaire des microtubules. Ceux-ci exerçant des tensions, les chromosomes ont alors des mouvements agités.

Métaphase

Article détaillé : Métaphase.

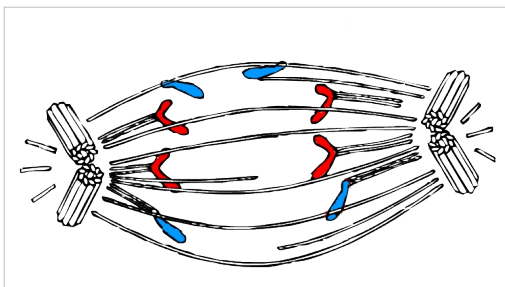
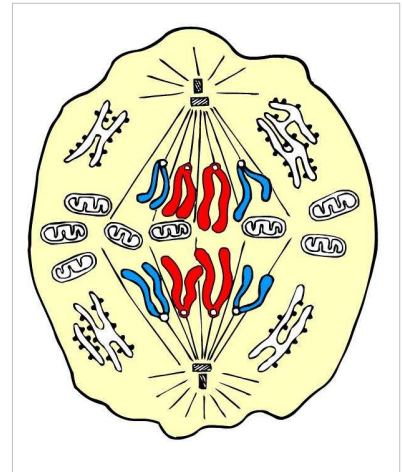
Deuxième phase de la mitose, après la prophase, c'est le rassemblement des chromosomes condensés **à l'équateur de la cellule** pour former la **plaque équatoriale**. Les tensions subies par chacun des kinétochores d'un chromosome s'équilibrent progressivement et ceux-ci s'alignent dans un plan situé à mi-chemin des deux pôles. On observe que les chromosomes sont alignés selon leur centromère.



Anaphase

Article détaillé : Anaphase.

L'**anaphase** est une phase très rapide de la méiose et de la mitose où les chromatides se séparent et migrent vers les pôles opposés de la cellule. Les fils chromosomiques sur lesquels étaient accrochés les centromères des cellules se détachent et les chromatides se déplacent chacune vers un pôle de la cellule. Durant cette phase, suite à un signal spécifique qui correspond à une augmentation d'un facteur 10 de la concentration en calcium intracellulaire et à l'inactivation du MPF (protéolyse de la cycline B du MPF), les chromatides sœurs se séparent brutalement. Elles sont alors « tirées » par les microtubules en direction du pôle auquel elles sont rattachées. Les chromatides migrent rapidement à une vitesse d'environ $1 \mu\text{m}/\text{min}$. Il y a deux catégories de déplacements : l'anaphase A et l'anaphase B.



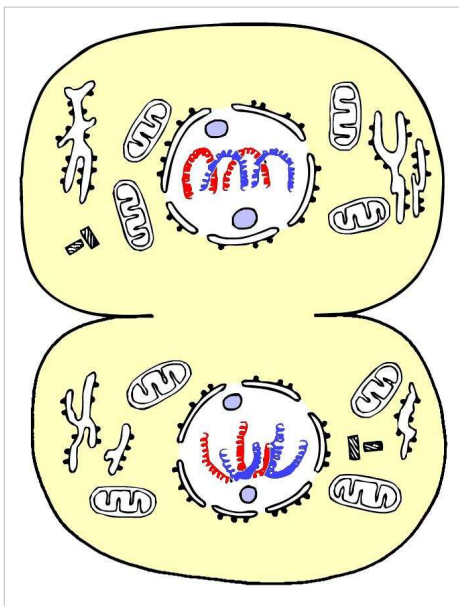
Pendant l'anaphase A, les chromatides, en réalité, se déplacent en direction du pôle sur les microtubules kinétochoriens qui raccourcissent car ils se dépolymérisent par leur extrémité + au fur et à mesure de la progression du kinétochore. En effet, les kinétochores permettent non seulement d'« arrimer » une chromatide au microtubule, mais aussi de les faire transporter le long des microtubules. Au niveau des kinétochores on trouve des « moteurs » moléculaires (de type dynéine) utilisant de l'ATP qui

permettent de tracter les chromatides le long des microtubules qui eux, restent fixes.

Pendant l'anaphase B, les microtubules polaires s'allongent, et les pôles du fuseau mitotique s'éloignent l'un de l'autre entraînant avec eux les chromatides.

Télophase

Article détaillé : Télouphase.



Le terme « télouphase » dérive du grec « telos » signifiant « fin ». C'est la 4^e phase de la mitose. Durant cette période :

- les microtubules polaires vont persister au niveau de leur extrémité + pour former les microtubules interzonaux qui disparaîtront lors de la phase la plus terminale de la télouphase, la cytotidiérèse, qui correspond à la division terminale des deux cellules filles.
- Les microtubules kinétochoriens disparaissent.
- les chromatides sœurs commencent à se décondenser.
- l'enveloppe nucléaire ainsi que les nucléoles commencent à se reformer dans la métoiase.

Cytodiérèse

Article détaillé : Cytodiérèse.

Appelée aussi cytotocinèse ou encore cytotocinèse, elle agit après la mitose. Durant cette période, le sillon de division se forme dans un plan perpendiculaire à l'axe du fuseau mitotique et sépare la cellule en deux. Il peut en fait commencer à se former dès l'anaphase. Le clivage est dû à un anneau contractile qui est composé principalement d'actine et de myosine.(myosine II) Cette constriction se fait de manière centripète. Le sillon de division se resserre jusqu'à former

un corps intermédiaire, formant un passage étroit entre les deux cellules filles et qui contient le reste du fuseau mitotique. Celui-ci finira par disparaître entièrement et les deux cellules filles se sépareront complètement. Par ailleurs, l'enveloppe nucléaire et les nucléoles finissent de se reconstituer et l'arrangement radial interphasique des microtubules nucléés par le centrosome se reforme.

Chez la cellule végétale, la cytodivision est très différente de par la présence d'une paroi rigide (divisée en une paroi primaire, cellulosique, et une paroi primitive, pectinique, l'ensemble formant une paroi pecto-cellulosique). Elle se réalise par la construction d'une nouvelle paroi, phragmoplaste appelé plus simplement corps intermédiaire entre les deux cellules filles. Cette nouvelle paroi se développe de manière centrifuge: des vésicules Golgiennes contenant de la **propectine** s'accumulent du centre de la cellule vers la périphérie, puis ces vésicules fusionnent pour former le phragmoplaste qui se raccorde à la paroi primaire de la cellule mère, provoquant sa division en 2 cellules filles. La paroi primaire et la membrane des 2 cellules filles se reforment alors au niveau de cette séparation et le phragmoplaste se différencie en **lamelle moyenne**, ou paroi primitive.

Conséquences des erreurs

Il y a toujours de petites fautes, chaque fois qu'une cellule est formée, le processus peut mal se dérouler. Et lorsque ces erreurs mitotiques surviennent pendant les premières divisions cellulaires d'un zygote, elles peuvent avoir des conséquences particulièrement néfastes.

Exemples d'erreurs mitotiques :

1. Phénomène de **non-disjonction**: un chromosome ne se sépare pas pendant l'anaphase. Une cellule fille recevra les deux chromosomes homologues et l'autre n'en recevra aucun. Une des cellules filles aura alors une trisomie et l'autre une monosomie, qui sont des cas d'aneuploïdie.

2. Délétion, translocation, inversion, duplication chromosomiale :

La mitose est un processus traumatique. La cellule subit des changements importants dans son ultrastructure, ses organites se désintègrent et se reforment plusieurs heures après, et les chromosomes sont constamment déplacés par les microtubules. Occasionnellement, les chromosomes peuvent être endommagés. Un bras du chromosome peut être cassé et le fragment est alors perdu, causant une délétion. Le fragment peut être incorrectement rattaché à un autre chromosome non-homologue, ce qui cause une translocation. Il peut être réattaché au chromosome initial, mais en sens inverse, causant une **inversion**. Ou encore, il peut être considéré à tort comme un chromosome séparé, causant alors une **duplication chromosomale**. L'effet de ces anomalies dépend de la nature spécifique de l'erreur. Parfois il n'y aura **aucune conséquence**, d'autre fois, cela peut induire un **cancer**, ou même causer la **mort** de l'organisme.

Méiose et mitose

La mitose et la méiose diffèrent sur un certain nombre de points, mais présentent également des similitudes (mécanismes de séparation des chromosomes, etc.). La mitose correspond à une reproduction asexuée des cellules, alors que la méiose est un prélude à la reproduction sexuée. Par la méiose chaque parent produit des gamètes différents et destinés à se rencontrer. De nombreux types de cellules sont capables de mitose mais seules celles des organes reproducteurs, les gonades (ovaires et testicules) réalisent la méiose. À partir d'une cellule, à la fin de la mitose il y a deux cellules génétiquement identiques alors qu'à la fin de la méiose il y a quatre cellules le plus souvent génétiquement différentes et donc uniques.

Mitose végétale

Les principales différences entre la mitose végétale et la mitose animale sont l'absence de centrioles chez les plantes (à part chez les algues et certains gamètes), la présence d'une paroi qui conduit à une cytotédière particulière, son rôle dans le développement post-embryonnaire et sa régulation hormonale. La mitose végétale est encore mal comprise, notamment la manière dont le fuseau mitotique peut se former en l'absence de centrioles et de centrosomes (mais au niveau de chaque pôle en début de prophase on a une condensation cytoplasmique appelé **calotte polaire** qui émettent des rayonnements qui vont former en fin prophase le fuseau mitotique. Donc la différence est que pour la cellule animale pendant la mitose au niveau des pôles on a les astères provenant des centrioles et pour la cellule végétale on les calotte polaire provenant de la condensation du cytoplasme) néanmoins les événements de mitose sont fortement liés aux réarrangements du cytosquelette.

Cytodiérèse La séparation des cellules filles se produit par formation d'une nouvelle paroi pectocellulosique sur le plan équatorial de la cellule. Ce plan est déterminé par la localisation de certaines protéines dès le début de la mitose. À la fin de la télophase des microtubules forment une plaque au niveau équatorial, c'est le phragmoplaste. Des vésicules de membranes provenant de l'appareil de Golgi et des précurseurs des composants de la paroi viennent s'y associer.

Rôle dans le développement Chez les organismes unicellulaires la disponibilité des nutriments dans le milieu est le facteur régulateur principal de la mitose qui dépend en fait de la taille de la cellule. Chez les organismes pluricellulaires les divisions se produisent uniquement dans les méristèmes, et les cellules méristématiques dépendent pour la régulation de leur cycle cellulaire (comme pour leur approvisionnement en nutriments) des signaux générés par les cellules somatiques (en phase G0, c'est-à-dire quiescentes, qui ne se divisent pas) : il s'agit d'un contrôle social. La formation des tissus et des organes ne se produit qu'au niveau de méristèmes par accumulation de cellules (mérèse).

La mérèse n'ayant lieu que dans les méristèmes, si une cellule somatique est endommagée ou détruite elle n'est pas remplacée, contrairement à ce qui se passe dans le règne animal. Ce qui fait que les plantes n'ont pas un plan d'organisation aussi strict que celui des animaux, il y a formation de nouveaux organes et sénescence des anciens. Autre différence, chez les plantes l'apoptose est peu importante dans la formation des organes.

Régulation hormonale Le signal de différenciation est donné aux cellules immatures par les cellules matures. Les signaux peuvent être des hormones non-peptidiques (auxine, cytokinines, éthylène, acide abscissique, brassinostéroïdes), des lipo-oligosaccharides (facteur nod), des peptides (systèmeine). La réponse aux hormones est variable selon les tissus. Elle intervient via les gènes MAPK (cascades kinases MAPK), déclenchement l'accumulation de cyclines nécessaire à l'entrée en phase S.

L'auxine et les cytokinines jouent de concert un rôle majeur dans la mitose. L'apport exogène d'auxine est nécessaire aux méristèmes qui peuvent être autosuffisants en cytokinines. Si une des deux hormones est absente aux niveaux suffisants la mitose n'a pas lieu. L'auxine active l'expression des gènes SAUR (réponse 2-5 min) et AUX/IAA (réponse 5-60min). Elle agit surtout sur les méristèmes secondaires (principalement le cambium). Les cytokinines stimulent la séparation des chromosomes et la cytokinèse, provoquent l'accumulation de cyclines et activent la phosphatase cdc25 qui active la cycline kinase cdc2 par déphosphorylation de la tyrosine 15. Elles sont nécessaires à l'initiation du cycle cellulaire comme à sa progression.

L'ABA inhibe la mitose en réponse au stress hydrique en induisant la synthèse d'ICK, inhibiteur de cdk-cycline, dans les tissus méristématiques. Les brassinostéroïdes et les gibbérellines favorisent la mitose. Les gibbérellines stimulent la prolifération des méristèmes intercalaires (monocotylédones) et des tissus corticaux et épidermiques, insensibles à l'auxine en augmentant l'expression de l'histone H3 et de la cycline 1.

Le facteur Nod déclenche la nodulation racinaire en présence de bactérie Rhizobium.


En réponse à un stress une plante diminue la croissance de ses organes en ralentissant le cycle cellulaire ce qui réduit le taux de mitose et la taille finale des nouveaux organes (ils contiennent moins de cellules). Cet effet est plus

important dans les racines que dans les feuilles. La réponse aux stress hydriques et salins a lieu par l'intermédiaire de l'ABA qui augmente l'expression de ICK1 qui interagit avec CDKA et inhibe l'activité histone H1 kinase. De plus la cycline kinase cdc2 est désactivée par phosphorylation (la phosphorylation de cdc2 est considérée comme un élément majeur de la réduction de la division cellulaire en réponse au stress). Un autre messenger de stress est le jasmonate, impliqué dans la réponse aux blessures, aux pathogènes et la synthèse des parois végétales qui neutralise l'activité des cytokinines et inhibe la division cellulaire. La sensibilité des cellules au jasmonate dépend de la phase du cycle (plus importante en G1).

Les signaux environnementaux affectent la croissance et la division cellulaire. C'est une des formes d'adaptation de la plante aux changements environnementaux. Les cellules quiescentes (G0) peuvent occasionnellement sous l'influence de facteurs hormonaux (auxine), nutritionnels ou environnementaux (lumière) repasser en phase G1 pour entreprendre un cycle de division. Ce maintien d'une capacité mitotique des cellules quiescentes permet d'atteindre les ressources environnementales (lumière et minéraux).

Maintien de trois génomes En plus du génome du noyau les plantes doivent répliquer leurs génomes mitochondries et des chloroplastes. La réplication de ces génomes n'intervient que dans les méristèmes et les organes primordiaux. Lorsque la cellule est en division rapide le nombre de génomes par organite augmente grandement. Lorsque la vitesse de division ralentit la réplication des génomes cesse et le nombre d'organites par cellule augmente par division jusqu'à ce qu'il n'y ait plus qu'un ou deux génomes par organite.

Médias

- La mitose ^[1] en animation flash.
- **[vidéo]**La mitose filmée de cellule animale ^[2] (puis accélérée)
- **[vidéo]**Mitose de cellule végétale, filmée ^[3](puis accélérée), par Youtube.
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire

Références

[1] <http://www.biologieenflash.net/animation.php?ref=bio-0079-1>

[2] http://www.ac-creteil.fr/biotechnologies/doc_biocell-videomitosis.htm

[3] <http://fr.youtube.com/watch?v=-1Mldnj5HFg&mode=related&search=>

Méiose

Il existe deux types de divisions cellulaires dans le monde vivant : la mitose qui assure la naissance de cellules identiques à la cellule mère lors de la multiplication asexuée et la **méiose** qui aboutit à la production de cellules sexuelles ou gamètes pour la reproduction.

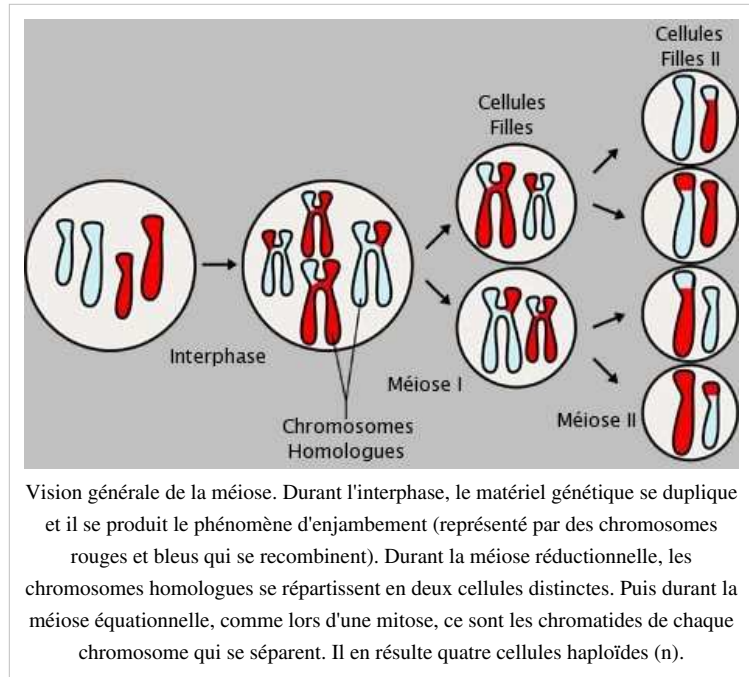
Chez les animaux, la **méiose** est un processus se déroulant durant la gamétogénèse (spermatogénèse ou oogenèse), c'est-à-dire durant l'élaboration des gamètes (les spermatozoïdes chez le mâle et les ovules chez la femelle) chez les espèces dites diploïdes.

Chez les végétaux, la méiose produit des spores, qui par mitose donneront une génération haploïde (le pollen, le pied feuillé des mousses, etc.) Elle donne des cellules haploïdes (cellules contenant n chromosomes) à partir de cellules diploïdes (cellule contenant $2n$ chromosomes - chez l'homme, une cellule normale contient $2n = 46$ chromosomes (donc 23 paires) alors qu'un gamète contient $n = 23$ chromosomes au cours de deux divisions. Chez les espèces haploïdes (comme la *Sordaria macrospora*), la méiose intervient après la fécondation pour diviser la cellule-œuf (avec $2n$ chromosomes). Mais en plus de ce rôle de division, la méiose a un rôle important dans le brassage génétique (mélange des gènes) et ce, grâce à deux mécanismes de brassage : le brassage interchromosomique et le brassage intrachromosomique.

Ainsi, durant la méiose, la quantité d'ADN au sein de la cellule évolue au cours du temps.

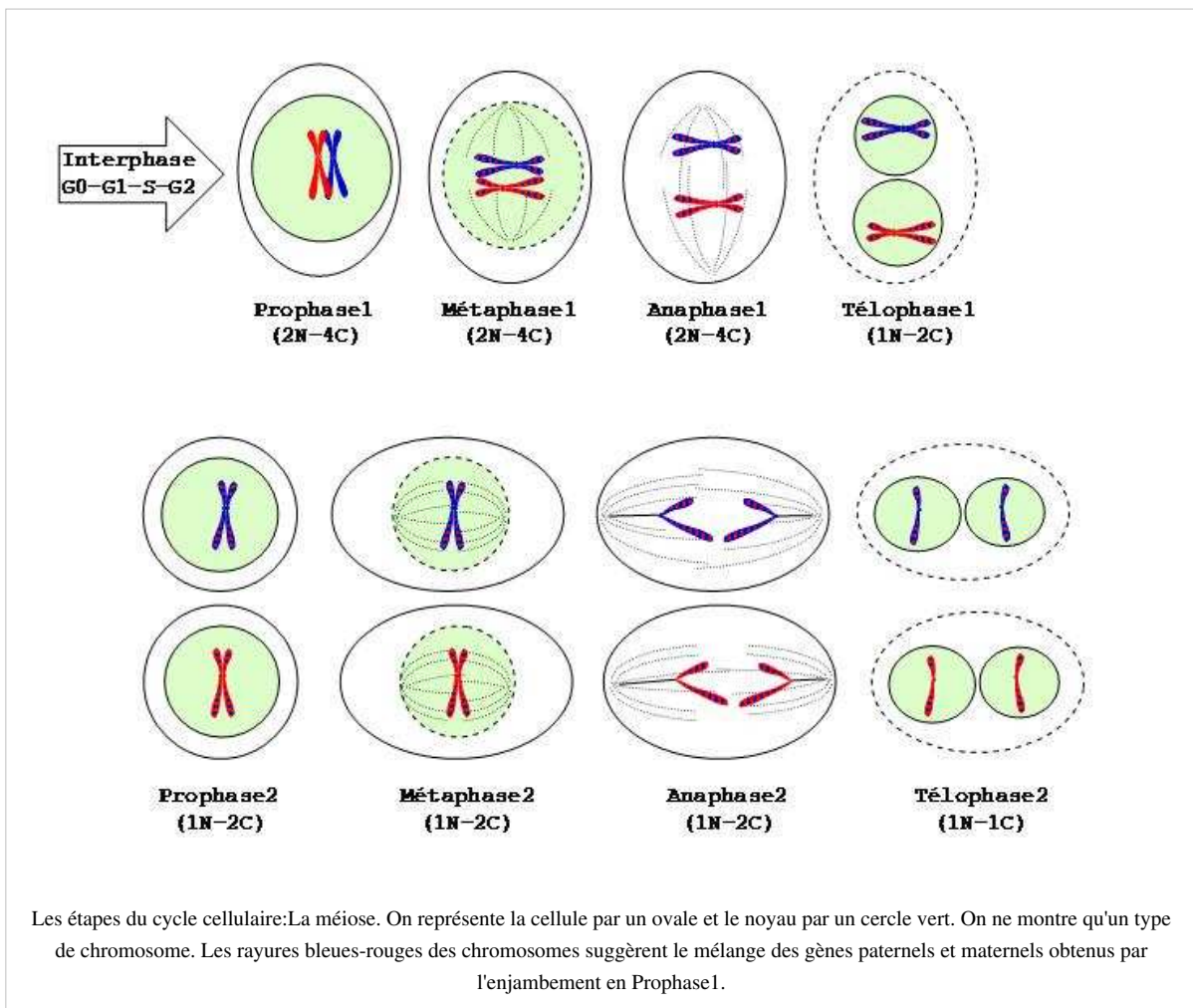
Chaque cellule va donc séparer son patrimoine génétique (contenu dans des chromosomes) en deux afin de ne transmettre que la moitié de ses gènes aux cellules filles.

Elle se déroule en plusieurs étapes formant un ensemble de deux divisions cellulaires, successives et inséparables.



Vision générale de la méiose. Durant l'interphase, le matériel génétique se duplique et il se produit le phénomène d'enjambement (représenté par des chromosomes rouges et bleus qui se recombinaient). Durant la méiose réductionnelle, les chromosomes homologues se répartissent en deux cellules distinctes. Puis durant la méiose équationnelle, comme lors d'une mitose, ce sont les chromatides de chaque chromosome qui se séparent. Il en résulte quatre cellules haploïdes (n).

