

BIOCHIMIE GÉNÉRALE

BIOCHIMIE GÉNÉRALE

Cours et questions de révision

Jacques-Henry Weil

Professeur honoraire
de l'université de Strasbourg

Avec la collaboration de

Johan Auwerx, Hubert Becker, Yves Boulanger, Nassim Dali-Youcef,
Didier Devys, Catherine Florentz, Valérie Fritsch, Claude Kedingler,
Isabelle Lelong-Rebel, Marc Le Maire, Jean Montreuil, Willy Morelle,
Maurice Offner, Pierre Oudet, Sébastien Pfeffer, Gérard Rebel,
Jean-Michel Rossignol, Jean-Luc Souciet, James Stevenin, Éric Westhof

11^e édition

DUNOD

Illustration de couverture : *Anémone pulsatile*, © Christelle Daubignard

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>		<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
--	--	--

© Dunod, Paris, 2009

© Dunod, 2019 pour la nouvelle présentation

11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff

© Masson, Paris, 1970 pour la 1^{ère} édition

www.dunod.com

ISBN 978-2-10-080769-7

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION À LA ONZIÈME ÉDITION	XXI
PRÉFACE À LA PREMIÈRE ÉDITION	XXIII
CHAPITRE 1. AMINOACIDES, PEPTIDES, PROTÉINES STRUCTURES ET PRINCIPALES PROPRIÉTÉS	1
AMINOACIDES	2
I. Classification des α -aminoacides	2
1. α -aminoacides non polaires ou hydrophobes	2
2. α -aminoacides polaires ou hydrophiles	4
3. Autres aminoacides	6
II. Principales propriétés physiques des aminoacides	6
1. Isomérisation optique	6
2. Absorption dans l'ultraviolet	7
3. Ionisation	8
III. Principales propriétés chimiques des aminoacides	13
1. Réactions dues à la présence du carboxyle	13
2. Réactions dues à la présence du groupement aminé	13
3. Réactions nécessitant la présence simultanée d'un carboxyle et d'une amine sur le carbone α	15
4. Propriétés des chaînes latérales R	16
STRUCTURE PRIMAIRE DES PEPTIDES ET DES PROTÉINES	17
I. Composition en aminoacides	17
1. Hydrolyse des protéines	17
2. Analyse des aminoacides	17
3. Expression des résultats	19
II. Séquence des aminoacides	20
1. Détermination des aminoacides terminaux	20
2. Problème du nombre de chaînes peptidiques	22
3. Détermination de l'ordre d'enchaînement des aminoacides	23
4. Résultats	23
PEPTIDES	24
I. Classification	24

Table des matières

II. Nomenclature	24
III. Obtention et purification	25
IV. Étude de quelques peptides ayant une importance biologique	25
1. <i>Glutathion</i>	25
2. <i>Hormones peptidiques</i>	25
3. <i>Peptides ayant une activité antibiotique</i>	28
Exercices	29
CHAPITRE 2. PROTÉINES	31
CONFORMATION TRIDIMENSIONNELLE DES PROTÉINES	31
I. Liaisons intervenant dans la structure spatiale des protéines	31
1. <i>Liaison disulfure (ou pont disulfure)</i>	31
2. <i>Liaison ionique (ou saline)</i>	31
3. <i>Liaison hydrogène</i>	32
4. <i>Liaison hydrophobe</i>	32
II. Structure secondaire des protéines	32
1. <i>Propriétés spatiales de la liaison peptidique</i>	32
2. <i>État étiré ou structure en feuillets plissés β</i>	33
3. <i>État hélicoïdal ou hélice α</i>	33
4. <i>Pelote statistique ou boucle</i>	34
5. <i>Coude β</i>	35
III. Structure tertiaire des protéines	35
IV. Structure quaternaire des protéines	36
DÉNATURATION DES PROTÉINES	37
DÉTERMINISME DE LA CONFORMATION TRIDIMENSIONNELLE	37
PRINCIPALES PROPRIÉTÉS DES PROTÉINES	38
I. Solubilité	38
1. <i>Influence des électrolytes</i>	38
2. <i>Influence du pH</i>	39
3. <i>Influence des solvants organiques</i>	39
II. Masse moléculaire	39
1. <i>Filtration sur gel de dextrane</i>	40
2. <i>Électrophorèse sur gel de polyacrylamide</i>	40
3. <i>Spectrométrie de masse</i>	41
4. <i>Résultats</i>	41
III. Caractère amphotère	41
IV. Pression osmotique	45

ISOLEMENT, FRACTIONNEMENT ET PURIFICATION DES PROTÉINES	46
CLASSIFICATION DES PROTÉINES	47
I. Classification en fonction de la forme des molécules	47
1. <i>Protéines fibreuses</i>	47
2. <i>Protéines globulaires</i>	48
II. Classification en fonction de la solubilité	48
III. Classification en fonction de la composition	49
1. <i>Phosphoprotéines</i>	49
2. <i>Glycoprotéines</i>	49
CHROMOPROTÉINES	50
I. Classification	50
1. <i>Chromoprotéines porphyriniques</i>	50
2. <i>Chromoprotéines non porphyriniques</i>	50
II. Hémoglobines	51
1. <i>Structure des hémoglobines</i>	51
2. <i>Propriétés des hémoglobines</i>	57
Exercices	62
CHAPITRE 3. ENZYMES ET CATALYSE ENZYMATIQUE	65
CATALYSE	65
I. Constante d'équilibre et variation d'énergie libre d'une réaction	65
II. Énergie d'activation et rôle des catalyseurs	66
STRUCTURE DES ENZYMES	68
I. Nature protéique	68
1. <i>Structure monomérique ou polymérique</i>	68
2. <i>Site actif des enzymes</i>	69
II. Cofacteurs	70
1. <i>Ions métalliques</i>	70
2. <i>Groupements prosthétiques ou coenzymes vrais</i>	71
3. <i>Coenzymes mobiles ou cosubstrats</i>	71
4. <i>Relation entre vitamines et coenzymes</i>	72
SPÉCIFICITÉ DE L'ACTION ENZYMATIQUE	72
I. Spécificité liée à la réaction	72
II. Spécificité liée au substrat	72
1. <i>Spécificité liée à la nature de la liaison</i>	73
2. <i>Spécificité de groupe</i>	74
3. <i>Spécificité absolue pour un seul substrat</i>	75
4. <i>Stéréospécificité</i>	75

Table des matières

CLASSIFICATION DES ENZYMES	77
1. <i>Oxydoréductases</i>	78
2. <i>Transférases</i>	78
3. <i>Hydrolases</i>	79
4. <i>Lyases</i>	80
5. <i>Isomérases</i>	80
6. <i>Ligases ou synthétases</i>	80
Exercices	82
CHAPITRE 4. CINÉTIQUE ET MÉCANISMES DES RÉACTIONS ENZYMATIQUES	83
CINÉTIQUE ENZYMATIQUE	83
I. Ordre de réaction	83
1. <i>Réaction du premier ordre</i>	83
2. <i>Réaction du second ordre</i>	84
II. Vitesse initiale de la réaction du premier ordre	85
III. Application de ces principes à la réaction enzymatique	85
1. <i>Les deux étapes</i>	85
2. <i>Vitesse initiale</i>	86
3. <i>Représentations graphiques</i>	88
IV. Influence de différents paramètres sur la vitesse initiale	89
1. <i>Influence de la température</i>	89
2. <i>Influence du pH</i>	90
V. Différents types d'inhibiteurs	94
1. <i>Inhibiteur compétitif</i>	94
2. <i>Inhibiteur non compétitif</i>	97
3. <i>Autres inhibiteurs</i>	98
MÉCANISMES DES RÉACTIONS ENZYMATIQUES	99
I. Mécanismes de la catalyse	99
II. Rôles des cofacteurs ou coenzymes	100
ENZYMES ALLOSTÉRIQUES	101
I. Propriétés générales	101
1. <i>Vitesse initiale et coopérativité</i>	101
2. <i>Enzymes et effecteurs allostériques</i>	102
3. <i>Structure oligomérique</i>	102
II. Modèles moléculaires	103
1. <i>Le modèle concerté</i>	103
2. <i>Le modèle séquentiel</i>	103
III. Cinétique d'une enzyme allostérique	104
1. <i>Effecteurs de type K</i>	104
2. <i>Effecteurs de type V</i>	104