Schéma



Première division : méiose réductionnelle

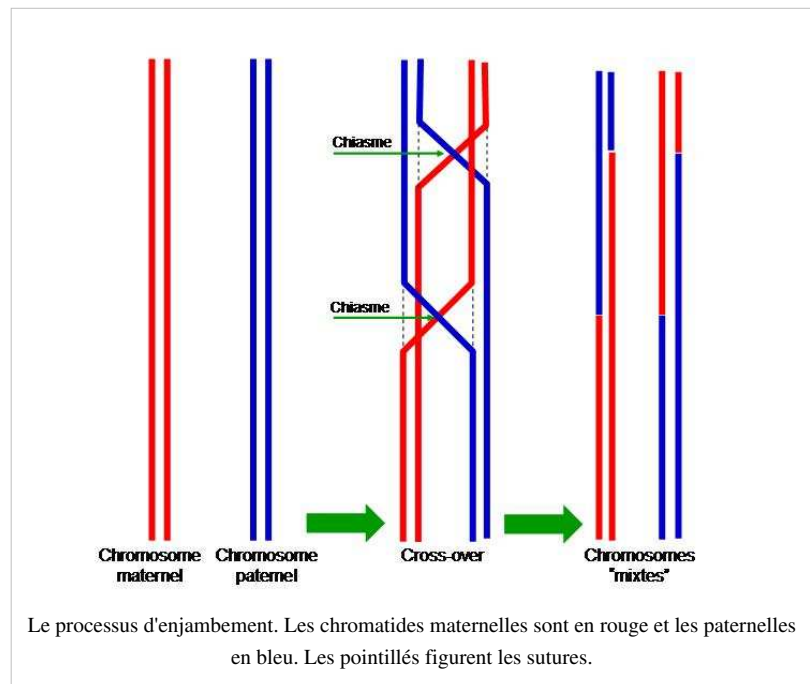
Prophase I

La prophase I est divisée en cinq étapes qui correspondent à cinq états caractéristiques de la chromatine : leptotène, zygotène, pachytène, diplotène et diacinèse.

1. Leptotène : Début de la condensation de la chromatine et attachement des télomères (extrémités des chromosomes) à l'enveloppe nucléaire.
2. Zygotène : Début de l'appariement des chromosomes homologues (synapsis) par le complexe synaptonémal (ou synapton) et convergence des télomères. Le complexe synaptonémal est une

structure complexe constituée d'un élément central, SYCP1 qui forme un homodimère, relié à deux éléments latéraux. Les éléments latéraux sont en fait les cohésines SMC1, SMC3 formant un hétérodimère maintenu en place par hREC8 hHR23. Les cohésines se trouvent de part et d'autre par des filaments transverses, à celles-ci se lie la chromatine de chaque zone des chromosomes impliqués dans le phénomène ultérieur d'enjambement (ou *crossing-over*). Il y a organisation « en bouquet » des chromosomes. L'ensemble des deux chromosomes homologues s'appelle une tétrade (car 4 chromatides) ou un bivalent (car 2 chromosomes).

3. Pachytène : Appariement strict des chromosomes homologues et apparition des nodules de recombinaison et de nodules tardifs qui permettent les enjambements (échanges entre chromatides homologues). Cette phase a une importance considérable dans le brassage chromosomique.
4. Diplotène : Désynapsis (séparation des chromosomes homologues), mais les chromosomes restent attachés en plusieurs points au niveau desquels deux des quatre chromatides semblent s'entrecroiser (chiasma). Pour le bon déroulement de la méiose il en faut au minimum un par chromosome, en moyenne 2-3. Il y a décondensation de la chromatine et formation des grandes boucles permettant un fort taux de transcription. Cette étape de la prophase I peut durer plusieurs années chez l'ovocyte.
5. Diacinèse : Recondensation de la chromatine et détachement des télomères de l'enveloppe nucléaire. Glissement des chiasmata vers les télomères (terminalisation des chiasmata). À la fin, il y a disparition de l'enveloppe nucléaire.



Métaphase I

Les paires de chromosomes homologues (bivalents) se placent de part et d'autre. Pour chaque bivalent, les centromères se placent de part et d'autre ainsi qu'à égale distance du plan équatorial. Leur orientation se fait de façon aléatoire : on appelle ce phénomène la « ségrégation indépendante ». Cette ségrégation permet un second degré de diversification des cellules-filles : le brassage interchromosomique.

Anaphase I

Chaque chromosome s'éloigne de son homologue et migre au pôle opposé, tiré par des microtubules kinétochoriens (microtubules accrochés à un kinétochore au niveau d'un centromère) dû à la dépolymérisation de tubuline. Il n'y a pas clivage des centromères, ceci est dû au fait que la séparase dégrade hREC8 (et donc la construction des cohésines) mais au centromère est inefficace étant donné que Sga1 y protège hREC8.

Télophase I

Les enveloppes nucléaires réapparaissent dans chaque cellule, il y a donc formation de deux cellules haploïdes à n chromosomes à deux chromatides (chromosomes bichromatidiens) (n chromosomes, $2n$ ADN). La cellule se divise en deux, grâce à un anneau contractile fait d'actine et de myosine.

Deuxième division : méiose équationnelle

La méiose équationnelle consiste en une simple mitose, à la différence près du nombre de chromosomes qui est de n .

- Prophase II : Phase identique à la prophase I mais brève car les chromosomes sont restés compactés.
- Métaphase II : Les chromosomes se placent sur la plaque équatoriale.
- Anaphase II : Les chromatides de chaque chromosome se séparent et migrent vers des pôles opposés de la cellule.
- Télophase II : La cellule se sépare en deux, formant ainsi quatre cellules à n chromosomes à une chromatide.

À l'issue de cette deuxième division de la méiose on passe de 2 cellules mères à n chromosomes bichromatidiens à 4 cellules filles à n chromosomes monochromatidiens.

La diversité des gamètes

Les gamètes créés par la méiose sont différents bien qu'ils descendent de la même cellule. Cette différenciation joue un rôle clef dans l'évolution des espèces. Ci-dessous, les deux principaux mécanismes de différenciation :

Brassage allélique par ségrégation indépendante des chromosomes homologues

(cas des espèces à caryotype $2n$)

Un premier facteur de diversité facile à comprendre provient de l'attribution aléatoire des allèles c'est-à-dire de chacun des deux chromosomes d'une même paire (chromosomes homologues) vers les cellules filles haploïdes. Au moment de la métaphase I de la méiose, les chromosomes se disposent aléatoirement de part et d'autre du plan équatorial. Chaque chromosome (allèle) d'une paire migre ensuite vers un pôle (anaphase I), sans influencer les sens de migrations des allèles des autres paires. Chaque cellule fille possèdera donc *un jeu* de chromosomes (et donc de gènes) différent de celui de la cellule mère. Cette différenciation est appelée *brassage inter-chromosomique*.

Echange d'allèles au sein d'une paire de chromosomes

À chaque méiose, sauf cas exceptionnels (Drosophile mâle par exemple), il peut se produire un échange réciproque de fragments de chromatides appartenant à deux chromosomes homologues : c'est le phénomène d'*enjambement* qui survient pendant la prophase I (donc avant la séparation métaphasique des chromosomes homologues). Cet enjambement est provoqué par un nodule de recombinaison (complexe multi-enzymatique). Les chromatides recombinés se distinguent des chromatides d'origine ; on parle alors de *brassage intra-chromosomique*.

La diversité est amplifiée par la superposition des deux brassages alléliques

La superposition des deux brassages permet une diversité considérable des gamètes.


- Si l'individu possède $\frac{n}{2}$ gènes hétérozygotes, le seul brassage intrachromosomique permet $2^{\frac{n}{2}}$ arrangements possibles.
- S'il possède n paires de chromosomes, le seul brassage interchromosomique permet 2^n arrangements possibles.

En tout, $2^{\frac{n}{2} \times n}$ gamètes différents peuvent être produits. En réalité c'est un peu plus complexe car le nombre d'enjambements par chromosome n'est pas illimité.

Méiose et mitose

La mitose et la méiose sont différentes en plusieurs points mais elles ont aussi de grandes similitudes. La mitose se produit au cours de la multiplication asexuée alors que la méiose a sa place dans la reproduction. Presque toutes les cellules peuvent subir une mitose alors que la méiose ne concerne que celles des organes de reproduction chez les espèces diploïdes (les ovogonies et les spermatogonies) ou la cellule-œuf chez les espèces haploïdes. À la fin de la mitose, il y a deux cellules génétiquement identiques alors qu'à la fin de la méiose il y a quatre cellules qui ne sont pas nécessairement génétiquement identiques.

Liens externes

- Animation en Flash ^[1] de la méiose.
- Animation ^[2]
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire

Références

[1] <http://www.biologieenflash.net/animation.php?ref=bio-0051-1>

[2] <http://www.biomultimedia.net/archiv/meiose.htm>

Métabolisme cellulaire


Le **métabolisme d'une cellule** est la somme du catabolisme, ou activité de dégradation, et de l'anabolisme, ou activité de synthèse. Le catabolisme dégrade des molécules complexes en molécules de base, soit pour produire de l'énergie soit pour produire des molécules directement utilisables par les voies de l'anabolisme. L'anabolisme concerne toutes les synthèses. Les voies métaboliques sont très nombreuses et enchevêtrées les unes aux autres. Il s'agit d'un système cybernétique autorégulé et soumis à régulation hormonale et génétique. Le mauvais fonctionnement d'un seul enzyme de ces voies est à l'origine des maladies métaboliques, souvent fatales.

La respiration

La respiration de la cellule a lieu au sein de l'organite mitochondrie et permet principalement de créer de l'ATP, molécule réserve d'énergie universelle de la cellule. La première partie de la respiration a lieu dans le cytosol et enrichit en électrons les molécules de NADH. De façon simplifiée, le glucose (*glucide provenant de l'alimentation*) joue le rôle de combustible. La glycolyse est le phénomène de son morcellement en molécules plus simples, sous l'action de multiples enzymes. Des molécules secondaires (NADH) se chargent en électrons arrachés au glucose au cours des réactions enzymatiques et seront recyclées dans les mitochondries. La seconde partie a lieu dans la mitochondrie où les électrons portés par ces molécules "*cargos*" sont converties en gradient de protons au sein de la chaîne respiratoire. C'est à ce niveau que le dioxygène, jouant le rôle d'accepteur final d'électrons, capte des électrons et est transformé en eau, produit final de dégradation. La dissipation du gradient de protons à travers les protéines membranaires ATP-synthases (ou ATP-synthétases) permet de créer de l'ATP à partir d'ADP (adénosine diphosphate) et de phosphate organique (H_3PO_4) selon la théorie chimiosmotique de Peter Mitchell, qui lui valut le prix Nobel de chimie en 1978^[1]. L'ATP sert ensuite à énergiser toutes les réactions chimiques de la cellule.

Notes

[1] **(en)** Biographie de Mitchell sur le site officiel du prix Nobel (<http://nobelprize.org/chemistry/laureates/1978/mitchell-bio.html>)

-  Portail de la biochimie

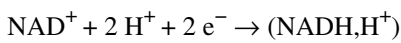
Glycolyse

La **glycolyse** (γλυκῦς glykŷs « sucré » et λύσις lŷsis « dissolution ») ou **voie d'Embden-Meyerhof-Parnas** est une voie métabolique d'assimilation du glucose et de production d'énergie. Elle se déroule dans le cytoplasme (ou cytosol) de la cellule. Comme son nom l'indique elle nécessite du glucose et a pour produit du pyruvate. Ce dernier peut soit entrer dans le cycle de Krebs, qui se déroule dans la mitochondrie des eucaryotes ou le cytoplasme des bactéries en aérobiose, soit être métabolisé par fermentation en anaérobiose, pour produire par exemple du lactate ou de l'éthanol.

Principe général

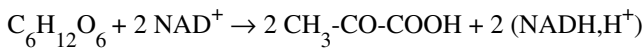
La glycolyse est un mécanisme de régénération de l'ATP qui ne nécessite pas d'oxygène. Au cours de ce processus, on assiste à :

- des réactions d'oxydo-réduction au cours desquelles un accepteur d'électrons (coenzyme NAD) est réduit :

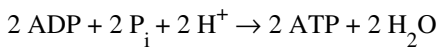


- des synthèses d'ATP par phosphorylation de l'ADP (formation de 4 molécules d'ATP, mais consommation de 2, soit au total formation de 2 molécules d'ATP) : $2 \text{ADP} + 2 \text{P}_i + 2 \text{H}^+ \rightarrow 2 \text{ATP} + 2 \text{H}_2\text{O}$. Le symbole P_i représente ici le *phosphate inorganique*^[1] HPO_4^{2-} (ou hydrogénophosphate).

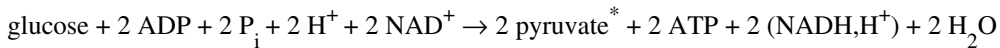
La glycolyse se traduisant par la réduction de coenzymes, elle s'accompagne donc de l'oxydation de molécules organiques. On peut dire qu'elle correspond à l'oxydation du glucose en pyruvate :



couplée à



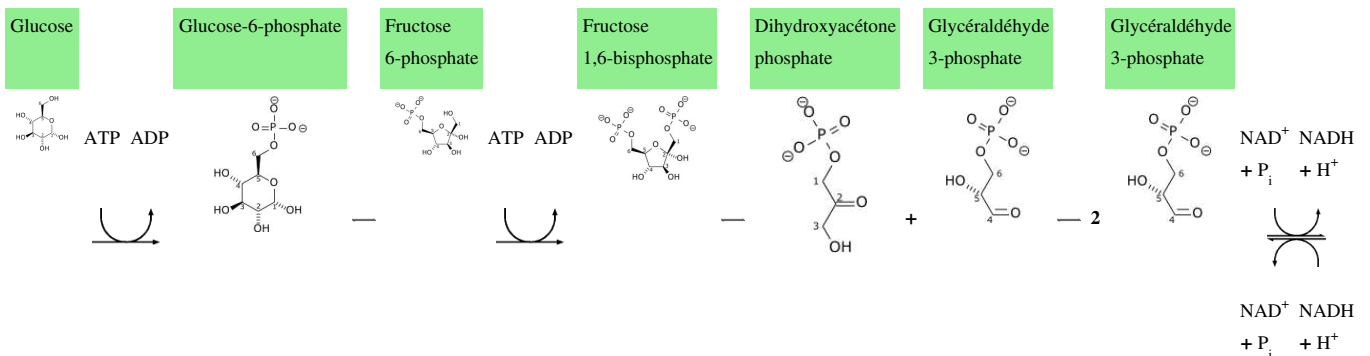
soit au total

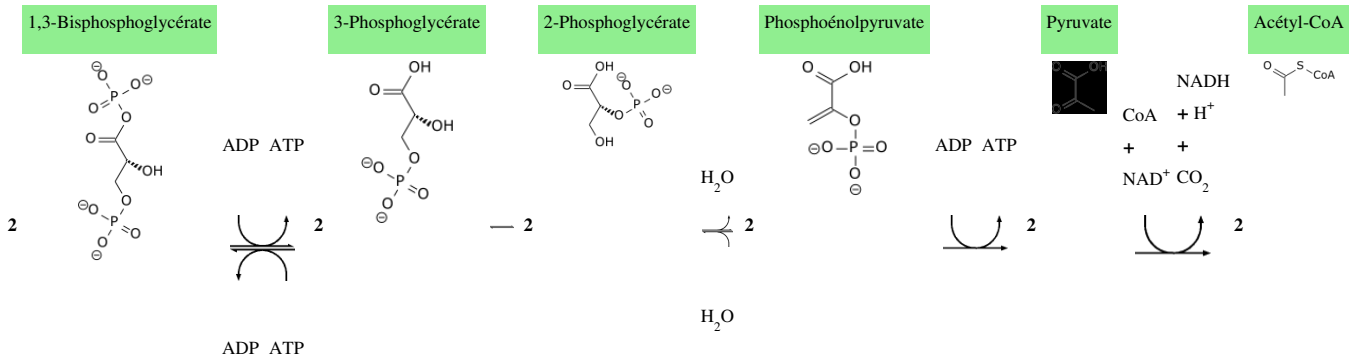


* Le terme « pyruvate » ($\text{CH}_3\text{-CO-COO}^-$) désigne en toute rigueur son acide conjugué (l'acide pyruvique $\text{CH}_3\text{-CO-COOH}$).

Étapes de la glycolyse

Étapes de la glycolyse

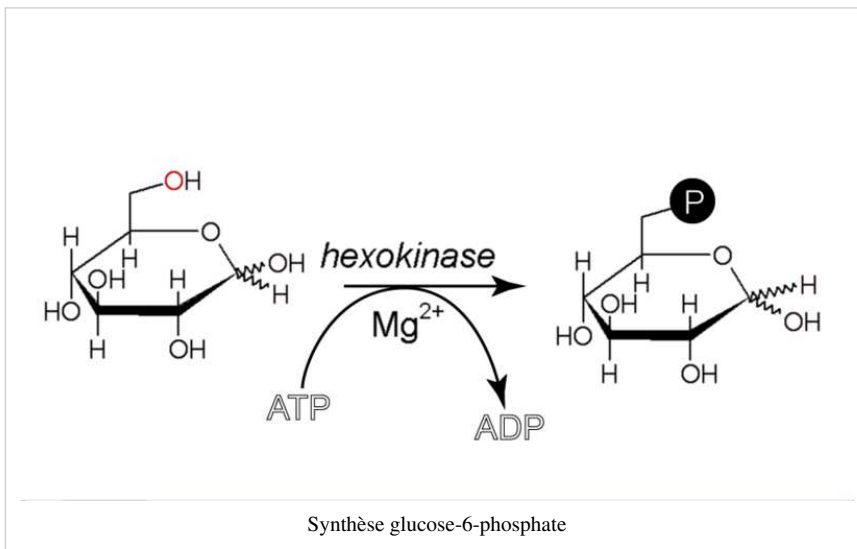




Activation des hexoses

Synthèse du glucose-6-phosphate

- Cette réaction est irréversible. Elle est catalysée par une kinase, soit une hexokinase, non spécifique du glucose qui, chez les mammifères, se trouve le plus souvent dans le muscle, soit une glucokinase, spécifique du glucose. On signalera que ces deux enzymes ont des K_m différents avec pour valeurs respectives 0,1mM et 10mM en sachant que le km est inversement proportionnel a l'affinité de l'enzyme. Ces deux enzymes sont Mg^{2+} dépendantes. Chez l'homme, la glucokinase est localisée dans le foie et dans les cellules pancréatiques. En effet, cette dernière est parfaitement adaptée à la fonction de stockage du foie (elle fonctionne principalement lors d'afflux de glucose importants, après un repas par exemple, et contribue ainsi à la régulation de la glycémie). Un dysfonctionnement de cette enzyme est donc responsable de certains types de diabète (diabète MODY qui, pour 50% des cas, sont dus à une **mutation de la glucokinase**).
- (Dans les images ci-dessous, le symbole P dans un cercle noir représente un groupement $-O-PO_3^{2-}$). La phosphorylation du glucose n'est pas spécifique de la glycolyse. Cette étape sert également de point de départ dans la voie des pentoses phosphates ou pour la glycogénogénèse.



Remarque: toutes les reactions qui ont une variation d'énergie libre importante sont irréversibles, et comme cette phosphorylation est énergétiquement très favorisée, la réaction est irréversible. C'est pourquoi ces enzymes sont très régulées afin d'éviter l'emballement du système, à l'instar des deux autres étapes irréversibles de la glycolyse. (Phosphofructokinase, Pyruvate kinase). L'hexokinase est notamment inhibée par son propre produit, le glucose-6-phosphate (rétrocontrôle négatif), et son expression génique est induite par l'insuline. La glucokinase n'est

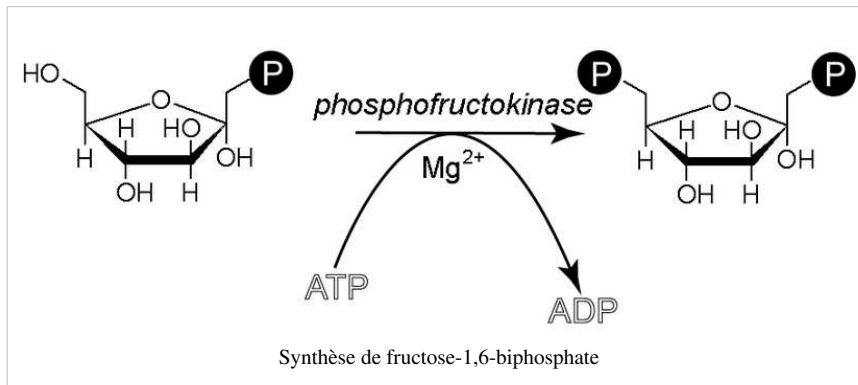
quant à elle pas inhibée par le glucose-6-phosphate, mais son expression génique est induite par l'insuline.

Isomérisation du glucose-6-phosphate

Il s'agit d'une isomérisation, réaction réversible catalysée par une phosphohexose isomérase donnant, à partir de glucose-6-phosphate du fructose-6-phosphate.

Synthèse de fructose-1,6-biphosphate

Cette réaction, catalysée par une phosphofruktokinase (PFK) est irréversible et Mg^{2+} dépendante. Cette enzyme catalyse la première étape qui soit spécifique de la glycolyse. Elle est très fortement régulée de manière allostérique par l' ATP_{libre} (l' ATP_{libre} est la forme de l'ATP non complexé au magnésium), qui est le produit final "utile" de la glycolyse. Plus la concentration en ATP_{libre} est importante, plus cette réaction est lente et, inversement, plus la concentration en ATP_{libre} est faible, plus l'enzyme est active. Il s'agit d'un système cybernétique d'autocontrôle de la glycolyse. Plusieurs modèles mathématiques de la glycolyse ont été mis au point et montrent que cette étape est la plus importante de celles qui contrôlent le flux de la glycolyse.



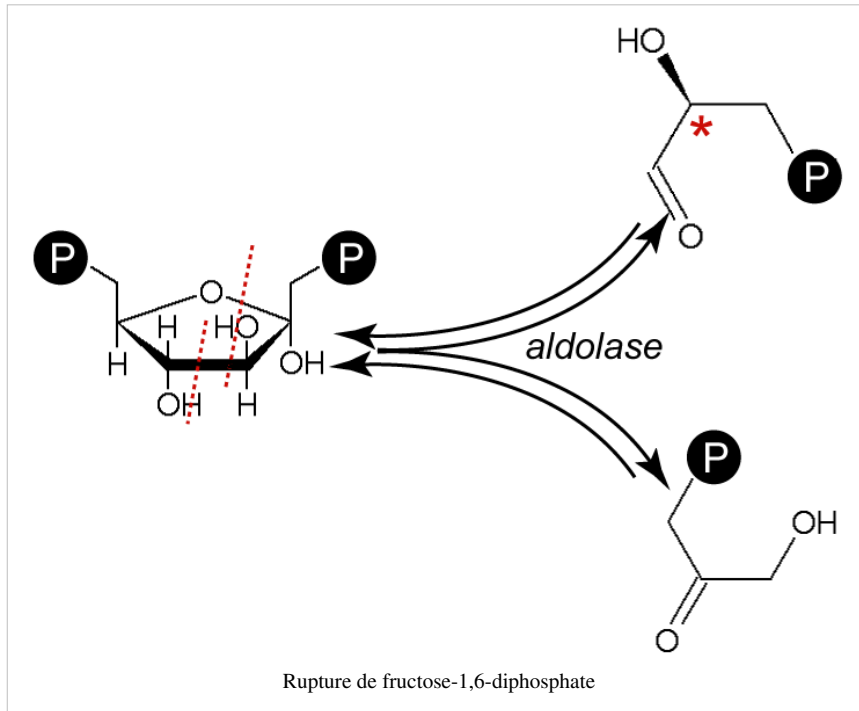
L'inhibition par l'ATP est réversible par l'AMP, ce qui permet de garder un rapport ATP/AMP constant.

Mais elle est surtout régulée par le **fructose-2,6-biphosphate** (F26BP): En effet, la production de F2,6BP à partir du F6P a pour seule fonction de mettre en évidence une saturation de la voie en F6P ("trop plein"), car le F26BP n'a pas de devenir métabolique. Par allostérie, le F26BP active donc la phosphofruktokinase afin de stimuler la consommation de F6P et ainsi empêcher sa propre formation.

Formation des trioses phosphates

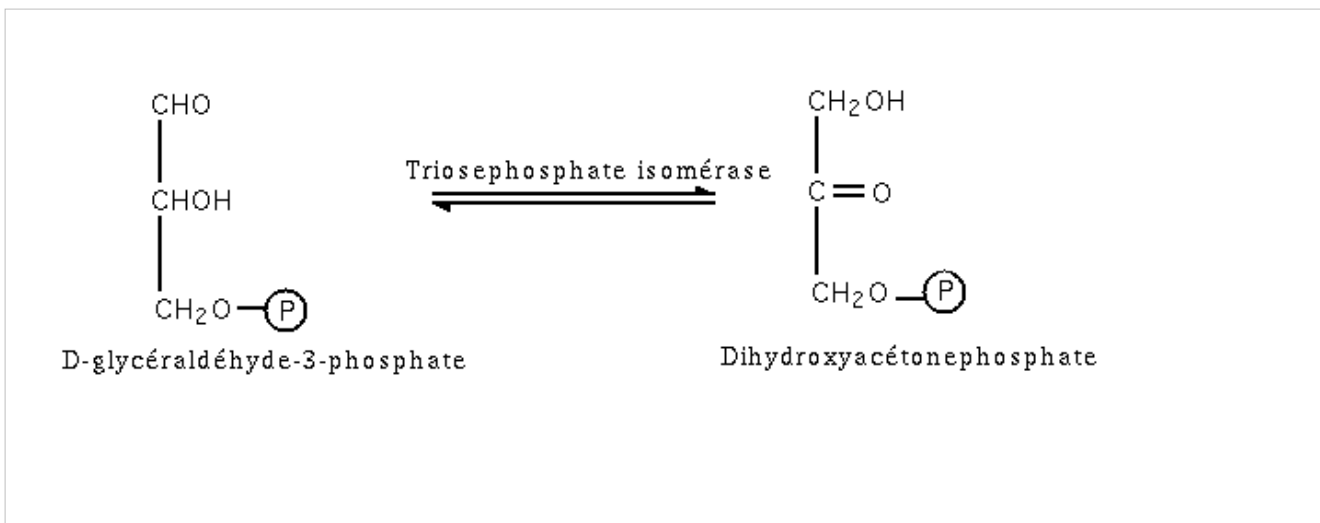
Formation du glycéraldéhyde-3-phosphate (3-PGA) et du dihydroxyacétonephosphate (PDHA)

Cette réaction est réversible et catalysée par une aldolase (groupe des lyases). (Le dihydroxyacétonephosphate est la molécule du bas). Il est possible de passer, de manière réversible, du D-glycéraldéhyde-3-phosphate (3-PGA) au dihydroxyacétonephosphate (PDHA) grâce à la triose-phosphate isomérase. C'est la réaction inverse de la condensation aldolique.



Isomérisation des triosephosphates

Cette réaction est réversible (catalysée par une triosephosphate isomérase) mais la réaction suivante consommant du D-glycéraldéhyde-3-phosphate, l'équilibre est déplacé dans le sens de la synthèse de ce dernier. (Dans les images suivantes, le symbole P encerclé représente un groupement $-PO_3^{2-}$).

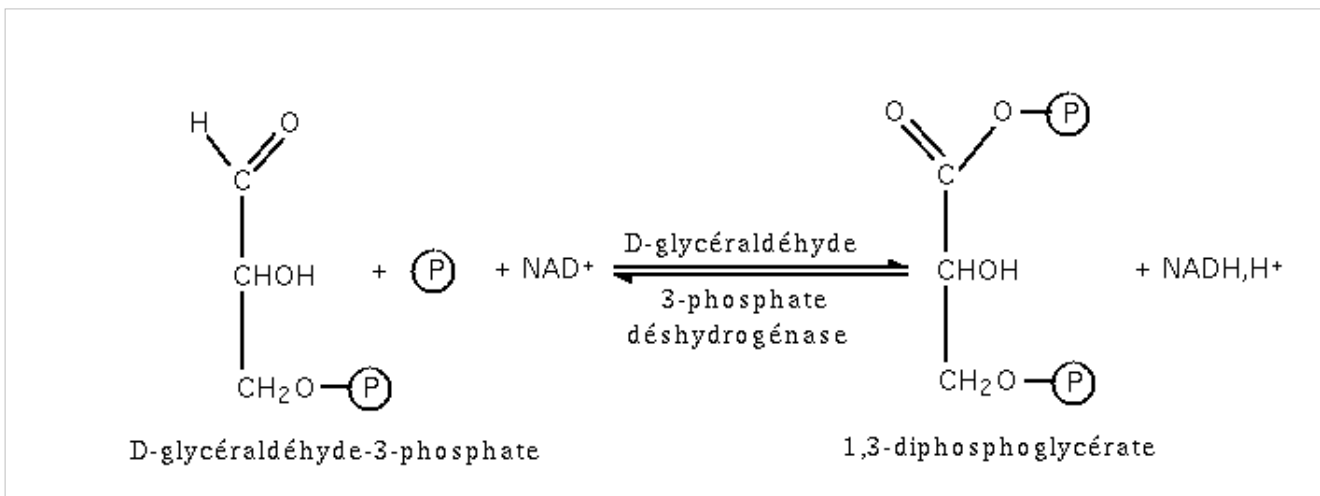


Récupération de l'énergie

Synthèse du 1,3-diphosphoglycérate

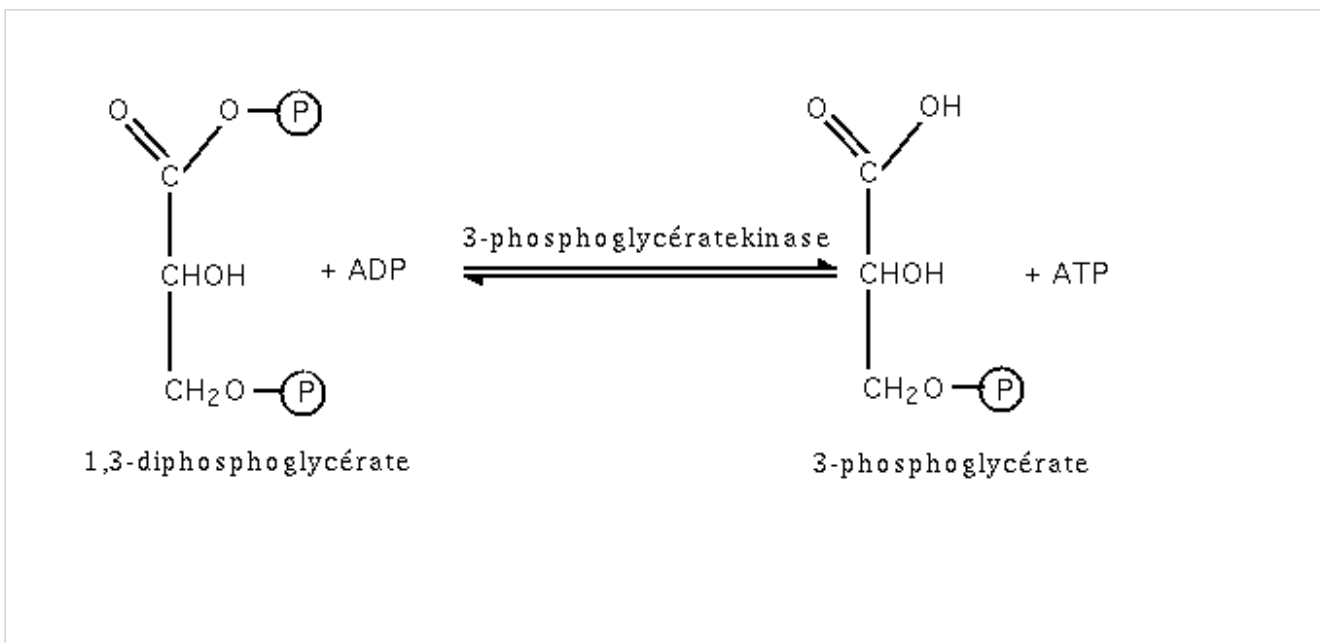
Cette réaction d'oxydoréduction, réversible et catalysée par une D-glycéraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase (oxydo-réductase), conduit à la formation d'une liaison acylthioester à haut potentiel de transfert. Cette étape constitue le début de la seconde partie de la glycolyse. L'énergie contenue dans les liaisons à haut potentiel de transfert va être utilisée pour la synthèse de l'ATP. Les coenzymes sont réduits (gain d'électrons).

Dans l'érythrocyte, une réaction catalysée par une mutase produit du 2,3-diphosphoglycérate à partir du 1,3-diphosphoglycérate, un important effecteur allostérique de l'hémoglobine (régulation de son affinité pour l'oxygène). Le 2,3-diphosphoglycérate est ensuite converti en 3-phosphoglycérate *sans* production d'une molécule d'ATP (relargage d'un phosphate inorganique) par la 2,3-diphosphoglycérate phosphatase, lequel suit la voie de la glycolyse.



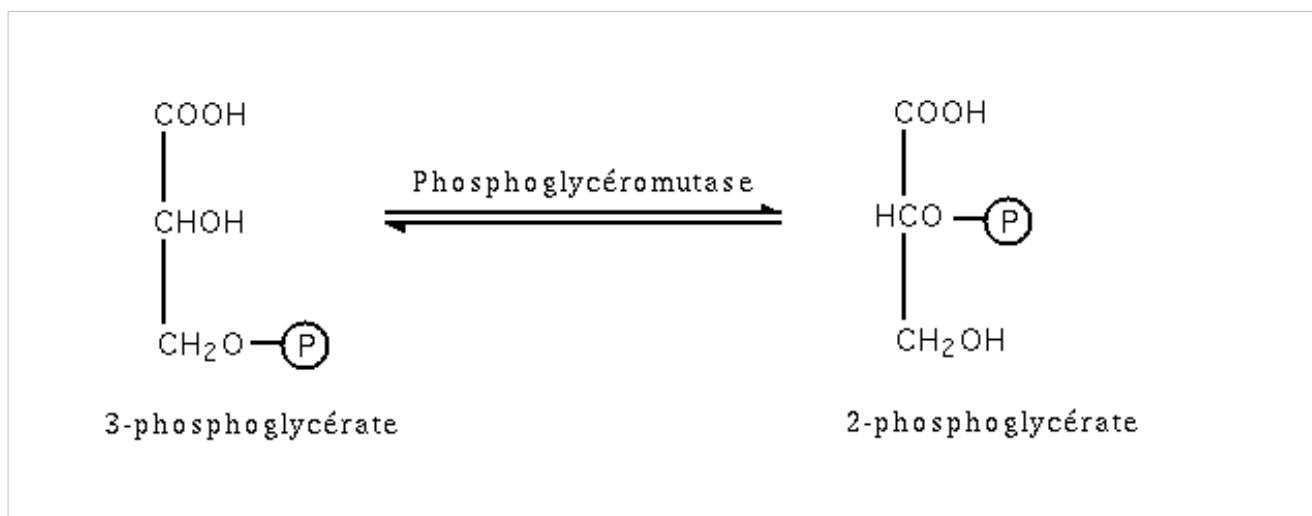
Synthèse de 3-phosphoglycérate et récupération d'ATP

Il y a synthèse d'ATP (récupération d'énergie), cette réaction, réversible, est catalysée par une phosphoglycératekinase (transférase).



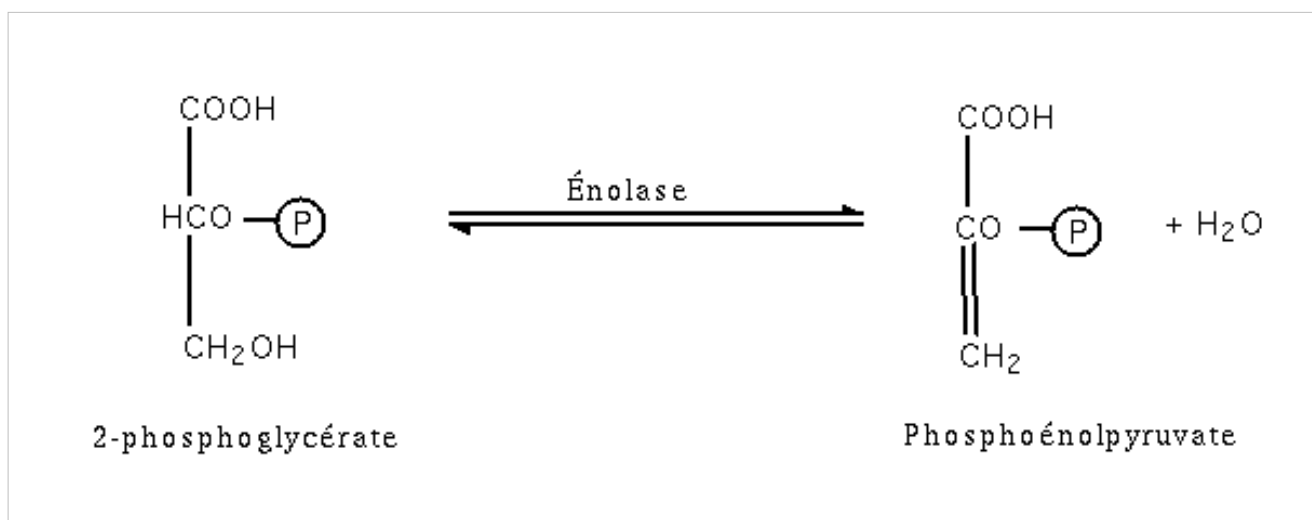
Synthèse du 2-phosphoglycérate

Cette réaction, réversible, est catalysée par une phosphoglycératemutase (groupe des transférases) .



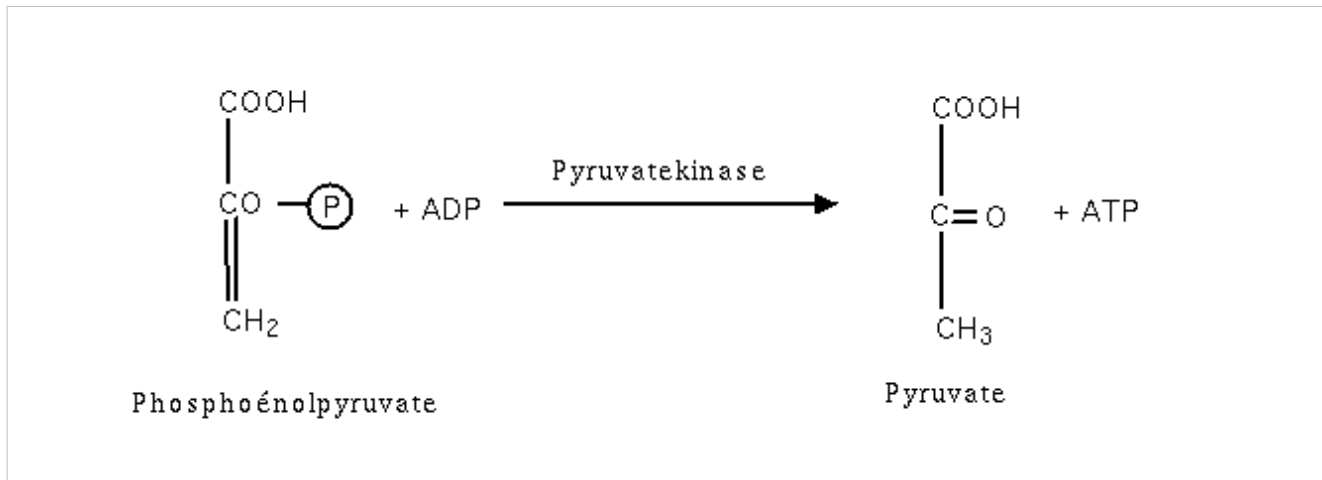
Synthèse du phosphoénolpyruvate

Cette réaction, catalysée par une émolase (groupe des lyases), réversible, conduit à la formation d'une liaison à haut potentiel de transfert (fonction émolphosphate), le phosphoénolpyruvate (PEP) au $\Delta G^\circ = 51 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$.

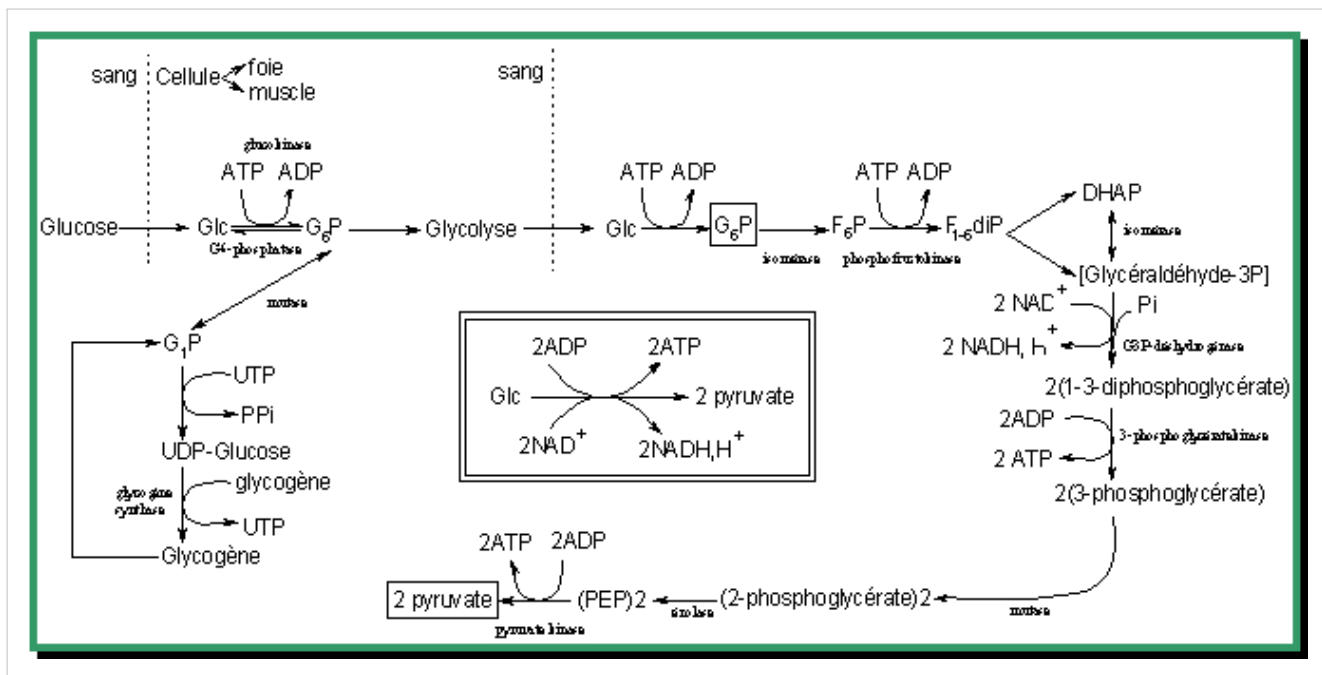


Synthèse de pyruvate et récupération d'ATP

Le groupement phosphate et sa liaison à haut potentiel de transfert permettent par couplage la synthèse d'une molécule d'ATP. Cette réaction, Mg^{2+} dépendante et irréversible, est catalysée par une pyruvatekinase.



Bilan de la glycolyse



On utilise :

- 1 mole de glucose
- 2 moles de coenzymes oxydés
- 2 moles d'ADP
- 2 moles de P_i (phosphate inorganique)

Pour produire :

- 2 moles de pyruvate
- 2 moles de coenzymes réduits
- 2 moles d'ATP
- 2 moles d'eau

on gagne également 4 protons(H^+) : 2 lorsque $2NAD^+$ DONNE $2NADH + 2H^+$, 1 lorsque glucose devient glucose-6-phosphate et 1 lorsque fructose-6-phosphate devient fructose-1,6-diphosphate.

On a finalement produit 2 moles d'ATP pour lyser 1 mole de glucose. Ce bilan est faible.

Régulation de la glycolyse

La glycolyse est principalement régulée au niveau de 2 enzymes clés qui sont la PFK-1 et la pyruvate kinase.

Régulation de la PFK-1

La PFK-1 est régulée de façon allostérique:

- L'ATP et le citrate agissent comme des inhibiteurs
- L'AMP et le F 2,6 di-P agissent comme des activateurs.

La concentration en F 2,6 di-P est donc primordiale sur la glycolyse. Elle est régulée par la phosphofruktokinase-2 dont l'activité sera différente selon son état de phosphorylation:

- Par l'action du glucagon (hormone hyperglycémiant), elle sera phosphorylée et catalysera la réaction $F\ 2,6\ di-P + H_2O \rightarrow F6P + Pi$. Ainsi la concentration de F 2,6 di-P diminuera et la glycolyse sera ralentie.
- Par l'action de l'insuline (hormone hypoglycémiant) elle sera déphosphorylée et catalysera la réaction $F6P + ATP \rightarrow F\ 2,6\ di-P + ADP$. Ainsi la concentration de F 2,6 di-P augmentera et la glycolyse sera accélérée.

Régulation de la pyruvate kinase

La pyruvate kinase est régulée allostériquement et ceci de façon ubiquitaire :

- L'AMP et le F 1,6 di-P sont des activateurs
- L'ATP, l'Acétyl-CoA et l'alanine sont des inhibiteurs.

Au niveau du foie, elle est également régulée de façon covalente (par l'action d'hormones)

- Le glucagon va phosphoryler cette enzyme pour l'inhiber
- L'insuline va réaliser l'action inverse pour l'activer.

Réoxydation des coenzymes

Il est important de comprendre que la glycolyse cesse lorsque les coenzymes ne sont pas réoxydés sous la forme NAD^+ . Sans ces coenzymes, l'étape catalysée par l'enzyme D-glycéraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase ne peut se produire, provoquant l'arrêt de la glycolyse. Il est donc crucial de régénérer ces coenzymes.