IV. Transition allostérique et modification covalente	105
ANNEXE : STRUCTURE ET MODE D'ACTION DES PRINCIPAUX COENZYMES	106
I. Coenzymes d'oxydoréduction	106
1. <i>Nicotinamide-adénine-dinucléotide ou NAD</i>	106
2. <i>Nicotinamide-Adénine-Dinucléotide-Phosphate ou NADP</i>	107
3. <i>Flavine-nucléotides (FMN et FAD)</i>	107
4. <i>Ferro-porphyrines</i>	107
5. <i>Acide lipoïque</i>	109
II. Coenzymes transfert de groupements	109
1. <i>Thiamine-PyroPhosphate (TPP) ou cocarboxylase.</i>	109
2. <i>Coenzyme A ou coenzyme d'acylation</i>	109
3. <i>Acide tétrahydrofolique ou FH₄</i>	110
4. <i>S-adénosyl-méthionine</i>	110
5. <i>Biotine</i>	110
6. <i>Phosphate de pyridoxal</i>	110
7. <i>Cobalto-cobalamine</i>	112
Exercices	113
CHAPITRE 5. MEMBRANES BIOLOGIQUES	115
BIOCHIMIE DES MEMBRANES ET TRANSPORTS MEMBRANAIRES	115
I. Introduction	115
II. Lipides membranaires	117
1. <i>Composition lipidique des membranes</i>	118
2. <i>Asymétrie transversale de composition lipidique</i>	120
3. <i>Liposomes : applications thérapeutiques</i>	121
III. Protéines membranaires : aspects structuraux	122
1. <i>Nature et propriétés des détergents</i>	122
2. <i>Solubilisation des membranes par les détergents non dénaturants ; reconstitution des protéines purifiées</i>	124
3. <i>Structure des protéines membranaires</i>	126
IV. Dynamique structurale	132
1. <i>Fusion membranaire</i>	132
2. <i>Fluidité (viscosité) des membranes</i>	136
3. <i>Diffusion latérale et domaine de diffusion</i>	138
V. Transports spontanés : transport passif, transport facilité	139
1. <i>Transport passif</i>	139
2. <i>Transport facilité</i>	140
VI. Transports actifs : ATPases membranaires et transports actifs secondaires	147
1. <i>ATPases membranaires</i>	147
2. <i>Transports actifs secondaires</i>	150

Table des matières

BIOÉNERGÉTIQUE CELLULAIRE ET MEMBRANAIRE	154
I. Variation d'enthalpie libre, travail et spontanéité des transformations	154
II. Couplages énergétiques	158
1. <i>Réaction chimique et travail chimique</i>	158
2. <i>Transport et travail osmotique</i>	160
3. <i>Couplage de deux réactions chimiques</i>	161
4. <i>Couplages faisant intervenir un transport</i>	162
III. Rôle central de l'ATP	163
1. <i>Synthèse d'ATP au cours de la glycolyse</i>	164
2. <i>Cycle de Krebs et formation des équivalents réducteurs</i>	168
IV. Phosphorylation oxydative mitochondriale	170
1. <i>Chaîne membranaire mitochondriale de transfert d'électrons</i>	172
2. <i>ATPsynthase</i>	179
V. Phosphorylation oxydative bactérienne	184
VI. Photophosphorylation et photosynthèse	184
1. <i>Excitation des chlorophylles</i>	184
2. <i>Antennes et centres réactionnels</i>	185
3. <i>Bactéries photosynthétiques : photophosphorylation</i>	186
4. <i>Chloroplastes et photosynthèse</i>	187
Exercices	190
CHAPITRE 6. STRUCTURE DES GLUCIDES ET DES GLYCOPROTÉINES	193
STRUCTURE DES GLUCIDES	193
oses	193
I. Isomérisation des oses	194
1. <i>Aldoses</i>	195
2. <i>Cétooses</i>	196
II. Structure cyclique des oses	197
III. Différents types d'oses	202
1. <i>Oses « neutres »</i>	202
2. <i>Osamines</i>	203
3. <i>Acides uroniques</i>	203
4. <i>Acides sialiques</i>	204
IV. Composés dérivés des oses	204
1. <i>Acide L-ascorbique (vitamine C)</i>	204
2. <i>Polyalcools (ou polyols)</i>	205
V. Nomenclature des oses	206