Il existe deux voies métaboliques principales pour cela : l'une ne nécessite pas d'oxygène, et est appelée fermentation. Il en existe de plusieurs sortes : fermentation lactique (qui se produit dans le muscle non oxygéné), fermentation butyrique, alcoolique... L'autre voie de réoxydation des coenzymes nécessite de l'oxygène, qui joue le rôle d'accepteur d'électron final, et est appelée respiration, certains parlent de *respiration cellulaire* pour la différencier de la ventilation pulmonaire, bien que les contextes d'utilisation ne prêtent pas à confusion. Elle a lieu au niveau de la chaîne respiratoire des mitochondries (phosphorylation oxydative) chez les eucaryotes et dans le cytoplasme des bactéries. Le bilan énergétique de la glycolyse suivie de la respiration (36 ATP) est environ 20 fois plus élevé que celui de la glycolyse suivie de la fermentation (2 ATP pour la fermentation lactique).

Notes et références



[1] Biologie moléculaire de la cellule Par Harvey Lodish, Arnold Berk, Paul Matsudaira, [[James Darnell (<http://books.google.com/books?id=gSFbGLVFWMEC&pg=PA301>)], Chris A. Kaiser, Pierre L. Masson] - page 301

Voir aussi

Autres voies de dégradation du glucose :

- la voie des pentoses phosphates
- la voie d'Entner-Doudoroff
- Pyruvate
- la voie inverse de la glycolyse, la néoglucogenèse

Liens externes

- La logique chimique de la glycolyse (anglais) (<http://www2.ufp.pt/~pedros/bq/glycolysis.htm>)
-  Portail de la biochimie
-  Portail de la chimie

Fermentation

La **fermentation** est une réaction biochimique de conversion de l'énergie chimique contenue dans une source de carbone (souvent du glucose) en une autre forme d'énergie directement utilisable par la cellule en l'absence de dioxygène (milieu anaérobie). Louis Pasteur dira « La fermentation c'est la vie sans l'air. » C'est une simple réaction d'oxydoréduction où l'accepteur final d'électron est souvent le produit final. Elle se caractérise par une oxydation partielle du produit fermentescible, et donne lieu à une faible production d'énergie car la différence de potentiel redox entre le donneur et l'accepteur d'électron est assez faible.



fermentation industrielle

La définition de Louis Pasteur "La fermentation c'est la vie sans l'air" a été nuancée ces dernières décennies. On définit aujourd'hui la fermentation comme un système de transfert d'électrons (à visée énergétique) ne mettant pas en jeu des complexes membranaires mais uniquement des partenaires solubles (en général des acides organiques ou leurs dérivés).

La fermentation se distingue de la respiration cellulaire par son faible rendement énergétique.

- Lors de la respiration aérobie, l'accepteur final des électrons arrachés à la molécule (réduction) et transférés aux cofacteurs $\text{NADH} + \text{H}^+$ (ou plus rarement aux cofacteurs $\text{NADPH} + \text{H}^+$) sont en fin de compte transférés par ces cofacteurs au dioxygène. Cette respiration aérobie met en jeu des complexes membranaires.
- Dans le cas de la fermentation, les électrons sont transférés à des composés des voies métaboliques, tels que le pyruvate (dans le cas de la fermentation lactique) entraînant la formation d'acide lactique ou de l'éthanol suivant les organismes et les conditions de cultures.

Histoire

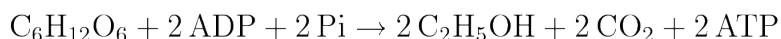
La fermentation précède la maîtrise par l'homme des procédés de celle-ci, en effet les fruits fermentent sans aucune intervention humaine.

Réactions chimiques

On distingue plusieurs types de réactions de fermentation par la nature des produits de la réaction :

Fermentation éthylique

Dans le cas de la fermentation éthylique (ou alcoolique), la réaction dégage de l'éthanol :



Le glucose, l'adénosine diphosphate (ADP) et le phosphate inorganique produisent de l'éthanol, du dioxyde de carbone et de l'adénosine triphosphate (ATP).

Fermentation lactique

La fermentation lactique ou fermentation homolactique produit de l'acide lactique. Cette réaction se déroule dans le muscle au cours d'un effort intense pendant lequel l'apport en dioxygène est trop lent par rapport à la demande en énergie. Ce type de fermentation concerne aussi la transformation du lait en yaourt



Le glucose, l'adénosine diphosphate (ADP) et le phosphore produisent de l'acide lactique et de l'adénosine triphosphate (ATP).

À titre de comparaison, en présence de dioxygène, la respiration produit jusqu'à 36-38 moles d'ATP à partir d'une mole de glucose, soit environ 18-19 fois plus que la fermentation. Elle mobilise un appareil enzymatique plus complexe (voir le Cycle de Krebs et chaîne respiratoire). En termes évolutifs, la fermentation est privilégiée tant qu'il existe de grandes quantités de sucre et peu d'oxygène, ce qui correspond aux conditions de vie avant l'apparition de l'atmosphère. Dès que le sucre se raréfie et/ou que l'oxygène devient abondant, comme cela a commencé il y a environ deux milliards d'années et s'est achevé il y environ 250 millions d'années, intervient la respiration ainsi que les organismes spécialisés capables de la mettre en œuvre. Notons que les mitochondries, lieu de la respiration cellulaire, sont des organites qui descendent des cyanobactéries.

Il existe d'autres types de fermentation (fermentation butyrique, acétique, sulfite...).

La fermentation acide mixte est un autre type de fermentation qui concerne essentiellement les entérobactéries, c'est-à-dire les bactéries du tube digestif.

Fermentation malolactique

Article détaillé : Fermentation malolactique.

Elle est réalisée par des bactéries. Elle permet de stabiliser les vins de garde.

L'équation chimique correspondante est la suivante (transformation de l'acide malique en acide lactique) :



Rôles physiologiques

Fermentation éthylique

La fermentation alcoolique est réalisée par de nombreux organismes vivants (bactéries, levures) de manière permanente ou occasionnelle dans des milieux dépourvus d'oxygène. La propriété de certaines levures à transformer

le sucre en éthanol est utilisée par l'homme dans la production de boissons alcooliques (et non boissons alcoolisées, comme on peut le lire improprement dans la presse ou l'entendre, car l'alcoolisation se fait de manière spontanée et non par adjonction d'éthanol/alcool), et pour la fabrication du pain. La température idéale de fermentation est de 35 °C à 40 °C.

Les boissons alcooliques sont obtenues par fermentation naturelles des solutions sucrées (moûts). Il s'agit d'une réaction chimique naturelle (biochimique) obtenue grâce aux micro-organismes (bactéries, moisissures, champignons) et aux levures qui grâce à leur enzyme, la zymase, décomposent les jus de fruits naturels en éthanol et en bulles de dioxyde de carbone.

Les levures sont présentes naturellement à la surface des fruits ou ajoutées aux moûts (jus de fruit) que l'on fait fermenter. Concrètement, pour provoquer le processus de fermentation, il suffit de laisser le fruit au contact de l'air en prenant soin de broyer les membranes de protection biologiques (peau...), ce qui se fait en écrasant ou en broyant le fruit. Les levures en suspension dans l'air sont amplement suffisantes pour produire la fermentation de la bouillie en quelques jours.

On peut aussi ajouter des levures afin d'accélérer ce processus naturel, comme la levure de bière (ou celle du pain) aussi, en maintenant la température aux alentours de 37 °C, la fermentation se produit en une heure environ.

Ce phénomène est scientifiquement connu depuis les travaux des chimistes Jean-Antoine Chaptal (suite aux travaux de François Rozier et d'Antoine Lavoisier), de Gay-Lussac (1817), de Pasteur (1866) et de Buchner (1897) qui mettra en évidence le caractère enzymatique de la transformation du sucre en éthanol. Sa connaissance relève de la chimie, de l'enzymologie et de la microbiologie.

Fermentation lactique

La fermentation lactique est très utilisée en fromagerie. Les yaourts sont obtenus à partir de lait bouilli puis refroidi etensemencé avec une souche définie de bactérie, par exemple *L. Bulgaricus* (*Lactobacillus delbrueckii* ssp. *bulgaricus*), et incubé selon le procédé de fermentation et le produit à fermenter. La fabrication de la choucroute est réalisée par fermentation lactique en présence de 2 à 3% de chlorure de sodium. Le processus est arrêté lorsque la teneur en acide lactique atteint environ 1,5%. La fermentation lactique est favorisée lors de l'ensilage des produits agricoles, car l'acidité produite empêche le développement d'autres micro-organismes pouvant provoquer la putréfaction des produits ensilés. La présence de ferments lactiques dans la flore intestinale est très favorable à un bon fonctionnement de l'intestin. Enfin, au cours des processus anaérobies présidant à la contraction musculaire, le glycogène qui est un polymère glycosylé libère du glucose grâce à une enzyme, la glycogène phosphorylase, le glucose rejoint ensuite la glycolyse et forme 2 équivalents de pyruvate. Ceux-ci sont alors transformés en acide lactique par une lactase déshydrogénase, lequel est ultérieurement oxydé au cours des processus aérobiques. La fermentation lactique est une réaction chimique pouvant se dérouler en cas de privation d'oxygène dans les cellules musculaires. Les muscles ayant besoin d'une grande quantité d'énergie en cas d'activité physique, consomment une grande quantité de sucre et surtout, d'oxygène. Le glucose et l'oxygène nécessaires à la réaction de respiration cellulaire sont stockés dans la cellule et renouvelés par la circulation sanguine. La quantité d'oxygène apportée peut ne pas être suffisante, soit en cas d'effort bref et intense (compte tenu du délai entre le débit de repos et le débit en plein effort), ou bien encore alors que le débit maximum d'oxygène est déjà atteint (pendant le *sprint final*), alors que du sucre reste disponible ; les cellules musculaires réalisent alors la fermentation lactique pour produire de l'énergie.

L'augmentation de la concentration en ions lactates dans les cellules musculaires est une des raisons de la fatigue après une activité intense. En effet, ces ions lactates changent le pH intracellulaire et modifient de fait les conditions de fonctionnement enzymatiques de la cellule qui ne peut plus travailler correctement.

Procédés industriels de fermentation

- Pour le viticulteur, les quatre principaux objectifs de la fermentation alcoolique d'un jus de raisin sont les suivants :

1. Assurer la fermentation complète et rapide des sucres.
2. Éviter la production d'acidité volatile pendant le premier tiers de la fermentation.
3. Éviter la production de composés soufrés à odeurs désagréables pendant toute la fermentation.
4. Aboutir à l'objectif aromatique et gustatif, notamment par le choix de la levure sélectionnée.

La conduite de la fermentation alcoolique d'un moût de raisin nécessite de maîtriser les facteurs influant directement sur la vie et la survie d'une population de levures. Ils peuvent être rassemblés autour de 13 points-clés dont la maîtrise constitue les bonnes pratiques de fermentation.







Pour le vin, ce sont les levures qui se trouvent sur la pruine qui, après pressurage (vin blancs et rosés) ou pendant la cuvaison (vins rouges) vont transformer le sucre présent dans les baies de raisin en alcool.

- Voir aussi fermentation de la bière.
- Dans le domaine du traitement des déchets organiques et de la production d'énergie renouvelable, il existe la méthanisation. La méthanisation permet de transformer toute matière organique (pollution organique, fumier, déchets ménagers fermentescibles) en biogaz. Elle consiste principalement en 4 phases :
 1. Hydrolyse des polymères de sucres, protéines ou lipides en monomères.
 2. Acidogénèse qui permet la transformation de ces monomères en acides gras volatils.
 3. Acétogénèse qui produit de l'acétate.
 4. Méthanogénèse pour la production de méthane et de CO₂.

Sources

- La Méthanisation ^[1] Site d'information sur la méthanisation et le biogaz
- www.icv.fr ^[2]

Voir aussi

- Métabiose
- Microbiote
- Fermentation de la bière
-  Portail de la biochimie
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire
-  Portail de la chimie
-  Portail de la vigne et du vin
-  Portail de la bière
-  Portail du chocolat

Références

- [1] <http://www.methanisation.info/>
[2] <http://www.icv.fr/kiosque/Bibliotheque/Enologie/fermentation/fermentation.htm>

Photosynthèse

La **photosynthèse** (grec φῶς *phōs*, lumière et σύνθεσις *synthesis*, composition) est le processus bioénergétique qui permet aux plantes et à certaines bactéries de synthétiser de la matière organique en exploitant la lumière du soleil. Les besoins nutritifs de ces organismes sont du dioxyde de carbone, de l'eau et des sels minéraux. La photosynthèse est à la base de l'autotrophie de ces organismes. La photosynthèse est la principale voie de transformation du carbone minéral en carbone organique.

La photosynthèse se déroule dans les membranes des thylakoïdes, chez les plantes, les algues et les cyanobactéries, ou dans la membrane plasmique chez les bactéries photosynthétiques. Une conséquence importante est la libération de molécules de dioxygène. À l'échelle planétaire, ce sont les algues et le phytoplancton marin qui produisent le plus d'oxygène, suivi des forêts. On a longtemps cru que les mers froides et tempérées étaient les seules à avoir un bilan positif en termes d'oxygène, mais une étude récente montre^[1] que les océans subtropicaux oligotrophes sont également producteurs d'oxygène, bien qu'ayant une production saisonnière irrégulière. Ces océans jouent donc un rôle en termes de puits de carbone. Pour le sud de l'hémisphère nord, la production d'oxygène est basse début d'hiver, augmente jusqu'en août pour redescendre à l'automne^[2]. De même on a longtemps cru que l'oxygène n'était produit que dans les couches très superficielles de l'océan, alors qu'il existe également du nanoplancton, vivant généralement à grande profondeur, photosynthétique^[réf. souhaitée]. Dans les zones de dystrophisation ou dans les zones mortes de la mer, ce bilan peut être négatif. Le flux d'énergie capté par la photosynthèse (à l'échelle planétaire) est immense, approximativement 100 térawatts^[3] : qui est environ de 10 fois plus élevé que la consommation énergétique mondiale (intégrée sur un an)^[4]. Ce qui signifie qu'environ un peu moins du millième de l'insolation reçue par la Terre est captée par la photosynthèse et fournit toute l'énergie de la biosphère.

En tout, les organismes photosynthétiques assimilent environ 100 milliards de tonnes de carbone en biomasse, chaque année^[5].



La feuille est l'organe spécialisé dans la photosynthèse chez les plantes vertes.

La découverte du mécanisme

- Dans l'Antiquité, Aristote pensait que le sol fournissait aux plantes les éléments dont elles ont besoin.
- Au XVII^e siècle, Jan Baptist van Helmont démontre qu'un saule planté en bac a pris 77 kg en 5 ans alors que le sol contenu dans le bac ne diminue que de 57 g ; il attribue la différence à l'action de l'eau.
- Au XVIII^e siècle, plusieurs scientifiques mettent en évidence les notions de respiration et de production d'oxygène par les plantes et l'importance de la lumière dans ce dernier phénomène. Ce sont d'abord deux chimistes anglais : Stephen Hales en 1727, qui pense que l'air et la lumière contribuent à la croissance des plantes, et Joseph Priestley entre 1771 et 1777 qui met en évidence le rejet d'oxygène. À leur suite, Jan Ingen-Housz, médecin et botaniste hollandais, établit en 1779 le rôle de la lumière dans la production d'oxygène par les plantes. Puis Jean Senebier, un pasteur suisse, à partir des travaux d'Antoine Lavoisier sur la composition de l'air, comprend que les plantes consomment du dioxyde de carbone et rejettent du dioxygène lors de cette phase.
- Au début du XIX^e siècle, Nicolas Théodore de Saussure démontre la consommation d'eau lors de la photosynthèse. La chlorophylle est isolée par des chimistes français en 1817, Pierre Joseph Pelletier et Joseph Bienaimé Caventou.
- Au milieu du XIX^e siècle les grandes lignes du mécanisme sont comprises, transformation de l'énergie lumineuse, consommation d'eau et de dioxyde de carbone, production d'amidon et rejet de dioxygène. L'expérience cruciale

d'Engelmann (1882), où des bactéries servent d'indicateur de la production d'oxygène, montre clairement le rôle de la couleur de la lumière.

- C'est au cours du XX^e siècle que l'explication plus détaillée du processus s'établit. Le début du siècle voit la description de la structure chimique de la chlorophylle puis la découverte de l'existence des types *a* et *b*. Robert Emerson établit en 1932 que 2500 molécules de chlorophylle sont nécessaires pour émettre 1 molécule d'O₂^[6]. Dans les années 1930, les travaux de Robert Hill permettent d'y voir plus clair. À l'issue de ses expériences, la photosynthèse se présente comme une réaction d'oxydo-réduction au cours de laquelle le carbone passe d'une forme oxydée à une forme réduite : CO₂ → HCHO ; et l'oxygène d'une forme réduite à une forme oxydée : H₂O → O₂
- On a récemment découvert du nanoplancton qui vit à des profondeurs où il n'y a pratiquement plus de lumière. Certaines algues marines (cryptophytes, dont *rhodomonas* sp. et *chroomonas* sp.), à température ambiante et en condition d'illumination défavorable, savent, grâce à des « antennes » protéiques, et semble-t-il grâce à des protéines (bilines) utilisées en plus de la chlorophylle, mieux capter la lumière et utiliser la cohérence quantique pour optimiser leur utilisation du rayonnement solaire incident. Cela leur permet de conduire plus de 95 % des photons jusqu'à leur "but"^[7]. Ce phénomène qui pourrait exister chez d'autres végétaux, voire être courant.

Vue générale

La photosynthèse est l'un des plus anciens processus biogéochimiques de la terre. On a retrouvé par exemple des microfossiles d'organismes similaires à des bactéries, vieux de 3,8 milliards d'années, probablement capables de réaliser la photosynthèse.

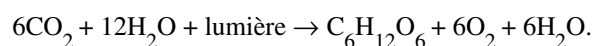
C'est aussi le plus important. Elle fournit la quasi totalité de la matière organique et de l'énergie nécessaires à l'existence des écosystèmes de la planète, les autres mécanismes de chimiosynthèse, comme la chimiolithotrophie, (et les organismes qui en dépendent), étant marginaux.

Toutes les plantes terrestres et toutes les algues ainsi que certaines bactéries se servent de la photosynthèse.

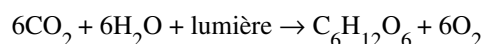
La photosynthèse comprend trois phases :

- De l'énergie électromagnétique, sous forme de lumière, est absorbée grâce à l'action de pigments dont le plus connu est la chlorophylle.
- Cette énergie est transformée en énergie chimique, sous forme de potentiel d'oxydo-réduction.
- L'énergie chimique est utilisée pour réduire le CO₂ et incorporer le carbone dans des composés organiques riches en énergie qui permettent grâce à l'anabolisme (synthèse organique) la croissance des êtres vivants et grâce au métabolisme (transformation) énergétique un apport en énergie^[8].

Les premiers éléments ainsi fabriqués, via le cycle de Calvin, sont des sucres (glucose). Ce processus est représenté par l'équation suivante :



On rencontre également souvent, cette équation sous la forme d'un simple bilan de matière, ce qui masque le fait que les atomes du dioxygène produit ne proviennent que de l'eau :



Remarque : certains organismes photosynthétiques (des bactéries) ne produisent pas d'O₂ et le CO₂ n'est pas l'unique source de carbone. Ces molécules d'O₂ et de CO₂ ne sont donc pas les dénominateurs communs de la photosynthèse. Il serait alors plus rigoureux de définir la photosynthèse comme étant « une série de processus dans lesquels l'énergie électromagnétique est convertie en énergie chimique utilisée pour la biosynthèse du matériel cellulaire » comme le propose Gest (2002)^[9].

La photosynthèse peut se faire dans les bactéries (chez les cyanobactéries), certains protistes, et dans les chloroplastes des plantes des algues. Un seul animal est connu pour être le siège d'un processus de photosynthèse,

cependant il ne produit pas lui-même les chloroplastes où elle se déroule, il les trouve dans les algues dont il se nourrit.

Le support de la photosynthèse

Articles détaillés : Chloroplaste et Photosystème.

La photosynthèse se déroule dans des structures membranaires, les thylakoïdes, très riches en protéines et pigments ; les plus connus étant les chlorophylles ; ces pigments (par exemple : chlorophylle *a,b* et caroténoïdes) présentent différents spectres d'absorption.

Chez les eucaryotes photosynthétiques, la photosynthèse se déroule dans un organite spécifique : le chloroplaste issu de l'endosymbiose d'une cyanobactérie il y a environ un milliard et demi d'années.

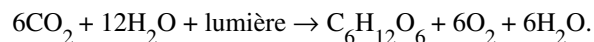
Dans la cellule, au sein des membranes photosynthétiques, des « *antennes collectrices de lumière* » (décrite au début des années 2000, à une résolution quasi-atomique grâce à la cristallographie-rayons X) augmentent et régulent la section efficace de capture de l'énergie lumineuse. Elles permettent d'orienter l'énergie lumineuse vers d'autres protéines membranaires : les centres réactionnels, qui transformeront cette énergie lumineuse en énergie chimique.

L'ensemble des antennes collectrices et des centres réactionnels est appelé « photosystème ». Les photosystèmes interviennent dans la première phase de la photosynthèse en capturant les premiers électrons initiant la réaction photochimique.

Quand la lumière est "*trop*" intense, un mécanisme de protection (non photochimique) se met en place, évacuant l'excès d'énergie lumineuse sous forme de chaleur pour limiter le stress oxydatif destructeur que causerait sans cela la formation d'espèces réactives de l'oxygène. On a d'abord cru que l'antenne collectrice de lumière LHCII changeait de conformation, mais des travaux récents (spectroscopie) laissent penser qu'elle est rigide, et orientent vers un nouveau mécanisme (peut-être une inactivation par interaction avec une autre protéine) ^{[10] [11]}.

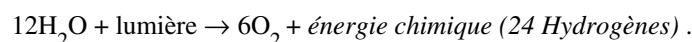
Les deux phases de la photosynthèse

Si la photosynthèse peut s'étudier de manière globale avec :

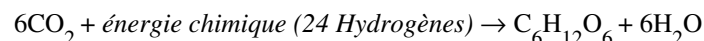


Ce processus se déroule en réalité en deux phases bien distinctes :

1. Les réactions photochimiques, appelées communément « phase claire », qui peuvent se résumer ainsi :



2. Le cycle de Calvin, appelé aussi phase de fixation du carbone ou phase non-photochimique, ou encore improprement appelé « phase sombre » :



Ce qui est noté « *énergie chimique* » correspond à 12 molécules de NADPH+H⁺ et de l'ATP. On aura remarqué que la 2^e phase utilise l'*énergie chimique* fournie par la 1^{re} phase photochimique. La 2^e phase dépend aussi de la lumière, mais indirectement. C'est pourquoi l'expression « phase sombre » souvent utilisée dans le passé, est en fait inappropriée.

Les réactions photochimiques ou phase claire

La lumière nous parvient sous forme de photons. Ces photons possèdent un potentiel énergétique différent selon leur longueur d'onde. L'énergie transportée par un photon est inversement proportionnelle à la longueur d'onde. Un photon de lumière rouge possède moins d'énergie qu'un photon de lumière bleue.

Les pigments absorbent mieux certaines longueurs d'onde. Par exemple, la chlorophylle absorbe bien la lumière rouge et la lumière bleue, mais elle n'absorbe pas bien la lumière verte ce qui leur donne cette couleur. Les caroténoïdes quant à eux absorbent mieux la lumière verte mais pas bien la lumière jaune ou la lumière orange ce qui leur donne cette couleur.