VI. Propriétés chimiques des oses	206
1. Formation d'esters	206
2. Alkylation	207
3. Oxydation des oses	207
4. Action des acides concentrés	208
5. Action de la phénylhydrazine	208
6. Action des alcools	209
OSIDES	209
I. Holosides	209
1. Diholosides	209
2. Triholosides	212
3. Polyholosides	212
II. Hétérosides	216
GLYCOCONJUGUÉS	216
I. Les constituants monosaccharidiques	216
II. Les protéoglycannes	217
1. Les GAG de structure	217
2. Les GAG de sécrétion (l'héparine)	218
III. Les peptidoglycannes	218
IV. Les glycoprotéines	219
1. Les différents types de glycosylation	219
2. Structures des chaînes glycaniques des glycoprotéines	220
V. Biosynthèse des glycoprotéines	222
VI. Importance des glycoprotéines	222
VII. Rôle des groupements glycaniques	223
VIII. Glycopathologie des glycoprotéines	224
1. Les glycopathologies congénitales	224
2. Les glycopathologies acquises	225
IX. Glycotechnologies	226
Exercices	227
CHAPITRE 7. MÉTABOLISME DES GLUCIDES	231
DIGESTION ET ABSORPTION DES GLUCIDES	232
1. Digestion des glucides	232
2. Absorption des oses	233
MÉTABOLISME DES OSES	234
1. Phosphorylation du glucose	234
2. Formation du glucose à partir du glucose-6- P	236

Table des matières

SYNTHÈSE ET DÉGRADATION DES POLYOSIDES	236
1. <i>Synthèse du glycogène (glycogénogenèse)</i>	237
2. <i>Dégradation du glycogène (glycogénolyse)</i>	239
GLYCOLYSE	241
I. Réactions de la glycolyse	241
1. <i>Phosphohexose isomérase</i>	241
2. <i>Phosphofructokinase</i>	242
3. <i>Aldolase ou fructose-bisphosphate aldolase</i>	242
4. <i>Glycéraldéhyde-3-P déshydrogénase</i>	244
5. <i>3-Phosphoglycérate kinase</i>	245
6. <i>Phosphoglycérate mutase</i>	245
7. <i>Énolase</i>	246
8. <i>Pyruvate kinase</i>	246
II. Possibilités de transformation de l'acide pyruvique et de réoxydation du NADH en anaérobiose	246
1. <i>Production d'acide lactique</i>	246
2. <i>Fermentation alcoolique</i>	247
3. <i>Formation de l'α-glycérophosphate et du glycérol</i>	247
III. Bilan énergétique de la glycolyse	248
1. <i>En aérobie (voir tableau)</i>	248
2. <i>En anaérobiose</i>	248
IV. Métabolisme des autres oses en relation avec la glycolyse	249
1. <i>Le fructose</i>	249
2. <i>Le mannose</i>	250
3. <i>Le galactose</i>	250
V. Réversibilité de la glycolyse : néoglucogenèse	252
1. <i>Passage de l'acide pyruvique à l'acide phospho-énol-pyruvique</i>	253
2. <i>Passage du fructose-1,6-bis-P au fructose-6-P</i>	256
3. <i>Passage du glucose-6-P au glucose</i>	256
VI. Régulation de la glycolyse	256
1. <i>L'hexokinase</i>	256
2. <i>La phosphofructokinase-1</i>	257
3. <i>La pyruvate kinase</i>	258
DÉCARBOXYLATION OXYDATIVE DE L'ACIDE PYRUVIQUE	259
1. <i>Réaction de décarboxylation</i>	259
2. <i>Réaction d'oxydation</i>	259
3. <i>Formation de l'acétyl-coenzyme A</i>	259
4. <i>Réoxydation de l'acide lipoïque</i>	259
5. <i>Réoxydation du FADH</i>	260
6. <i>Régulation de la pyruvate déshydrogénase</i>	260

CYCLE DE KREBS	262
1. Réactions du cycle de Krebs	262
2. Bilan énergétique	264
3. Formation et décarboxylation de l'acide oxalo-acétique	265
VOIE DES PENTOSE-PHOSPHATES	266
1. Oxydation du glucose-6-(P) en ribulose-5-(P)	267
2. Isomérisation du ribulose-5-(P)	268
3. Interconversions des pentoses-(P) et des hexoses-(P) par transaldolisation et transcétolisation	269
4. Bilan énergétique	270
5. Réversibilité des interconversions	272
PHASE OBSCURE DE LA PHOTOSYTHÈSE : RÉDUCTION DU CO₂ EN GLUCIDES	273
BIOSYTHÈSE DES OSIDES	276
1. À partir des glucides « libres »	276
2. À partir des oses 1-phosphates	276
3. À partir des glycosynucléotides	276
Exercices	282
CHAPITRE 8. STRUCTURE DES LIPIDES	287
I. Acides gras	287
1. Acides gras saturés	287
2. Acides gras désaturés (insaturés)	288
3. Acides gras hydroxylés	289
4. Acides gras ramifiés	289
5. Acides gras à très longue chaîne	290
6. Eicosanoïdes, peroxides	290
7. Autres composés voisins	291
II. Glycérolipides	291
1. Glycérides (acyl-glycérols)	291
2. Glycérophospholipides (phosphatides, phospholipides)	292
3. Bétaïne lipides	294
4. Glycosyldiglycérides	295
5. « Cord Factors »	295
6. N-acyl-éthanolamine	295
III. Sphingolipides	295
1. Sphingomyélines	296
2. Sphingoglycolipides	297
IV. Cérides	298
V. Hydrocarbures	298