Lorsqu'un pigment capte un photon d'énergie correspondant à sa capacité d'absorption un de ses électrons passe à l'état excité. Cette énergie peut se transmettre de 3 façons : soit en la réémettant sous forme de photon lumineux, soit sous forme de chaleur ; ces deux voies ne sont pas utiles au processus photosynthétique. La troisième consiste à transmettre l'énergie par résonance et il n'y a presque aucune perte d'énergie.

Les antennes collectrices (*light harvesting complex*, ou LHC) sont des ensembles comprenant des pigments (chlorophylles, caroténoïdes et phycoérythrobiline) et des protéines. Elles collectent l'énergie lumineuse et la distribuent aux centres réactionnels des photosystèmes.

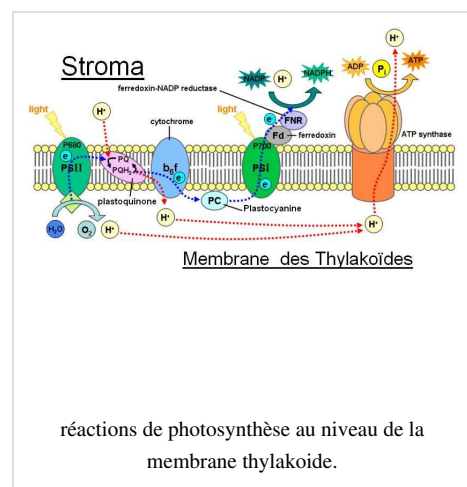
Les centres réactionnels sont le lieu où toute l'énergie converge. Ils sont composés de molécules de chlorophylle (P680 ou P700) liée à un accepteur primaire d'électrons.

Les photosystèmes sont composés des antennes collectrices qui entourent un centre réactionnel et de plusieurs molécules servant à transporter des électrons et des protons. À l'exception de quelques transporteurs d'électrons toutes les molécules qui composent les photosystèmes sont raccordées les unes aux autres.

Le Photosystème II

Le photosystème II (appelé ainsi parce qu'il a été découvert en second) et les complexes des cytochromes sont responsables de la libération d'oxygène dans l'atmosphère et il produit de l'ATP à partir d'ADP et d'un phosphate.

1. Un pigment des LHC capte un photon qui correspond à une longueur d'onde qu'il peut absorber. Un électron de ce pigment passe à l'état excité. L'énergie est transmise par résonance à un autre pigment.
2. L'énergie se transmet ainsi jusqu'au centre réactionnel du PS II.
3. Le P680 est une molécule de chlorophylle a située au centre du CR du PS II. Elle est reliée à une phéophytine (phéo). Le P680 capte très bien les photons d'une longueur d'onde aux alentours de 680 nm. Lorsque cette molécule reçoit l'énergie provenant des LHC ou qu'elle capte elle-même un photon, un de ses électrons passe de l'état fondamental à l'état excité. Cet électron n'a pas le temps de retourner à l'état fondamental, car il est capté par la Phéo.
4. La Phéo est une molécule de chlorophylle sans atome central de magnésium. Cet atome est remplacé par 2 atomes d'hydrogène. Cette molécule capte l'électron excité du P680.
5. Revenons un peu en arrière : Le P680 vient de perdre un électron, il doit en trouver un pour redevenir stable. La tyrosine Z (tyr Z) est le donneur primaire d'électron du PS II. Cette molécule va donner un électron au P680. Cette molécule possède un groupement hydroxyde. Pour demeurer stable elle perdra l'hydrogène du radical OH, cet hydrogène deviendra un proton, car son électron a été cédé au P680.
6. La tyr z doit aussi redevenir stable pour que le processus se poursuive. Un agrénat de 4 manganèses est l'enzyme qui sépare l'eau (OEC)^[12]. Cette molécule est située du côté sur la paroi intérieure du thylakoïde. Deux



molécules d'eau y sont accrochées. La tyrosine qui a perdu son électron va s'emparer d'un atome d'hydrogène d'une molécule d'eau et elle sera de nouveau stable. Cette étape se produit 4 fois. Les deux O vont se libérer de l'agrénat et former du O₂ (L'oxygène qu'on respire).

7. Revenons à la Phéo qui vient de gagner un électron. Cet électron sera repris par une autre molécule qui le donnera à la plastoquinone (PQ). Elle prendra un proton provenant du stroma pour demeurer stable. Un autre électron arrivera et la PQ prendra un autre proton.
8. La molécule va se diriger vers les complexes du cytochromes b6/f. Elle libérera ses protons dans le lumen et donnera ses électrons aux complexes des cytochromes.
9. Conséquemment il y a beaucoup plus de protons dans le lumen que dans le stroma. La membrane est très peu perméable aux protons alors ceux-ci doivent traverser par le canal de l'ATP synthase. Le fait qu'un proton passe dans ce canal produit l'énergie nécessaire à la production d'ATP par cette enzyme.

Le photosystème I

Le photosystème I (PS I) est responsable de la libération de NADPH dans le Stroma.

1. la plastocyanine (PC) prend un électron des complexes des cytochromes b6/f et l'apporte au P700.
2. Le P700 est une molécule de chlorophylle a qui absorbe bien les photons d'une longueur d'onde se situant aux alentours de 700 nm. Le fonctionnement du PS I est semblables au fonctionnement du PS II : les LHC dirigent leur énergie vers le P 700 qui perd un électron au détriment d'une autre molécule. Cet électron est remplacé par un électron de la PC.
3. L'électron éjecté du P700 est capté par une molécule de chlorophylle a qui le cède à une autre molécule qui le cède à une autre molécule, qui le cède à une autre molécule (le passage de l'électron d'une molécule à l'autre lui fait perdre de l'énergie), qui le cède à une autre molécule. Cette molécule cède l'électron à la ferrédoxine.
4. La ferrédoxine est une molécule composée de 2 atomes de fer et de 2 atomes de soufre. Elle est située près du stroma entre les complexes des cytochromes et le PS I. Elle peut fournir des électrons à plusieurs autres métabolismes tel celui de l'azote. Dans le cas de la photosynthèse elle donne son électron à une molécule appelée ferrédoxine NADP réductase. Cette molécule unira deux protons provenant du stroma à une molécule de NADP à l'aide de l'électron qu'elle vient de recevoir. Elle se situe dans le stroma.

La photophosphorylation non cyclique est le processus expliqué ci-haut car les électrons ne reviennent jamais à la même molécule.

La photophosphorylation cyclique

La photophosphorylation cyclique intervient lorsque le taux de NADPH devient trop élevé, car il faut plus d'ATP que de NADPH.

1. Le P700 du PS I devient excité, un électron est éjecté, il suit la chaîne d'électrons jusqu'à la ferrédoxine. La ferrédoxine se déplace jusqu'à la plastoquinone lui donne un électron.
2. la PQ prend un proton du stroma et la dernière étape se reproduit. La PQ ayant 2 protons se dirige vers les complexes des cytochromes b6/f.
3. Les électrons retournent vers le P700 par la plastocyanine.
4. Les protons induits dans le lumen par PQ et les complexes des cytochromes servent à produire de l'ATP grâce à l'ATP synthase.

Une caroténoïde se trouve près du P680 et du P700. Lorsque la tyr z ou la PC ne peut pas fournir d'électron au P680 ou au P700 la caroténoïde cède un électron pour éviter que le P... détruise tout le CR en enlevant un électron à une molécule avoisinante. Les caroténoïdes peuvent répandre leur énergie sous forme de chaleur si trop d'énergie se dirige vers les CR.

Le cycle de Calvin ou phase chimique non photo-dépendante (ou "phase sombre")

Article détaillé : Cycle de Calvin.

Dans un deuxième temps, l'énergie chimique contenue dans l'ATP et le $\text{NADPH}+\text{H}^+$ permet de fixer le carbone contenu dans le dioxyde de carbone atmosphérique en le liant aux atomes d'hydrogène des molécules d'eau. C'est le cycle de Calvin ou phase de fixation du carbone. Cette étape porte aussi le nom de phase chimique, et parfois le nom de "phase sombre", bien que pouvant se réaliser à la lumière : cette appellation reflète seulement le fait que la lumière n'est pas directement nécessaire à cette étape, contrairement à la phase photochimique (ou "phase claire"), qui est photo-dépendante.

Le carbone fixé se fait ensuite réduire en glucide par l'ajout d'électrons et de protons H^+ . Le potentiel réducteur est fourni par le $\text{NADPH}+\text{H}^+$ qui a acquis des électrons grâce à la phase photochimique. Enfin, le cycle de Calvin a besoin d'énergie sous forme d'ATP pour convertir le carbone en glucide.

Cependant, chez la plupart des végétaux, le cycle de Calvin se déroule de jour car c'est durant le jour que la phase photochimique peut régénérer le $\text{NADPH}+\text{H}^+$ et l'ATP indispensable à la transformation du carbone en glucide. Car sans la présence de la lumière et les produits qui résultent de la phase photochimique, la phase chimique n'aurait pas lieu. La phase photochimique et la phase chimique (non photo-dépendante) sont complémentaires, l'une ne va pas sans l'autre.

Les différents types de fixation du carbone

Il y a trois mécanismes connus de fixation du dioxyde de carbone au cours de la photosynthèse : C3, C4 et CAM. Ces trois mécanismes diffèrent par l'efficacité de cette étape. Le type de photosynthèse de la plante est déterminé par le nombre d'atomes de carbone de la molécule organique formée en premier lors de la fixation du CO_2 .

Le mécanisme en C3 correspond au mécanisme « de base », c'est celui de 98%^[réf. nécessaire] des plantes vertes [Hopkins].

Les types en C4 et CAM sont plus rares, mais on les trouve dans des espèces connues : le maïs est une plante C4, l'ananas une plante CAM. Ces deux adaptations sont apparues chez de nombreux groupes de plantes, vraisemblablement (et principalement) comme adaptation au stress hydrique ou à une réduction de disponibilité de CO_2 pendant la journée ; l'amélioration du rendement photosynthétique apparaît être, dans les deux cas, un sous-produit^[13], et non le facteur de pression évolutive.

Le mécanisme des plantes en C3

La première des étapes du cycle de Calvin-Benson consiste en une carboxylation (fixation d'une molécule de CO_2) sur le ribulose 1,5 bisphosphate, catalysée par la RubisCO, pour donner deux molécules d'un composé à 3 atomes de carbone (Acide 3-phosphoglycérique, APG). Une grande majorité des plantes, dont tous les arbres, fonctionnent selon ce mécanisme. Le CO_2 fixé par la RubisCO provient de la diffusion du CO_2 atmosphérique au travers des stomates dans un premier temps puis, sous forme dissoute, au travers des cellules de la feuille jusqu'au stroma des chloroplastes.

La RubisCO est capable de catalyser une réaction en utilisant l'oxygène au lieu du CO_2 , c'est le phénomène de photorespiration, qui diminue le taux de photosynthèse nette^[14] mais présente peut-être une utilité encore mal comprise^[15].

Le mécanisme des plantes en C4

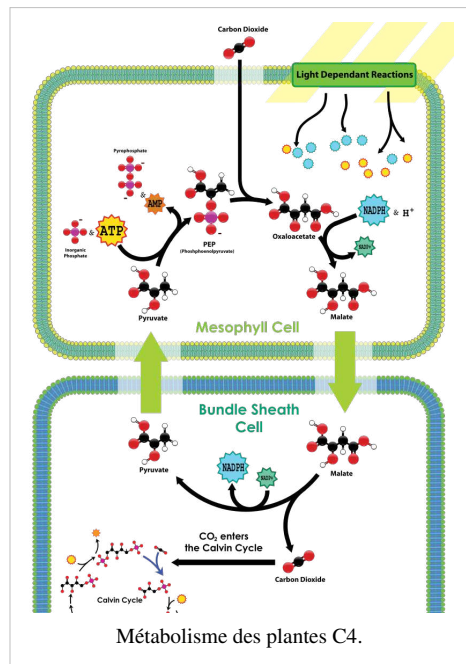
Une des adaptations de la plante qui évite la photorespiration est d'augmenter la pression partielle en CO_2 autour de la RubisCO.

Le métabolisme C4 dissocie *dans l'espace*, les phases photochimique et non photochimique. Les plantes qui l'utilisent capturent le CO_2 atmosphérique, non directement par RubisCO, mais par l'action de la phospho-énol-pyruvate-carboxylase (PEP-carboxylase) qui produit un composé à quatre atomes de carbone (un acide dicarboxylique : oxaloacétate, puis malate ou aspartate). Ces réactions ont lieu dans le mésophylle (assise cellulaire entre les nervures).

Ce composé à 4 atomes de carbone est ensuite transporté vers les cellules de la gaine périvasculaire où une enzyme se charge de le décomposer, libérant ainsi le CO_2 et recyclant le transporteur. Le CO_2 est donc concentré dans ces cellules et est fixé par la RubisCO, selon le mécanisme des plantes en C3 mais avec un meilleur rendement.

Ce type de photosynthèse existe notamment chez des graminées d'origine tropicale et aride, comme la canne à sucre ou le sorgho. La fermeture de leurs stomates plus longtemps permet à ces plantes de limiter les pertes d'eau, mais cela présente l'inconvénient d'abaisser rapidement la pression partielle en CO_2 dans la feuille, car il est prélevé par la photosynthèse. Le métabolisme en C4 permet de compenser, et au-delà, cette baisse de pression et de maintenir le fonctionnement de la photosynthèse et même de l'améliorer. La photorespiration est nulle ou très faible chez ces plantes, du fait de l'enrichissement en CO_2 .

De nombreuses espèces dans différentes familles sont en C4. *Opuntia ficus-indica* est un exemple chez les Cactaceae. Le maïs est une plante C4, bien qu'il ne soit pas adapté à un milieu sec (c'est une des cultures les plus gourmandes en eau) ; ce caractère a été hérité de la plante ancêtre, la téosinte, qui, elle, est adaptée à un milieu chaud et sec. Il a été maintenu par la sélection artificielle car il assure de bons rendements.



Le mécanisme des plantes CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*)

Article détaillé : Métabolisme acide crassulacéen.

Ces plantes possèdent les deux types d'enzymes carboxylantes comme les plantes de type C4. Elles diffèrent de ces dernières du fait que la fixation du carbone n'est pas séparée dans l'espace (mésophylle/gaine périvasculaire) mais dans le temps (nuit/jour). Durant la nuit, lorsque les stomates sont ouverts, un stock de malate est produit, puis stocké dans la vacuole des cellules photosynthétiques. Au cours de la journée, ces malates sont retransformés en dioxyde de carbone et le cycle de Calvin peut s'effectuer, le CO_2 restant disponible pour la photosynthèse malgré la fermeture des stomates. Ainsi les pertes d'eau par transpiration sont limitées. Ce mécanisme est observé notamment chez les Crassulaceae (« plantes grasses », comme le cactus).

Ce mécanisme existe aussi dans des milieux aquatiques, lorsque la disponibilité en CO_2 est réduite pendant la journée (par exemple du fait de la consommation par les plantes).

Cas particuliers de photosynthèse

Photosynthèse chez un animal

La limace de mer, *Elysia chlorotica*, est le premier animal découvert capable d'utiliser la photosynthèse pour produire de l'énergie. Cette photosynthèse est effectuée par les chloroplastes de sa principale source de nourriture, l'algue *Vaucheria litorea*. Ils sont séquestrés par l'épithélium digestif de la limace pendant plusieurs mois, continuant la photosynthèse. Cependant, les chloroplastes de *Vaucheria litorea* ont transféré une grande partie de leurs gènes nécessaires à la photosynthèse vers le noyau de cette algue au cours de l'évolution^[16]. La photosynthèse est néanmoins maintenue chez la limace de mer grâce au transfert d'un gène nécessaire à la photosynthèse du noyau de l'algue vers celui de la limace^[16].

Photosynthèse artificielle

La reproduction artificielle des réactions de photosynthèse fait l'objet de nombreuses recherches.

En 2007, une équipe dirigée par le Dr Hideki Koyanaka à l'université de Kyoto a annoncé un procédé à base de dioxyde de manganèse, qui pourrait capter le CO₂ atmosphérique 300 fois plus efficacement que les plantes^[17].

Notes et références




- [1] S Riser et K. Johnson, *Nature* 451, 323-5, 2008, doi:10.1038/nature06441, (étude conduite sur 3 ans).
- [2] « Les océans subtropicaux aussi sont producteurs d'oxygène » *Science et Avenir*, mars 2008, page 19.
- [3] Nealson KH, Conrad PG, « Life: past, present and future », dans *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, vol. 354, n° 1392, December 1999, p. 1923–39 [texte intégral (<http://journals.royalsociety.org/content/7r10hq3rp1g1vag/>), lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10670014>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.1999.0532>)]
- [4] Qui s'élève à environ 10 à 12 térawatts.
- [5] Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, Falkowski P, « Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components », dans *Science (journal)*, vol. 281, n° 5374, July 1998, p. 237–40 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9657713>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1126/science.281.5374.237>)]
- [6] *Biologie Cellulaire et Moléculaire* de Gerald Karp, 2004, De Boeck Université, 872 pages, ISBN 2-8041-4537-9 page 225. (http://books.google.com/books?id=q6dHmvmv_L8YC&pg=PA224&lpq=PA224&dq=robert+emerson+1932&source=web&ots=pwvhAR3fuH&sig=7WW-OGSDR8att9FtL9yyDJdHpg#PPA225.M1)
- [7] Elisabetta Collini, Cathy Y. Wong, Krystyna E. Wilk, Paul M. G. Curmi, Paul Brumer & Gregory D. Scholes ; *Coherently wired light-harvesting in photosynthetic marine algae at ambient temperature* ; *Nature* 463, 644-647 (4 February 2010) | doi:10.1038/nature08811; Received 14 July 2009; Accepted 17 December 2009 ([Résumé])
- [8] traduction de (<http://de.wikipedia.org/wiki/Photosynthese>)
- [9] GEST H., 2002. « *History of the word photosynthesis and evolution of its definition* ». *Photosynthesis Research*, 73 : 7–10.
- [10] études de l'Institut Max Planck de Francfort, de l'Université de Francfort et de l'Institut de Biologie Structurale de Grenoble (Communiqué CEA (<http://www-dsv.cea.fr/accueil/une-actualites/la-structure-cristallographique-de-l-antenne-collectrice-de-lumiere-chez-la-plante-reflete-son-etat-actif-de-transmission-d-energie>) (**fr**))
- [11] "Crystal structure of plant light-harvesting complex shows the active, energy-transmitting state" Tiago Barros, Antoine Royant, Jörg Standfuss, Andreas Dreuw & Werner Kühlbrandt *The EMBO Journal* (2009) 28, 298-306. (**en**)
- [12] La photosynthèse: Processus physiques, moléculaires et physiologiques ; Par Jack Farineau, Jean-François Morot-Gaudry, Jean-François Soussana ; Collaborateur Jean-François Soussana ; Publié par Editions Quae, 2006 ; P.130 ; ISBN 2-7380-1209-4, 9782738012098 ; <http://books.google.be/books?id=FHXrmEbsiJkC&hl=fr>
- [13] http://www.werc.usgs.gov/seki/pdfs/IJPS_Keeley_Rundel.pdf
- [14] Ce qui n'est gênant pour la plante que si c'est la lumière qui est le facteur limitant de son développement ; la prédominance du type C3 est un indice que ce n'est généralement pas le cas.
- [15] On pense qu'elle permet de tamponner la concentration en O₂ dans la cellule, pour éviter les oxydations, ou encore qu'elle permet la synthèse d'acides aminés tels que la sérine dans la mitochondrie des plantes concernées.^[réf. nécessaire]
- [16] (**en**) Mary E. Rumpho, Jared M. Worful, Jungho Lee, Krishna Kannan, Mary S. Tyler, Debanish Bhattacharya, Ahmed Moustafa et James R. Manhart, « Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene psbO to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica* », dans *PNAS*, vol. 105, n° 46, 18 Novembre 2008, p. 17867-17871 [lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0804968105>)]
- [17] Bulletin électronique Japon 435 (<http://www.bulletins-electroniques.com/actualites/41547.htm>), Barbara Ngouyombo, ambassade de France au Japon et <http://www.techno-science.net/?onglet=news&news=3859> (résultat à confirmer par une publication)

Voir aussi

Articles connexes

- Chaînes alimentaires
- Phytoplancton

Liens externes

- **[flash] (en)** la photosynthèse (<http://vcell.ndsu.nodak.edu/animations/photosynthesis/movie-flash.htm>)
- **[flash]** - Le mécanisme de la photosynthèse, exemple de la betterave à sucre (http://www.lesucre.com/pop_photosynthese.php) (sélectionner *Photosynthèse*)
- Qu'est-ce que la biomasse ? (<http://www.iepf.org/ressources/atlas.asp>)
- La Photosynthèse (<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/Photosynthese-cours/index.htm>) Université Pierre et Marie Curie - Site très complet sur la photosynthèse.
- La Photosynthèse dans le cycle du Carbone et de l'Oxygène (<http://www.gaz-co2.com/cycle-carbone.html>).
-  Portail de la biologie
-  Portail de la botanique
-  Portail de la chimie

Mitochondrie

Une **mitochondrie** (du grec *mitos*, fil et *chondros*, grain) est un organe à l'intérieur d'une cellule eucaryote, dont la taille est de l'ordre du micromètre. Son rôle physiologique est primordial, puisque c'est dans les mitochondries que l'énergie fournie par les molécules organiques est récupérée sous forme d'ATP (énergie contenue dans la liaison phosphate-phosphate), la source principale d'énergie pour la cellule eucaryote, par le processus de phosphorylation oxydative.



Mitochondries observées en microscopie électronique à transmission.

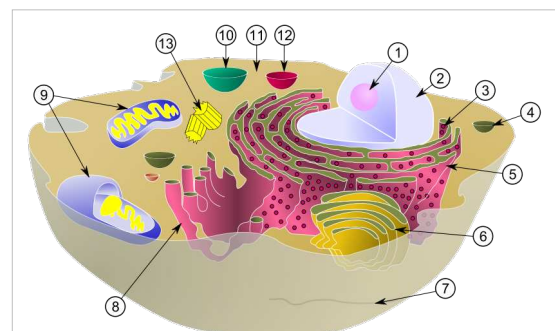
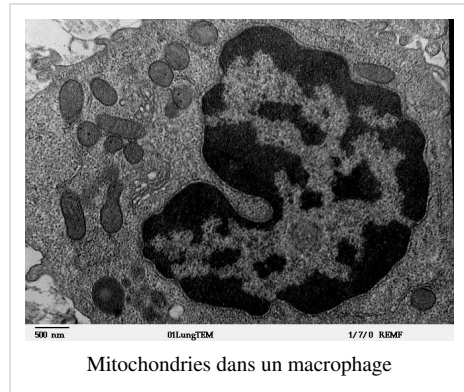


Diagramme d'une cellule animale typique, les mitochondries sont indiquées par la légende 9

Historique

En 1857, Kölliker décrit les aspects de la mitochondrie dans le muscle. En 1890, Altmann décrit une technique de coloration des mitochondries qu'il appelle *bioblastes* et postule leur autonomie métabolique et génétique. En 1937, un scientifique allemand, Hans Adolf Krebs, construit un modèle qu'il appela « *citric acid cycle* ». Ce cycle a lieu dans la mitochondrie chez les eucaryotes. En 1940-43, Claude isole les mitochondries dans des cellules du foie. En 1948-50, Kennedy et Lehninger montrent que le cycle de Krebs, la bêta-oxydation et la phosphorylation oxydative ont lieu tous dans la mitochondrie. En 1978, Peter Mitchell obtient le Prix Nobel pour sa théorie chimiosmotique. En 1981, Anderson et son équipe découvrent la structure génétique de l'ADN mitochondrial humain. Finalement, Boyer et Walker, eux aussi, obtiennent le Prix Nobel pour leurs études sur la structure et le fonctionnement de l'ATP synthétase.



Mitochondries dans un macrophage

Structure

Les mitochondries ont une dimension de 1-2 à 10 μm de long et de 0,5 à 1 μm de large. Elles se composent de 2 membranes mitochondriales, une externe et une interne, qui délimitent trois milieux : le milieu extra-mitochondrial (cytoplasme de la cellule), l'espace inter-membranaire et la matrice. Chacune est de l'ordre des 6 nm et l'espace intermembranaire est de 7 nm.

- La membrane externe est formée de 60 % de protéines et de 40 % de lipides polaires. Elle contient de nombreuses protéines appelées porines (VDAC) qui forment des canaux aqueux au travers de la membrane. La porine (protéine transmembranaire composée de 16 feuilletts bêta formant les canaux protéiques traversant la couche bimoléculaire de lipides) laisse passer toutes les molécules hydrophiles d'une masse moléculaire inférieure à 10000 daltons (anions, cations, les acides gras, le pyruvate, les nucléotides le traversent). La membrane externe présente des complexes TOM constitués de plusieurs sous-unités protéiques dont des récepteurs et des canaux aqueux qui permettent l'entrée des protéines d'origine nucléaire dans la mitochondrie ou l'insertion de ces mêmes protéines dans la membrane externe.
- La membrane interne est beaucoup moins perméable que la membrane externe. Elle est composée de 75 % de protéines et de 25 % de lipides. Elle contient en quantité un phospholipide double, la cardiolipine, renfermant 4 acides gras rendant cette membrane imperméable aux ions. Les autres molécules doivent passer par un transporteur pour traverser la membrane interne. La membrane interne présente des complexes TIM 23, TIM 22, et OXA. Le TIM 23 permet l'entrée de protéines situées dans l'espace inter-membranaire dans la matrice mitochondriale et dans la membrane interne. Le TIM 22 permet l'insertion des protéines dans la membrane interne et notamment des protéines à plusieurs domaines transmembranaires. Le complexe OXA permet la sortie de la matrice pour certaines protéines d'origine mitochondriale.

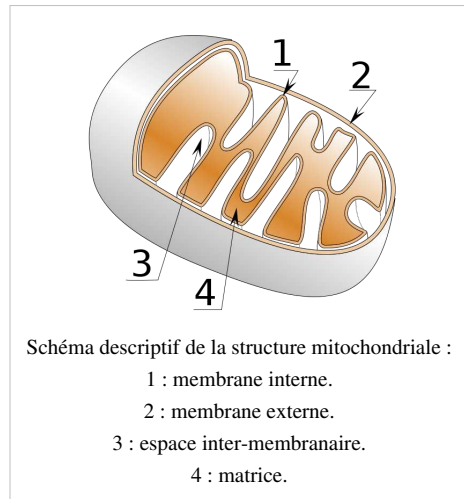


Schéma descriptif de la structure mitochondriale :

- 1 : membrane interne.
- 2 : membrane externe.
- 3 : espace inter-membranaire.
- 4 : matrice.

La membrane interne forme des invaginations qui apparaissent sous forme de crêtes ou replis au microscope électronique. Ces crêtes augmentent la surface de la membrane et donc de capacité de phosphorylation oxydative. Grâce à cette caractéristique on peut déduire que si une mitochondrie possède beaucoup de crêtes c'est que la cellule a besoin d'une grande quantité d'énergie et donc elle pourra produire plus d'ATP (cellule en activité). On retrouve

également à son niveau des protéines de transport spécifiques pour les petites molécules utilisées par la matrice, les enzymes de la chaîne respiratoire, l'ATP-synthase ou complexe F₀-F₁ visible au microscope électronique sous forme de protubérance interne.

Origine

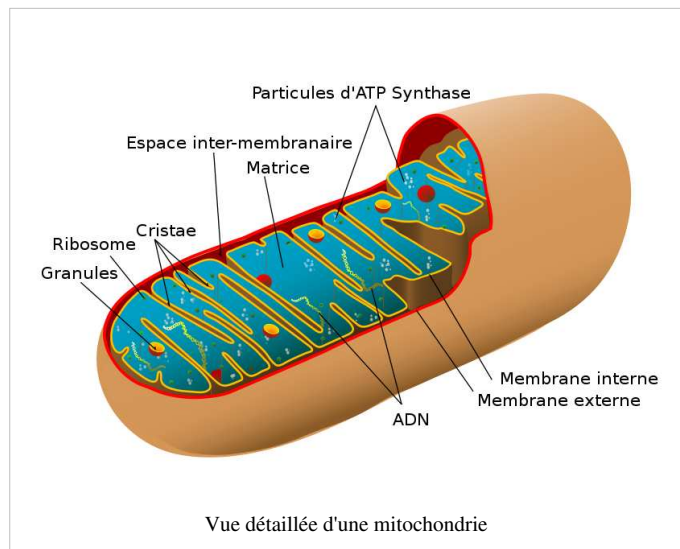
Une mitochondrie ne peut provenir que de la croissance et de la division d'une autre mitochondrie déjà existante. Normalement, avant la division cellulaire, la mitochondrie double sa masse puis se scinde en deux. Elles sont aussi capables de fusionner entre elles. Cette division débute par l'apparition d'un sillon de division sur la membrane interne. Elle a lieu pendant toute l'interphase et nécessite l'intervention de la protéine DRP1 (voisine de la dynamine). La réplication de l'ADN mitochondrial n'est pas limitée à la phase S du cycle cellulaire. Le nombre de mitochondries par cellule est régulé par l'activité cellulaire. Par exemple, une cellule musculaire au repos contient 5 à 10 fois moins de mitochondries qu'une cellule musculaire activée en permanence.

Le fait que la mitochondrie possède son ADN propre, comme les chloroplastes, indique une origine exogène : il est maintenant admis que les mitochondries proviennent de l'endosymbiose d'une α -protéobactérie il y a environ 2 milliards d'années. La théorie endosymbiotique de l'origine des mitochondries, a été développée et argumentée par Lynn Margulis dès 1966, puis a été appuyée par la découverte de l'ADN spécifique des mitochondries en 1980. Il semble qu'au cours de l'évolution l'ADN originel de la bactérie ait subi diverses évolutions, perdu un grand nombre de gènes, parfois transféré dans l'ADN de la cellule hôte. Parallèlement à ce report de la synthèse de certaines protéines vers l'hôte, ce dernier a développé un arsenal de translocases, enzymes permettant le transfert de ces protéines vers la matrice mitochondriale.

Le génome mitochondrial

Article détaillé : Génome mitochondrial.

Selon la théorie endosymbiotique, les mitochondries possèderaient une origine monophylétique unique. Une cellule eucaryote primitive (ou une Archaea) aurait intégré un endosymbionte procaryote il y a environ 1,5 à 2 milliards d'années, lorsque que l'atmosphère primitive s'est enrichie en oxygène^[1] .^[2] . Les études phylogénétiques indiquent que cet endosymbionte est apparenté aux alpha-protéobactéries, le plus proche parent de la mitochondrie connu actuellement étant *Rickettsia prowazekii*, un parasite intracellulaire obligatoire^[1] . Au cours de l'évolution, la majorité des gènes de l'endosymbionte originel auraient été perdus ou bien transférés vers le noyau de la cellule eucaryote hôte^[2] .^[3] . En effet, les nombreux pseudogènes mitochondriaux présents dans le génome attestent d'un processus de transfert tout au long de l'évolution^[4] .^[5] .



Le matériel génétique (ADN mitochondrial) de la mitochondrie (qui est la seule partie des cellules animales à posséder son propre ADN, en plus du noyau) sert souvent dans les recherches phylogénétiques. Le génome mitochondrial (ADNmt) humain est circulaire et composé de 16569 paires de bases, dont 13 cistrons codant des ARNm, 22 gènes pour des ARNt et 2 gènes pour des ARNr.

Le génome mitochondrial peut être très différent d'une espèce à l'autre, il est extrêmement dynamique, il est souvent hétéroplasmique, c'est-à-dire que différentes formes coexistent au sein de la même cellule. Il peut être trouvé sous forme circulaire ou linéaire, double ou simple brin. Ces différentes formes sont, entre autres, les produits de la réplication du génome mitochondrial par un mécanisme de cercle roulant, mais aussi d'un mécanisme de réplication recombinaison-dépendant, similaire à la réplication du phage T4. Les génomes mitochondriaux sont habituellement représentés sous forme circulaire, le « cercle maître » qui correspond à la molécule décrivant le mieux le génome.

Les ribosomes mitochondriaux ou mitoribosomes sont différents des ribosomes de la cellule : ils sont plus petits (70S au lieu de 80S).

Le code génétique employé pour la synthèse des protéines peut être différent de celui utilisé dans les synthèses cytosoliques. Chez les vertébrés 4 codons sur 64 ont une signification différente, dont le codon UGA qui est transcrit dans le cytosol en codon stop mais dans la matrice UGA est transcrit en tryptophane (Trp/W), AGG et AGA codent un codon STOP au lieu d'une arginine (Arg/R) et AUA code la méthionine (Met/M) au lieu de l'isoleucine (Ile/I). L'ADN mitochondrial peut aussi se répliquer.

Chez les animaux, lors de la reproduction sexuée, les mitochondries du spermatozoïde pourraient passer dans l'ovocyte, mais le nombre de mitochondries ainsi transférées reste très faible en comparaison de celles déjà présentes dans l'ovocyte. Autrement dit, la quasi totalité des mitochondries de la cellule-œuf provient du gamète femelle. L'étude de l'ADN mitochondrial humain permet donc de retracer les relations généalogiques entre les individus seulement selon la voie maternelle. Certaines études ont ainsi pu décrire un génome mitochondrial ancestral duquel descendraient tous les génomes mitochondriaux de l'humanité. L'individu femelle supposé qui portait ce génome a été dénommé Ève mitochondriale. Ce terme biblique reste toutefois trompeur, il est en effet très peu probable que l'humanité ait un unique ancêtre féminin et de récentes études, prouvant le transfert de mitochondries provenant des spermatozoïdes lors de la fécondation, remettent en cause cette théorie.

Le protéome mitochondrial

Le protéome mitochondrial est l'ensemble des protéines présentes dans les mitochondries d'une cellule eucaryote à un moment donné. Le protéome est un ensemble dynamique défini dans le temps (moment considéré : stade de développement, matin ou soir) et dans l'espace (échantillon considéré : cellule, tissu, organisme). Pour décrire l'ensemble des protéines pouvant être présentes dans une mitochondrie à un moment quelconque de la vie de l'organisme, on utilisera le terme de protéome total.

Le protéome mitochondrial est composé de protéines produites dans les mitochondries et codées dans le génome mitochondrial, et de protéines produites dans le cytoplasme et codées dans le génome nucléaire. La plupart des complexes enzymatiques (exemple : ATP-synthase) sont formés par la juxtaposition de polypeptides synthétisés dans la mitochondrie et dans le cytosol (le fluide interne de la cellule).

Bien que les mitochondries soient les descendantes de bactéries, les protéines de leur protéome ne sont pas toutes d'origine bactérienne. Ainsi chez la levure 50 à 60 % des protéines mitochondriales ont des homologues chez les procaryotes alors que 40 à 50 % n'en ont pas^[2].

Les protéines mitochondriales codées par le génome mitochondrial

Suivant les organismes 1 à 10 % des protéines mitochondriales sont directement synthétisée dans la matrice par les mitoribosomes, à partir de l'ADN mitochondrial.

Les protéines mitochondriales codées par le génome nucléaire

Les protéines mitochondriales possédant un homologue procaryote résultent probablement du transfert des gènes de l'endosymbionte vers le nucléaire tandis que les protéines non homologues à des protéines procaryotes résultent d'un phénomène « d'enrichissement » du protéome mitochondrial par de nouvelles protéines et donc de nouvelles fonctions^[1].

Les protéines mitochondriales codées par le génome nucléaire (ou protéines mitochondriales nucléaires) sont importées à l'intérieur de la matrice mitochondriale par différents mécanismes possibles :

- des complexes d'importation (3 sur la membrane interne, 2 sur la membrane externe);
- un peptide signal (environ 15 à 30 acides aminés) en position N-terminale de la protéine qui permet sa reconnaissance et son importation dans la mitochondrie^{[6] .[7]} ;
- grâce à un apport énergétique.

Chez l'Homme

La taille du protéome mitochondrial humain est estimée à plus d'un millier de protéines, dont environ 1% codées par le génome mitochondrial (13 protéines)^[8], dont actuellement la moitié est identifiée^{[9] .[10]}. Seules 13 protéines sont codées par l'ADN mitochondrial, vestige du génome de l'endosymbionte. Toutes les autres protéines sont codées par le génome nucléaire.

Fonctionnement

Elle est considérée comme la « centrale énergétique » de la cellule, car c'est là que se déroulent les dernières étapes du cycle respiratoire (en présence d'oxygène, aérobie) qui convertit l'énergie des molécules organiques issues de la digestion (glucose) en énergie directement utilisable par la cellule (ATP). En cas d'absence d'oxygène la cellule utilise la fermentation dans le cytoplasme pour produire l'énergie nécessaire à son fonctionnement, mais c'est un système beaucoup moins efficace, qui dégrade de façon incomplète le substrat. La production d'acide lactique donne lieu, par exemple, à des phénomènes de crampes. L'augmentation de la concentration en ions lactates dans les cellules musculaires est une des raisons de la fatigue après une activité intense. En effet, ces ions lactates changent le pH intracellulaire et modifient de fait les conditions de fonctionnement enzymatiques de la cellule qui ne peut plus travailler correctement.

C'est dans la mitochondrie que se déroulent les 2 dernières phases de la respiration cellulaire : le cycle de Krebs (dans la matrice) et la chaîne de transport d'électrons (au niveau de la membrane interne). La première étape, la glycolyse, se déroule dans le cytoplasme cellulaire. Via le cycle de Krebs (donc en condition d'aérobiose), la mitochondrie permet, à partir d'une molécule de glucose, la production de 36 ou 38 molécules d'ATP(*cela dépend de la navette utilisée pour transporter le NAD de la glycolyse*).

Les mitochondries participent à l'apoptose (mort cellulaire) avec le cytochrome C. De plus, elles ont aussi une fonction de concentration et de stockage des ions calcium, sodium et potassium où ils sont stockés sous forme de granules opaques. On trouve également de l'or, du fer et de l'osmium.

Les poisons mitochondriaux

Cibles des poisons	Poisons
complexe I	Roténone ; Barbituriques ; Dérivés mercuriels
complexe II	Malonate (acide malonique)
complexe III	Antimycine
complexe IV	Monoxyde d'azote ; Cyanure ; Monoxyde de carbone
complexe V	Oligomycine ; Aurovertine
échangeur ATP/ADP	Atractyloside ; Acide bongkrélique
perméabilité de la membrane interne	Dinitrophénol ; Valinomycine

Certains poisons ont pour rôle non pas d'empêcher les différents complexes de fonctionner, c'est-à-dire que les transferts d'électron de la chaîne respiratoire sont effectués mais ces protéines, les découplants ou UCP vont court-circuiter le complexe V (ATP synthase) en créant un canal à travers la membrane interne. Ce pore permet aux protons de passer de l'espace inter-membranaire vers la matrice dans le sens de leur gradient, ce qui se traduit par un dégagement de chaleur mais aucune production d'ATP. Exemple : Dinitrophénol

Les maladies mitochondriales

Article détaillé : maladie mitochondriale.

- Myopathies
- Maladies neurodégénératives
- Ataxie de Friedreich : Maladie touchant la frataxine (Protéine mitochondriale impliquée dans l'imperméabilité des membranes au fer).
- Neuropathie optique de Leber


Notes et références

- [1] **(en)** S.G. Andersson, A. Zomorodipour, J.O. Andersson, T. Sicheritz-Ponten, U.C. Alsmark, R.M. Podowski, A.K. Naslund, A.S. Eriksson, H.H. Winkler & C.G. Kurland, « *The genome sequence of Rickettsia prowazekii and the origin of mitochondria* », dans *Nature*, vol. 396, n° 6707, novembre 1998, p. 133–140 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9823893>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1038/24094>)]
- [2] **(en)** M.W. Gray, G. Burger & B.F. Lang, « *The origin and early evolution of mitochondria* », dans *Genome Biology*, vol. 2, n° 6, 5 juin 2001, p. reviews1018.1–1018.5 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11423013>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1186/gb-2001-2-6-reviews1018>)]
- [3] **(en)** C.G. Kurland & S.G. Andersson, « *Origin and evolution of the mitochondrial proteome* », dans *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, vol. 64, n° 4, décembre 2000, p. 786–820 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11104819>)]
- [4] **(en)** Y. Tourmen, O. Baris, P. Dessen, C. Jacques, Y. Malthiery, & P. Reynier, « *Structure and chromosomal distribution of human mitochondrial pseudogenes* », dans *Genomics*, vol. 80, n° 1, juillet 2002, p. 71–77 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12079285>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1006/geno.2002.6798>)]
- [5] **(en)** Woischnik, M. and C.T. Moraes, « *Pattern of organization of human mitochondrial pseudogenes in the nuclear genome* », dans *Genome Research*, vol. 12, n° 6, juin 2002, p. 885–893 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12045142>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1101/gr.227202>)]
- [6] **(en)** Rusch, S.L. & D.A. Kendall, « *Protein transport via amino-terminal targeting sequences: common themes in diverse systems* », dans *Molecular Membrane Biology*, vol. 12, n° 4, octobre 1995, p. 295–307 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8747274>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.3109/09687689509072431>)]
- [7] **(en)** G. Schatz & B. Dobberstein, « *Common principles of protein translocation across membranes* », dans *Science*, vol. 271, n° 5255, mars 1996, p. 1519–1526 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8599107>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1126/science.271.5255.1519>)]
- [8] **(en)** M.F. Lopez, B.S. Kristal, E. Chernokalskaya, A. Lazarev, A.I. Shestopalov, A. Bogdanova, & M. Robinson, « *High-throughput profiling of the mitochondrial proteome using affinity fractionation and automation* », dans *Electrophoresis*, vol. 21, n° 16, octobre 2000, p. 3427–3440 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11079563>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1002/>)]



1522-2683(20001001)21:16<3427::AID-ELPS3427>3.0.CO;2-L]

- [9] **(en)** C. Andreoli, H. Prokisch, K. Hortnagel, J.C. Mueller, M. Munsterkotter, C. Scharfe, & T. Meitinger, « *MitoP2, an integrated database on mitochondrial proteins in yeast and man* », dans *Nucleic Acids Research*, vol. 32, n° Database issue, janvier 2004, p. D459–D462 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14681457>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1093/nar/gkh137>)]
- [10] **(en)** D. Cotter, P. Guda, E. Fahy, & S. Subramaniam, « *MitoProteome: mitochondrial protein sequence database and annotation system* », dans *Nucleic Acids Research*, vol. 32, n° Database issue, janvier 2004, p. D463–D467 [lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14681458>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1093/nar/gkh048>)]

Lien externe

- **[vidéo]** (27 minutes) : La génétique de la mitochondrie chez les paramécies (<http://www.cerimes.fr/le-catalogue/genetique-des-mitochondries-chez-la-paramécie.html>)
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire

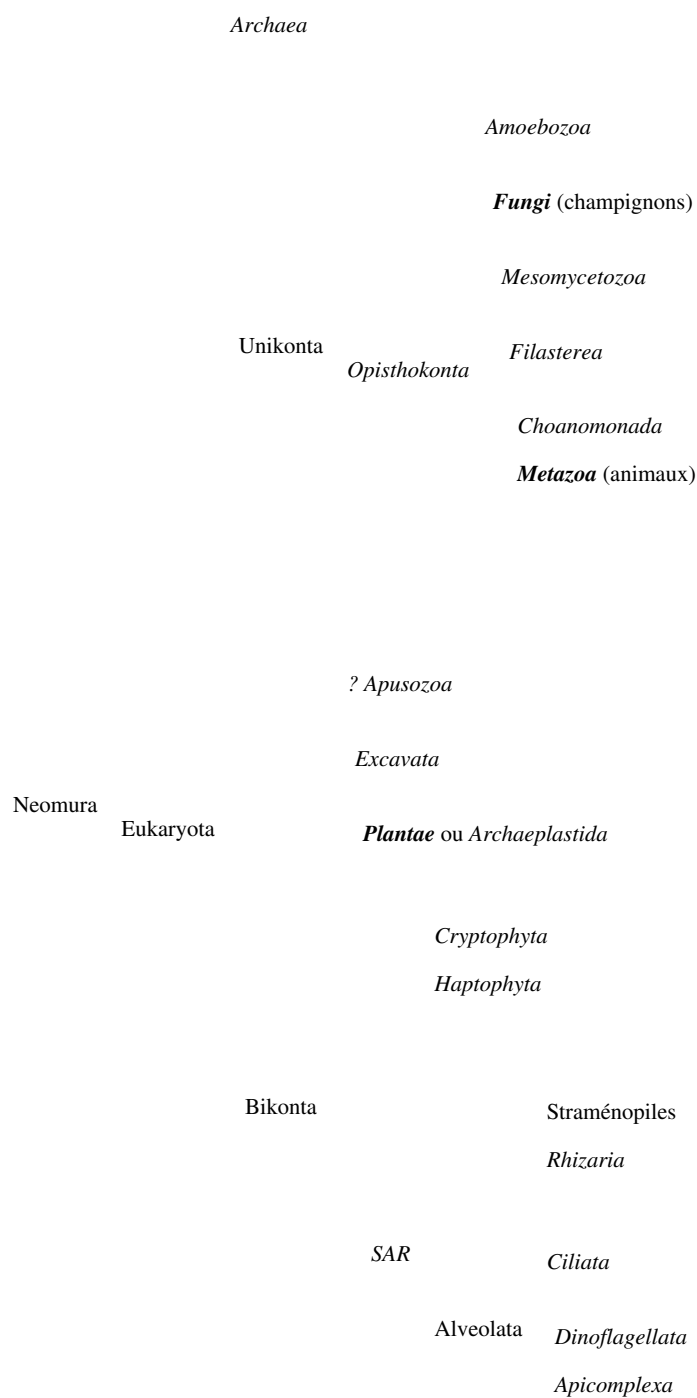
Eukaryota

 Eukaryotes

Divers eucaryotes
Classification
Domaine
<i>Eukaryota</i> Whittaker & Margulis, 1978
Taxons de rang inférieur
Eukaryota :

Unikonta
<ul style="list-style-type: none">• Amoebozoa• Opisthokonta<ul style="list-style-type: none">• Fungi• Mesomycetozoa• Choanomonada• Metazoa
Bikonta
<ul style="list-style-type: none">• Apusozoa• Excavata<ul style="list-style-type: none">• Metamonada• Euglenozoa• Percolozoa• Plantae• Chromalveolata <i>s.l.</i><ul style="list-style-type: none">• Hacrobia<ul style="list-style-type: none">• Cryptophyta• Haptophyta• « SAR »<ul style="list-style-type: none">• Stramenopiles• Alveolata<ul style="list-style-type: none">• Ciliophora• Dinoflagellata• Apicomplexa• Rhizaria<ul style="list-style-type: none">• Cercozoa• Retaria

Le domaine des **Eukaryota** ou **eucaryotes**^[1] (du grec *eu*, bien et *karuon*, noyau) regroupe, selon la nomenclature de Whittaker, tous les organismes compris dans quatre grands règnes du monde du vivant : les animaux, les champignons, les plantes et les protistes (auxquels il convient d'ajouter les Chromistes selon la nomenclature de Cavalier-Smith ; ce clade est néanmoins remis en cause par des études récentes). Ils sont caractérisés principalement par des cellules qui possèdent un noyau. Ils constituent donc un très large groupe d'organismes, uni- ou pluricellulaires, définis par leur structure cellulaire.

Cladogramme des Eukaryota



Article détaillé : Eukaryota (classification phylogénétique).

N.B. La position des *Rhizaria* était hésitante entre une articulation avec les *Excavata* ou les *straménopiles*.

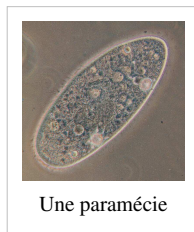
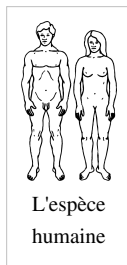
Définition

Les cellules eucaryotes possèdent, par opposition aux procaryotes (Archées et Bactéries) :

- des organites, divisant l'espace cellulaire en compartiments spécialisés, tels
 - le noyau (contenant l'ADN),
 - les mitochondries, le réticulum endoplasmique, l'appareil de Golgi, les ribosomes, les peroxysomes, les plastes (chloroplastes, chromoplastes, amyloplast) et les vacuoles chez les plantes ;
- un cytosquelette complexe : microfilaments, microtubules et filaments intermédiaires;
- la faculté à réaliser l'endocytose ;
- un ADN divisé en plusieurs chromosomes ;
- une division cellulaire appelée mitose (faisant intervenir centrioles et fuseau mitotique) ;
- une véritable reproduction sexuée, où chaque type sexuel apporte une part égale de matériel génétique.

Article détaillé : Cellule (biologie).

Exemples d'Eukaryota



Origine de la mitochondrie

La mitochondrie serait le résultat de l'endosymbiose d'une alpha-protéobactérie (une rhodobactérie) par une cellule eucaryote primitive.

Références



- La plus connue des synthèses francophones est celle proposée par Guillaume Lecointre et Hervé Le Guyader dans *Classification phylogénétique du vivant*, parue aux éditions Belin en 2001 (3ème éd. en 2006).

[1] ou encore **Eukarya**



Voir aussi

- Eukaryota (classification phylogénétique)
- Arbre phylogénétique
- Classification phylogénétique de Guillaume Lecointre et Hervé Le Guyader

Liens externes

- **(en)** Phylogénie moléculaire des Eucaryotes (<http://www.unige.ch/sciences/biologie/biani/msg/Amoeboids/Eukaryotes.html>)
- **(en)** arbre phylogénétique du vivant « Tree of Life » (<http://tolweb.org/tree/>)
- **(en)** arbre phylogénétique du vivant - Université de Berkeley (<http://www.ucmp.berkeley.edu/alllife/eukaryotasy.html>)
- **(fr)** Les grandes lignées d'eucaryotes - Univ. Paris-Sud 11 (http://cgdc3.igmors.u-psud.fr/microbiologie/partie1/chap3_00_preamble.htm)
-  Portail de la microbiologie
-  Portail de l'origine et de l'évolution du vivant

Procaryote

 Procaryotes

Une cyanobactérie: <i>Anabaena sperica</i>
Classification
Domaine
<i>Prokaryota</i>
— auteur incomplet — , date à préciser
Règnes de rang inférieur
<ul style="list-style-type: none"> • <i>Bacteria</i> • <i>Archaea</i>
Classification phylogénétique
Position :

- *LUCA*
 - *Bacteria*
 - *Negibacteria*
 - *Eobacteria*
 - *Deinococcus-Thermus*
 - *Chloroflexi*
 - *Glycobacteria*
 - *Fusobacteriales*
 - *Spirochaetes*
 - *Cyanobacteria*
 - *Proteobacteria*
 - *Bacteroidetes*
 - *Unibacteria*
 - *Posibacteria*
 - *Actinobacteria*
 - *Firmicutes*
 - *Tenericutes*
 - *Archaea*
 - *Euryarchaeota*
 - *Crenarchaeota*
 - *Thaumarchaeota*

Un **procaryote** (du latin *pro*, « avant » et du grec *caryon*, « noyau ») est un être vivant unicellulaire dont la structure cellulaire ne comporte pas de noyau. Les procaryotes ne possèdent que très rarement des organites. Également désignés par **monère**, **prokaryota** ou **prokarya**, les procaryotes forment un taxon paraphylétique, regroupant des êtres vivants partageant la même structure cellulaire. Dans la classification du vivant en trois règnes, les procaryotes regroupent les archées et les eubactéries. On considère que l'un et/ou l'autre de ces deux taxons est à l'origine du troisième règne, les eucaryotes.

Traditionnellement, ce taxon s'oppose aux eucaryotes, caractérisés par la présence d'un noyau, cette division du vivant en deux étant la plus simpliste en termes de classification des espèces.

Les premiers procaryotes étaient peut-être déjà présents lors de l'Éoarchéen (ère de l'Archéen), soit il y a plus de 3600 millions d'années.

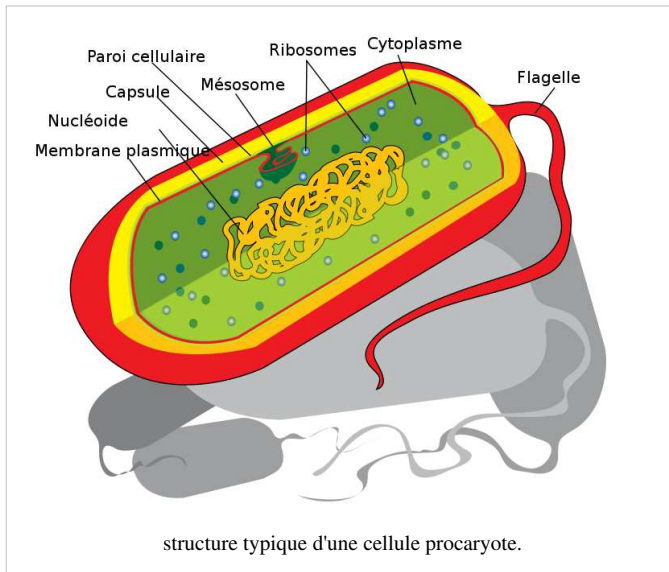
L'étude des procaryotes s'est surtout développée au XIX^e siècle, avec les travaux de Louis Pasteur en France et de Robert Koch en Allemagne. Le terme « procaryote » trouve toute sa signification dans les années 1950, lorsque le microscope électronique montre l'absence de noyau vrai dans la cellule.

Relations avec les eucaryotes

La distinction principale entre les procaryotes et les eucaryotes se base sur le fait que le matériel génétique des procaryotes est regroupé dans une zone appelée nucléoïde qui n'est pas physiquement séparée du reste de la cellule, alors que chez les eucaryotes, celui-ci est contenu par un organite, le noyau^[1]. Les organismes eucaryotes peuvent être unicellulaires, comme les amibes, ou pluricellulaires, comme les plantes et les humains. La différence entre la structure des procaryotes et des eucaryotes est si grande qu'elle est parfois considérée comme la distinction la plus importante entre tous les groupes d'organismes. Toutefois, une critique de cette classification est que le mot procaryote est basée sur ce que ces organismes ne sont pas (ils ne sont pas eucaryotes), plutôt que ce qu'ils sont (archées ou bactéries).^[2] En 1977, Carl Woese propose de diviser les procaryotes entre les bactéries et les archaea (à l'origine des eubactéries et des archaeobactéries) en raison des grandes différences au niveau de la structure et de la génétique des deux groupes d'organismes.

Organisation des procaryotes

Article connexe : Structure bactérienne.



Les procaryotes possèdent une paroi cellulaire (polypeptides, polysaccharides) et un ADN circulaire unique. Cet ADN est associé aux protéines HU et IHF. Les procaryotes possèdent également parfois des plasmides. À l'inverse du noyau chez les cellules eucaryotes, la cellule procaryote possède un filament d'ADN qui contient l'information génétique qui n'est pas protégée par une membrane nucléaire.

Reproduction

Les archées et les bactéries se reproduisent par division cellulaire : par Scissiparité ou par Gemmiparité. Bien que des mécanismes modifiant




le génome des procaryotes existent (comme des mutations, recombinaisons ou encore des transferts horizontaux de gènes), on ne parle pas de reproduction.

Notes et références

- [1] Lansing M. Prescott, John P. Harley et Donald A. Klein (trad. Claire-Michèle Bacq-Calberg, Jean Dusart), Microbiologie, De Boeck [lire en ligne (<http://books.google.ch/books?id=uWIrKQFqR-MC&pg=PA54&dq=nucleoide&hl=fr&cd=1#v=onepage&q=nucleoide&f=false>)]
- [2] Sapp J, « The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology », dans *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, vol. 69, n^o 2, June 2005, p. 292–305 [texte intégral (<http://mmlbr.asm.org/cgi/pmidlookup?view=long&pmid=15944457>), lien PMID (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15944457>), lien DOI (<http://dx.doi.org/10.1128/MMBR.69.2.292-305.2005>)]

Voir aussi

Articles connexes

- Archées
- Bactéries photosynthétiques
- Bactéries chimiotrophes
- Structure bactérienne
-  Portail de la microbiologie
-  Portail de l'origine et de l'évolution du vivant
-  Portail de la paléontologie

Noyau (biologie)

🔗 Pour les articles homonymes, voir noyau.

En biologie cellulaire, le **noyau** est un organe, présent dans la majorité des cellules eucaryotes, et contenant la plupart du matériel génétique de la cellule. Il a deux fonctions principales : contrôler les réactions chimiques du cytoplasme et stocker les informations nécessaires à la division cellulaire. Il a un diamètre variant de 5 à 7 micromètres, ce qui fait de lui le plus grand des organites.

Enveloppe nucléaire

Le noyau est entouré par une double membrane appelée l'enveloppe nucléaire. Les membranes internes et externes de cette enveloppe fusionnent à intervalles réguliers, formant les pores nucléaires. Ces derniers permettent les échanges nucléo-cytoplasmiques dans les deux sens, comme par exemple la sortie des ARNm (ARN messagers) vers le cytoplasme et l'entrée de nucléotides dans le noyau nécessaire à la synthèse des ARN. Ainsi,

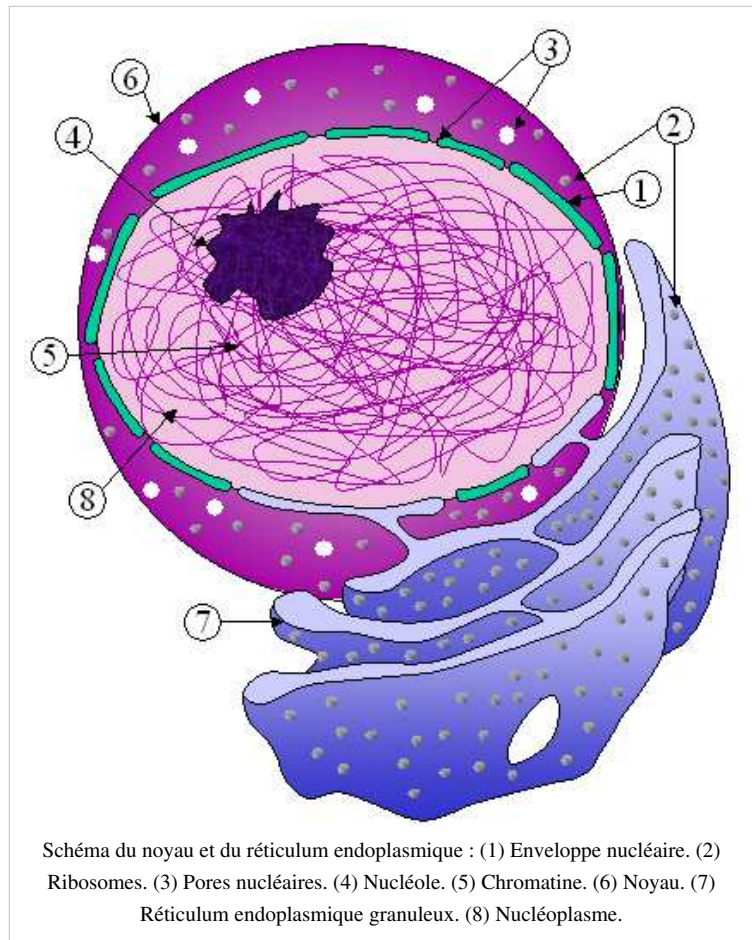
l'enveloppe nucléaire régule et facilite le transport entre le noyau et le cytoplasme, tout en séparant les réactions chimiques se déroulant dans le cytoplasme de celles se déroulant à l'intérieur du noyau.

La membrane externe est en continuité avec le réticulum endoplasmique granuleux ou rugueux (REG) et peut être, comme ce dernier, parsemée de ribosomes sur sa face cytoplasmique. L'espace entre les deux membranes (appelé l'espace périnucléaire) est en continuité avec le lumen (espace interne) du REG. Quant à la membrane interne, elle est recouverte par la lamina sur sa face nucléoplasmique. La lamina est un réseau de protéines (environ 2000 types de protéines) qui joue un rôle de soutien et participerait selon des recherches récentes à l'organisation des mouvements de la chromatine pendant les différentes phases du cycle cellulaire.

Matériel génétique

À l'intérieur du noyau se trouve un ou plusieurs nucléoles entourés par une matrice fibreuse appelée le nucléoplasme. Le nucléoplasme est un liquide ayant une consistance gélatineuse (similaire, à ce niveau, au cytoplasme), dans lequel de nombreuses substances sont dissoutes. Ces substances comprennent des nucléotides triphosphates, des enzymes, des protéines et des facteurs de transcription. Le matériel génétique (ADN) est lui aussi présent dans le noyau, sous la forme d'un complexe ADN-protéines appelé chromatine et composé de plusieurs unités discontinues appelées chromosomes.


Il y a deux types de chromatine : l'euchromatine et l'hétérochromatine.



- L'**euchromatine** est la forme la moins compacte d'ADN, et les régions d'ADN qui la constituent contiennent des gènes qui sont fréquemment exprimés par la cellule. Elle se trouve principalement au centre du noyau.
- Au contraire, dans l'**hétérochromatine**, située principalement en périphérie du noyau, l'ADN est assez compact. Les régions qui la constituent soit contiennent des gènes qui ne sont pas exprimés par la cellule (ce type d'hétérochromatine est connue en tant que hétérochromatine facultative) ou bien fabriquent les télomères et centromères des chromosomes (ce type d'hétérochromatine est connue en tant que hétérochromatine constitutive). Dans les organismes multicellulaires, les cellules sont hautement spécialisées dans l'exécution de fonctions particulières, en conséquence différents ensembles de gènes sont requis et exprimés. Ainsi, les régions d'ADN qui constituent l'hétérochromatine varient suivant les types de cellules.

En anatomie, le nucléus, ou noyau est une zone plus hydratée formée de liquide gélatineux; il forme la partie centrale du disque intervertébrale. Dans le mouvement de flexion le nucléus se déplace vers l'arrière du disque intervertébrale, et en extension, il se déplace légèrement vers l'avant du disque.(Blandine-Calais-Germain)

Voir aussi

- caryomastigonte
-  Portail de la biologie cellulaire et moléculaire

Sources et contributeurs de l'article

Cellule (biologie) *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59572367> *Contributeurs*: 2df, Aadri, Alamandar, Alexh, Alno, Alphos, Anthere, Arct, Argos42, Arkanosis, ArsenePlus, Ash Crow, Athymik, Bdesham, Berichard, Bernard Déry, Bilou, Buzz, Cdang, Chandres, Chaoborus, Charmingtitan, Chmlal, Chtfn, Clémentsot, Cniclef, CommonsDelinker, Coyau, Cyberugo, Céréales Killer, Dake, David Berardan, Desman, Dhatier, Dionys, Démocrite, Elapied, Emirix, Emmanuel legrand, Emmanuel.boutet, Erasmus, Etoec, Fabien1309, Fany.monhurel, Fenkys, Flop, Fluti, Fm790, Frakir, GL, GaMip, Gagea, Ggbb, Grumpfou, Gédé, IALex, JLM, Jaybey, Jeffdelonge, Jerome66, JeromeB, K90, Kelson, Kikitoul, Kilith, Killadude4, Koyuki, LPLT, Laurent Nguyen, Laxen, Le ciel est par dessus le toit, Le gorille, Like tears in rain, Lilyu, Lincher, Lithium57, Looxix, Ludo29, Manukahn, Marc Mongenet, Maurilbert, Medium69, Mmy, Moez, Neuceu, Nono64, Orthank, Orthogaffe, Oxo, Pbricage, Pcorpet, Phe, Phido, Piglop, Platypus, Pld, Poo123, Pupinou, Pyregnier, Raph, Rell Canis, Remi, Ryo, SalomonCeb, Salsero35, Sanao, Schiste, Schumihelo, Sebleouf, Selphy, Shakki, Sherbrooke, Smily, Symac, TED, Tibo, Titouf12, Toony, Utls, Verdy p, Vintotal, Vinz1789, Vyasa, Weft, Xate, Xillimiandus, Zebrafish, ZeroJanvier, Zorlot, Zouavman Le Zouave, *Æ*, 293 modifications anonymes

Lipide *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59182398> *Contributeurs*: Ailethe, Aline88, Arct, Argos42, Arnaud.thorel, Badmood, BaptisteD, Basicdesign, Bob08, Chandres, Chmlal, Cniclef, CommonsDelinker, Darrigan, DocteurCosmos, EDUCA33E, Edgar181, Elapied, Elisemariou, Erasmus, Eric.dane, Federix, Fluti, FoerNyx, Frakir, Garfieldairlines, GillesC, Greudin, Gede, Gemed, Grook Da Oger, Howard Drake, Iafss, Ithilien, Janis, Jef-Infojef, Jerome66, Kamulewa, Kilom691, Kirikou, LeonardoRob0t, Markadet, MetalGearLiquid, Mikayé, Milord, Moez, Moyogo, Mutatis mutandis, Neja, Nono64, Numbo3, Okram, Padawane, Pemelet, Phe, Pld, Ploum's, Pok148, Sherbrooke, Tieuu, VIGNERON, Vachou31, Verdy p, Wagaf-d, Yohan, 73 modifications anonymes

Glucide *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59245318> *Contributeurs*: Abrahami, Archimèa, Auseklis, Badmood, Bill killgore, Bub's, Chmlal, Darkoneko, Daverck, David Berardan, Dhatier, Duch, EDUCA33E, Efklb, Elapied, ElfeJediBiochimiste, Erasmus, Fdardel, Frédéric Mahé, Ggbb, GillesC, Gonioul, IALex, Indo sarmil, Isaac SanoInacov, Jerome66, Karl1263, Kilom691, Jerome66, K'troman, Karl1263, Keyzer soze, Kondaz, KpitN, Medium69, Mikefuhr, Moez, Montangero, Moyogo, NicolasGrandjean, Nono64, Ollamh, Orthank, Oxo, Plch, Padawane, Papillus, Piglop, Pld, Pok148, PulkoCitron, Qpzm, Rhadamante, Sensonet, Steff-X, Tardig4ade, Tegu, Todzy, Toony, Unkky, Vazkor, Verdy p, Vmich, Wart Dark, Weft, Xofc, 170 modifications anonymes

Acide nucléique *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=56701138> *Contributeurs*: (:Julien:), Aadri, Badmood, Campos17, Chandres, Charles-221, Chrysander, Cniclef, Coyau, Dhatier, Ediacara, Elapied, ElfeJediBiochimiste, Erasmus, Fdardel, Frédéric Mahé, Ggbb, GillesC, Gonioul, IALex, Indo sarmil, Isaac SanoInacov, Jerome66, Karl1263, Kilom691, Koyuki, Lincher, Matho, Med, Nodet-p, Oblic, Ofix, Orthank, Oursdu63, Patbio, Paul-Émile Angers, Pj-bb, Raziel, Romanc19s, Scorpius59, Shakki, Sherbrooke, Sihaya, Taufito, VIGNERON, Vanina82, VonTasha, Wart Dark, Yohan, 68 modifications anonymes

Osmose *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=57766482> *Contributeurs*: Alvaro, Amylmetacresol, Arnaud.Serander, Badmood, Calmos, Cdang, Charles Dyon, Cniclef, David Berardan, EDUCA33E, Epop, Erasmus, Eskarina Oclarine, Fluti, Frakir, Freewol, Gem, Gribeco, Guillaume Ponchel, Gz260, Hégésippe Cormier, Iznogood, James bond du 27, Jd, Kirikou, Kropotkine 113, Laurent Nguyen, Le gorille, Lgd, Litlok, Lux, MagnInd, Malta, Marsu15, Mathieuu, Michel Awkal, Misanthrope, Moala, Moez, Pamputt, Perditax, Phe, Pmx, PsYHoTiK, PurpleHz, Rhadamante, RémiH, Siléx6, Smily, TNorth, Valérie75, Vi...Cult..., Volthertz, 105 modifications anonymes

Division cellulaire *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59154513> *Contributeurs*: Aoineko, Berichard, Chmlal, Ediacara, Elapied, En rouge, Gentil15, Grimlock, Jaybey, Lincher, Morus, NicolasGrandjean, Pabix, PieRRoMaN, Safarikas, Selphy, Sts, TED, Tarquin, Toony, Zubro, 12 modifications anonymes

Mitose *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59437797> *Contributeurs*: 2ndEPC, AEIfwine, Aeleftherios, Agrafian Hem Rarko, Alx0147, Archibald, Australie26, Batu San, Cdang, Centuri, Chris93, Cniclef, Coleman007, Cyberugo, Darkdadaah, Diopousmane, Doc103, EDUCA33E, Ecliptica, Ediacara, Elapied, Emmanuel.boutet, Erasmus, Escaladix, FR, Fab97, Frodon, Ggbb, GôTô, Hashar, Hemmer, JB, JLM, Jaybey, Jef-Infojef, Kelson, Kropotkine 113, Kyro, LAKs, Laxen, Leag, Looxix, Loveless, Lycanthroat, Mafiu044, Manukahn, Michetonne, Nelo Angelo, Nicolas Ray, Niña, Nono64, Omolu, Orthank, Orthogaffe, Papibrossard, Pilousky, Piwaille, Ploum's, Pmx, Poutauxchats, Raseyoufist, Raphael0202, Rhadamante, Rune Obash, STyx, Sanao, Sebleouf, Sihaya, Sophocle, Sparnacus, Spedona, Stefan Ivanovich, Suprememangaka, Taguelmoust, Tarquin, Tegu, Teuteul, Thibault Taillandier, Toony, Tristan Liardon, Uld, Vaderf, Vazkor, Vincent Ramos, Vyk, Weft, Whaleblubber22, Yoshi, 220 modifications anonymes

Méiose *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59131670> *Contributeurs*: Abrahami, Agrafian Hem Rarko, Alphos, Anakin fr, Arkanosis, Bernard Déry, CaptainHaddock, Cdang, Chris93, Clokckok, Cniclef, Coyau, Cricic, Dhatier, Don Angelo, Drakejustin, El Jj, Elapied, Frodon, Ggbb, Gordjazz, Gugus15, Guidark, Hauref, IALex, Iznogood, Jborme, Jef-Infojef, Jin072, Jsman, Kelson, Koyuki, Kyle the hacker, Laxen, Lbarre, Lukaz, Lycanthroat, Meiose, Minamoto, MonsieurVastemans, Pangur, PierreEG, Randall Flagg, Raziel, Ronbleud, Schiz', Sebleouf, Sihaya, Smily, Snap, Stanlekub, Stellmaria, TED, Tikenj, Toony, Tux iN He wOod, Urhixidur, V. M., Vargenau, Vazkor, Walpole, Weft, Wku2m5rr, ZorG27, -Pby, 148 modifications anonymes

Métabolisme cellulaire *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=58044221> *Contributeurs*: Cdang, Erasmus, Garulfo, Ggbb, Hezzel, Moez, Phe, Sam Hocevar, Sihaya, 8 modifications anonymes

Glycolyse *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=57573301> *Contributeurs*: Alcohol, Archimèa, Aristarché, Badmood, BaptisteD, Cdang, Darkdadaah, David Berardan, Elapied, Erasmus, F0am, Fdardel, Fluti, Goldorakboy, Jef-Infojef, Jmskobalt, Johner, Kamek, Kku, Kondaz, Koniggratz, Korrigan, Kyro, LPLT, Mister brown, Moez, Moyg, NicolasGrandjean, Ork, Pixeltoo, Pld, Pmx, Poulos, Reedf4, RobinLeclercq, Romanc19s, Ruzha, Sensonet, Snipre, Tegu, Teigad, Thierry Gendre, Toony, Tpa2067, Tvth, VIGNERON, Yvn, 85 modifications anonymes

Fermentation *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59519781> *Contributeurs*: 16@r, A2, A17, Allaudin, Aoineko, Archimèa, Arnaudus, Badmood, Bapti, Barraki, Bc789, Bertrouf, Bouffon du 10, Brenotc, BrightRaven, Calmos, Captain T, Cdang, Chandres, Chaoborus, Chaps the idol, Chmlal, Chouca, Clem23, David Berardan, EDUCA33E, Elapied, Elemiah, Endy, Epop, Erasmus, Escaladix, Gem, Gribeco, Grimlock, Hégésippe Cormier, IALex, Isaac SanoInacov, JLM, Jabadao, Jeangagnon, Kilith, Kintaro, Kouik, Kyro, LairepoNite, Le sotré, Leag, LiliAn, Liquid2003, Lithium57, Lmaltier, Marvoir, Maurilbert, Mery01, Mion, Moez, Moizuo, Naevus, Nev, Notafish, Ofix, Orthank, Paleoalexpicuresltd, Patrick Bous, Petrusbarbygere, Phe, Pixeltoo, Quentin57, Raph, Rinaldum, Rpa, Safarikas, Sensonet, Shakki, Slouis, TED, Taguelmoust, Tdoun, Timinou, Tornad, Tpa2067, Unicobres, Urhixidur, VIGNERON, Vazkor, Vi...Cult..., Vincent Ramos, VonTasha, YSidlo, Yelkrokyade, 195 modifications anonymes

Photosynthèse *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59031900> *Contributeurs*: 74mtondreau, A2, Aalice, Acer11, Adenosine, Aill, Am13gore, Arnaud.Serander, Badmood, Balougador, BeatrixBelibaste, BenduKiwi, BlueGinkgo, CERminator, Calmos, Caton, Cdang, Cehagenmerak, ChLenclud, Chandres, Chepy, Cyberugo, Cœur, Dandriana, Darkdadaah, Deep silence, Dominique.Ie.lavier, Dvrasp, Ediacara, Elapied, Elfix, Environnement2100, Epop, Erasmus, Ertome, Esprit Fugace, EyOne, Fil-fil, Fluti, Frédéric J., Gagea, Garfieldairlines, Gbdivers, Gem, Ginkgo, Goliadkine, Gostpostier, Greenski, Guillaume.hermant, Gypaete, GôTô, Hercule, Herman, JB, JLM, Jarfe, Jean-Jacques MILAN, Jeffdelonge, Jerome66, Jko, Jplm, Julien.calez, Jusjih, K'roman, Kelson, Kilom691, Kropotkine 113, Kvardek du, Lamiot, Liondelyon, Litlok, Lynch, Magnetik, Malta, ManaNano, Marilynn, Med, Metroflag, Mikani, Mikayé, Milord, Moez, Mutatis mutandis, Nguyenld, Nono64, NucleoS, Orthogaffe, Pascalina, Phe, Pierre Casadebaig, Piglop, Pinpin, Ploum's, Pmiize, Poulos, Renouvelable, Rhizome, Romainbehar, Rominandreu, Rosier, Ryuujin, STL2007, Salix, Sam Hocevar, Sanao, Sebjarod, Sherbrooke, Sixsous, Spedona, Spooky, Stangman, Surveyor, Sylfred1977, TED, Titenette, Toony, Totodu74, Traroth, Try, Udufruduhu, VIGNERON, Vazkor, Verbox, Vixounet, Volthertz, VonTasha, Wart Dark, Wiki-User03, X-or, Xofc, Yoshinator007, Z653z, ZeroJanvier, 221 modifications anonymes

Mitochondrie *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59270724> *Contributeurs*: Ailethe, Alcide55, Apollon, Arnaudus, ArsèneDeGallium, Arwen.Ib, Balougador, Bambou2006, Berichard, Boretii, Cdang, Chandres, Chmlal, ChrisJ, CommonsDelinker, Curry, Cyberugo, Céréales Killer, David Berardan, Diablo SQ, Didup, Dodie, EDUCA33E, Ediacara, Elifsu, Erasmus, Escaladix, Ethan Gray, FR, Fdardel, Ffx, FI75, Fluti, FvdP, Fylyp22, Gagea, Gilem, Gordjazz, Guillom, Gz260, H4stings, Herve1729, Homerjaythompson, IALex, Inisheer, Janis, Jean-luc goudet, Jef-Infojef, Jeffdelonge, JihemD, Jyp, Kilom691, King Willan, Kiwell, Koyuki, Kyrius, Lamiot, Lincher, Liondelyon, Lithium57, Looxix, Magnificientia, ManaNano, Manukahn, Marcerre, MetalGearLiquid, Moez, Myriamtn, Myst, Nat2312, Neptune, Neuroblaste, Nono64, Numbo3, Ollamh, Olmec, Orthogaffe, Oswald-p, Petitepousse, Phe, Pixeltoo, Plyd, Romanc19s, Rowing, Rune Obash, SOFIARIM7, Shakki, Sherbrooke, Sihaya, Simephis, Solensean, Spirit Nanaki, Ssire, Stanlekub, TED, Tarap, Tatoute, Tegu, Thierry46, Tibo, Tieuu, Titi Sitria, Tohmoriac, Tokerboy, Toony, VIGNERON, Vazkor, YSidlo, Yendred, ²⁹¹⁰⁰, 144 modifications anonymes

Eukaryota *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59650955> *Contributeurs*: Alwaysright4eva, Anthere, Aroche, Bertrand Cornu, Brunodesacacias, CJane, Cdang, Daniel Grzebyk, Darkdadaah, David.mitrani, Deep silence, Dosto, Elapied, En rouge, Erasmus, Fluti, Glenn, Greatpatton, Guérin Nicolas, Hashar, Jean-Pol GRANDMONT, Jeantosti, Jeffdelonge, Laurent Nguyen, Le Galéanthrope, Liné1, Lo151, Manuguf, Maurilbert, Meszigues, MetalGearLiquid, Mistale128, Nataraja, Nemed, Nicolas Ray, Nipisiquit, Nono64, Nunu33, Orthogaffe, Oz, P.B, Phe, PierreG, Pinof, Pld, Rhadamante, Rhizome, Romuald77, Sacha, Sumanitu, TED, Teuteul, Toony, Verdy p, Walpole, Wku2m5rr, Xillimiandus, Yendred, Yohan, ZOTHOP, ZeroJanvier, script de conversion, 45 modifications anonymes

Procaryste *Source*: <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59431588> *Contributeurs*: Acrocynus, Acélan, Andre Engels, Anthere, Antoinereader, Badmood, Berichard, Buzz, Cantons-de-l'Est, Cdang, Chandres, Charmingtitan, Crion, Curry, DJinius, Darkdadaah, Ediacara, Elapied, En rouge, Erasmus, Fluti, GAllegre, Helldjinn, Hemmer, JB, Jd, K90, Laddo, Laogedritt, Laurent Nguyen, Lijealso, Liné1, Liondelyon, Looxix, Louis-garden, MetalGearLiquid, Mmy, Mro, NicolasGrandjean, Nono64, Orlodrim, Orthank, Orthogaffe, Oz, Polmars, Rominandreu, Sam Hocevar, Suisui, Tangdur, Tieuu, Verdy p, Yendred, script de conversion, 45 modifications anonymes

Noyau (biologie) *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?oldid=59642997> *Contributeurs:* Alphos, Alwaysright4eva, Badmood, Baruch, Bilou, BraceRC, Cdang, Chmlal, Cnickelfr, Deelight, DocteurCosmos, Ediacara, Erasmus, Fl75, Gede, IAlex, Igel 14, Jerome66, Koyuki, Laure dupont, Leag, Lmaltier, Manukahn, Med, Moez, Mwarf, Nono64, Orthogaffe, Poo123, Poulpy, R, Raphink, Régiscartigny, Selphy, Sihaya, Spooky, Sumanitu, Tieno, Wiz, 58 modifications anonymes

Source des images, licences et contributeurs

Image:Disambig colour.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Disambig_colour.svg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Bug's

Fichier:Epithelial-cells.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Epithelial-cells.jpg> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Dbc334, Duesentrieb, GeorgHH, Helix84, JWSchmidt, Martin H., ViperSnake151, 2 modifications anonymes

Fichier:CellMembraneDrawing (french).png *Source:* [http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:CellMembraneDrawing_\(french\).png](http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:CellMembraneDrawing_(french).png) *Licence:* Attribution *Contributeurs:* User:Medium69

Fichier:Cork_Micrographia_Hooke.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Cork_Micrographia_Hooke.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Robert Hooke

Fichier:Biological cell.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Biological_cell.svg *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* user:MesserWoland, user:Szczepan1990

Fichier:Plant cell structure-fr.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Plant_cell_structure-fr.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Liquid 2003/byLiquid, user:LadyofHats

Fichier:Red2.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Red2.jpg> *Licence:* inconnu *Contributeurs:* See below

Image:Palmitic acid.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Palmitic_acid.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Ayacop, Benjah-bmm27, Edgar181, Foobar, Mrgreen71, 1 modifications anonymes

Image:Oleic acid.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Oleic_acid.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Arachidonic acid.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Arachidonic_acid.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Prostaglandin_A1.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Prostaglandin_A1.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Tripalmitoylglycerol.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Tripalmitoylglycerol.png> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Popc details.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Popc_details.svg *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* User:VIGNERON

Image:Sphingosin.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Sphingosin.png> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Image:N-tetradecanoyl-sphing-4-enine.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:N-tetradecanoyl-sphing-4-enine.png> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Cyclopentanophenantren.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Cyclopentanophenantren.png> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Cholesterol.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Cholesterol.png> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Cortisol.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Cortisol.png> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Cholecalciferol.svg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Cholecalciferol.svg> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Calvero.

Image:Beta-carotene-2D-skeletal.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Beta-carotene-2D-skeletal.png> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Ayacop, Benjah-bmm27, Slashme

Image:6-deoxyerythronolide B.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:6-deoxyerythronolide_B.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Image:Lipid X.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Lipid_X.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Foobar

Fichier:Nuvola apps edu science.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Nuvola_apps_edu_science.svg *Licence:* inconnu *Contributeurs:* A32, Cwbn (commons), Humanist Geek, Ipatrol, Origamiemensch, Rocket000, Shizhao, Wknight94, Ysangkok, 3 modifications anonymes

Fichier:Hemoglobin.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Hemoglobin.jpg> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Grafite, Habj, Lennert B, Noca2plus, Shizhao

Fichier:D-glucose.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:D-glucose.png> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Rob Hooft

Fichier:D et l glucose.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:D_et_l_glucose.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Glucose cyclisation.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glucose_cyclisation.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Equilibre fructofurannose.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Equilibre_fructofurannose.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:BU Bio5c.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:BU_Bio5c.jpg *Licence:* inconnu *Contributeurs:* Elapied, Hounkologo, Padawane

Image: AlphaHelixSection.svg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:AlphaHelixSection.svg> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Original uploader was Jag123 at en.wikipedia

Fichier:nucleotide.gif *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Nucleotide.gif> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Original uploader was Mirmillon at fr.wikipedia

Fichier:ADN animation.gif *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:ADN_animation.gif *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Aushulz, Bawolff, Bestiasonica, Brian0918, Elecbullet, Kersti Nebelsiek, Luigi Chiesa, Magadan, Mattes, Origamiemensch, Stevenfruitsmaak, Str4nd, Túrelío, 5 modifications anonymes

Fichier:Recycle002.svg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Recycle002.svg> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* user:bayo

Fichier:Osmose fr.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Osmose_fr.svg *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* User:Frakir, User:Lyaon, User:Titimaster

Fichier:Logo physics.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Logo_physics.svg *Licence:* Creative Commons Attribution 2.5 *Contributeurs:* Guillom, Karelj, Liquid 2003, Rocket000

Image: BU Bio5c.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:BU_Bio5c.jpg *Licence:* inconnu *Contributeurs:* Elapied, Hounkologo, Padawane

Fichier:Three cell growth types.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Three_cell_growth_types.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Bevo, User:JWSchmidt

Image:Mitosis-flourescent.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Mitosis-flourescent.jpg> *Licence:* inconnu *Contributeurs:* -

Image:Schprophase.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Schprophase.jpg> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* Deadstar, Frank C. Müller, Matthias M., Roomba, Ymai

Image:Schmetaphase.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Schmetaphase.png> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* Deadstar, Matthias M., Ymai

Image:Schnoymetaphase.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Schnoymetaphase.png> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* Deadstar, Ymai

Image:schanaphase.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Schanaphase.png> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* Deadstar, Ymai

Image:Schnoyanaphase.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Schnoyanaphase.png> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* Deadstar, Ymai, 1 modifications anonymes

Image:schtelophase.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Schtelophase.png> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* Deadstar, Ymai

Image:EvenementsMajeursMeiose.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:EvenementsMajeursMeiose.jpg> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Gugus15

Image:méiose_3.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Méiose_3.jpg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Esprit Fugace, Korrigan, MichelHamels, 1 modifications anonymes

Image:Crossover_2.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Crossover_2.jpg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Utilisateur:MichelHamels

Fichier:D-glucose wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:D-glucose_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:alpha-D-glucose-6-phosphate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Alpha-D-glucose-6-phosphate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:beta-D-fructose-6-phosphate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Beta-D-fructose-6-phosphate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:beta-D-fructose-1,6-bisphosphate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Beta-D-fructose-1,6-bisphosphate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:glycerone-phosphate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycerone-phosphate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:D-glyceraldehyde-3-phosphate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:D-glyceraldehyde-3-phosphate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:biochem reaction arrow foward YYNN horiz med.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Biochem_reaction_arrow_foward_YYNN_horiz_med.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:biochem reaction arrow reversible NNNN horiz med.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Biochem_reaction_arrow_reversible_NNNN_horiz_med.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:biochem reaction arrow reversible YYYY horiz med.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Biochem_reaction_arrow_reversible_YYYY_horiz_med.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:1,3-bisphospho-D-glycerate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:1,3-bisphospho-D-glycerate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:3-phospho-D-glycerate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:3-phospho-D-glycerate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:2-phospho-D-glycerate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:2-phospho-D-glycerate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:phosphoenolpyruvate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Phosphoenolpyruvate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:pyruvate wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Pyruvate_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:acetyl co-A wpmp.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Acetyl_co-A_wpmp.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:biochem reaction arrow reversible NYYN horiz med.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Biochem_reaction_arrow_reversible_NYYN_horiz_med.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Richard Wheeler (Zephyris)

Fichier:Synthese glucose-6-phosphate.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Synthese_glucose-6-phosphate.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Utilisateur:Pixeltoo

Fichier:Synthese fructose-1,6-dipho.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Synthese_fructose-1,6-dipho.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User Pixeltoo on fr.wikipedia

Fichier:Fructose-1,6-diphosphate breaking (by aldolase).png *Source:* [http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Fructose-1,6-diphosphate_breaking_\(by_aldolase\).png](http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Fructose-1,6-diphosphate_breaking_(by_aldolase).png) *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User Pixeltoo on fr.wikipedia

Fichier:Glycolyse etape5.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycolyse_etape5.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Glycolyse etape6.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycolyse_etape6.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Glycolyse etape7.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycolyse_etape7.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Glycolyse etape8.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycolyse_etape8.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Glycolyse etape9.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycolyse_etape9.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Glycolyse etape10.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycolyse_etape10.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* NicolasGrandjean

Fichier:Glycolyse.gif *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Glycolyse.gif> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Bapt1steD

Fichier:Fermenting.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Fermenting.jpg> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* SilkTork on enwiki

Fichier:Grape-symbol.svg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Grape-symbol.svg> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Petr.adamek

Fichier:NCI Visuals Food Beer.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:NCL_Visuals_Food_Beer.jpg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Len Rizzi (photographer)

Fichier:Chocolat.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Chocolat.png> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* User:Aka

Fichier:Leaf 1 web.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Leaf_1_web.jpg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Ies, Ranveig, Red devil 666, Rocket000, WeFt, Überraschungsbilder

Fichier:Image-Thylakoid membrane (fr).jpg *Source:* [http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Image-Thylakoid_membrane_\(fr\).jpg](http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Image-Thylakoid_membrane_(fr).jpg) *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Original uploader was Tameeria at en.wikipedia

Fichier:HatchSlackpathway2.svg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:HatchSlackpathway2.svg> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* User:Adenosine, User:Jamouse

Fichier:Icône botanique01.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Icône_botanique01.png *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Korrikan, MASSON Vincent, Pixeltoo

image:Mitochondria, mammalian lung - TEM.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Mitochondria,_mammalian_lung_-_TEM.jpg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Louisa Howard

Image:Biological cell.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Biological_cell.svg *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* user:MesserWoland, user:Szczepan1990

Image:Macrophage in the alveolus Lung - TEM.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Macrophage_in_the_alveolus_Lung_-_TEM.jpg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Louisa Howard

Image:Mitochondrie.svg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Mitochondrie.svg> *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* GunnerPoulsen, Ies, MetalGearLiquid, Oxam Hartog, Tatoute, TimVickers, WarX, 6 modifications anonymes

Image:Animal mitochondrion diagram fr.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Animal_mitochondrion_diagram_fr.svg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Ethan Gray, user:LadyofHats

Image:Gtk-dialog-info.svg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Gtk-dialog-info.svg> *Licence:* GNU Lesser General Public License *Contributeurs:* David Vignoni

Image:Eukaryota diversity 2.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Eukaryota_diversity_2.jpg *Licence:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contributeurs:* (originally) various authors, compilation by me

image:Human-gender-neutral.png *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Human-gender-neutral.png> *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:MrKimm

Image:Paramecium.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Paramecium.jpg> *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* w:User:BarfoozBarfooz at the w:Main PageEnglish Wikipedia.

image:Fern.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Fern.jpg> *Licence:* inconnu *Contributeurs:* Ayacop, Farbenfreude, Fir0002, MPF, 1 modifications anonymes

Image:Amanite tue-mouche.JPG *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Amanite_tue-mouche.JPG *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* User:Yug

Fichier:Salmobandeau.jpg *Source:* <http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Salmobandeau.jpg> *Licence:* inconnu *Contributeurs:* Original uploader was Elapied at fr.wikipedia

Fichier:Icône OEV2.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Icône_OEV2.jpg *Licence:* inconnu *Contributeurs:* Elapied

Image:Anabaena spherica2.jpg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Anabaena_spherica2.jpg *Licence:* GNU Free Documentation License *Contributeurs:* Nachcommonsverschieber, 1 modifications anonymes

Fichier:Diagramme d une cellule procaryote fr.svg *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Diagramme_d_une_cellule_procaryote_fr.svg *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* Trduit par Baptiste Deleplace

Fichier:Logo OEV.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Logo_OEV.png *Licence:* inconnu *Contributeurs:* Cody escadron delta

Image:Nucleus ER.png *Source:* http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Fichier:Nucleus_ER.png *Licence:* Public Domain *Contributeurs:* User:Magnus Manske

Licence

Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported
<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>

www.tunisie-etudes.info

Ce document a été téléchargé depuis
www.tunisie-etudes.info

Des documents gratuits, devoirs, examens, cours, exercices,
corrigés... Ainsi que toute une rubrique pour vous aider à
trouver un emploi sans oublier les avis de concours en
direct

Notre page Twitter :

<http://www.twitter.com/TunisieEtudes>

Notre page FaceBook :

<http://www.facebook.com/TunisieEtudes>

The screenshot shows the homepage of Tunisia-études.info. At the top, there is a navigation bar with the site name 'TUNISIE-ETUDES.INFO' and three menu items: 'Tous les documents', 'BAC', and 'Avis de co'. Below this is a 'Newsflash' section with a decorative blue background and a text box that reads: 'Tunisie-etudes.info vous aide dans votre préparation pour le concours de l'ENA. Documents de préparation pour le concours national tunisien de l'ENA'. A 'Home' button is visible below the newsflash. On the left side, there is a 'Main Menu' with a list of links: Home, News, Web Links, Documents, Primaire, Collège, Secondaire, and Supérieur. The main content area features a 'BIENVENUE SUR TUNISIE-ETUDES.INFO' section with a sub-heading 'Avis de concours', 'Écrit par Administrateur', and a date 'Mercredi, 20 Janvier 2010 08:47'. The text below reads: 'Accéder aux derniers avis de concours publier par les entreprises tunisiennes au jour le jour directement sur votre site'. There is a link for 'Avis de concours en direct'. At the bottom of this section, there are links for 'Accès aux documents' and 'Retrouvez nous sur FaceBook'.

Merci d'avoir choisi www.tunisie-etudes.info
Bonne lecture et bon travail

www.tunisie-etudes.info – www.algointro.info