Table des matières

VI. Lipides polyisopréniques	298
1. <i>Hydrocarbures polyisopréniques (terpénoïdes)</i>	298
2. <i>Stérols et stéroïdes</i>	300
3. <i>Caroténoïdes</i>	303
4. <i>Quinones à chaîne isoprénique</i>	305
Exercices	307
CHAPITRE 9. MÉTABOLISME DES LIPIDES	309
DIGESTION DES LIPIDES	309
I. Digestion dans la cavité orale	309
II. Digestion stomacale	310
III. Digestion intestinale	310
MÉTABOLISME DES ACIDES GRAS	311
I. Oxydation des acides gras	311
1. <i>Oxydation des acides gras linéaires saturés à nombre pair d'atomes de carbone</i>	311
2. <i>Oxydation des acides gras saturés à nombre impair d'atomes de carbone</i>	315
3. <i>Oxydation des acides gras désaturés</i>	316
4. <i>Peroxydation des acides gras désaturés</i>	316
5. <i>Oxydation des acides gras ramifiés</i>	320
II. Biosynthèse des acides gras	320
1. <i>Synthèse des acides gras saturés</i>	320
2. <i>Synthèse des acides gras désaturés</i>	325
3. <i>Régulation du métabolisme des acides gras</i>	326
MÉTABOLISME DES AUTRES COMPOSÉS LIPIDIQUES	327
I. Métabolisme des glycérolipides	327
1. <i>Synthèse et dégradation des glycérophospholipides</i>	327
2. <i>Synthèse et dégradation des acylglycérols (glycérides)</i>	331
II. Rôle des phospholipides	332
1. <i>Cycle de l'inositol triphosphate</i>	332
2. <i>Régulation de la synthèse du DNA</i>	333
3. <i>Synthèse et catabolisme des N-acyl-éthanolamines</i>	333
III. Biosynthèse des stérols et stéroïdes	333
1. <i>Biosynthèse du cholestérol</i>	333
2. <i>Biosynthèse des acides biliaires</i>	339
3. <i>Formation des autres stéroïdes</i>	340
IV. Cétogenèse	341

V. Métabolisme des sphingolipides	343
1. Synthèse des sphingolipides	343
2. Catabolisme des sphingolipides	343
3. Pathologie des sphingolipides	344
4. Rôle des sphingolipides	344
VI. Cycle des sphingolipides	346
VII. Ancrages des protéines	346
VIII. Effet des lipides sur les propriétés des membranes biologiques	347
IX. Transport des lipides	349
1. Transport intracellulaire	349
2. Transport intertissulaire	349
X. L'obésité, une altération du métabolisme lipidique.	350
XI. Interrelations entre les métabolites glucidique et lipidique	351
1. Transformation des glucides en lipides	351
2. Transformation des lipides en glucides	351
Exercices	354
CHAPITRE 10. STRUCTURE DES NUCLÉOTIDES ET DES ACIDES NUCLÉIQUES	357
I. Pentoses	358
II. Bases azotées	359
1. Bases puriques ou purines substituées	359
2. Bases pyrimidiques ou pyrimidines substituées	360
3. Tautomérie des bases	360
III. Nucléosides	361
IV. Nucléosides-monophosphates	362
V. Nucléosides di- et triphosphates	364
VI. Structure primaire des acides nucléiques	365
VII. Détermination des séquences nucléotidiques	365
1. Hydrolyse des RNA et des DNA	367
2. Détermination de la séquence d'un oligoribonucléotide	370
3. Détermination de la séquence des acides ribonucléiques	371
4. Détermination de la séquence des acides désoxyribonucléiques	373
VIII. La double hélice du DNA	376
IX. Structure secondaire des RNA	381
X. Propriétés physico-chimiques des acides nucléiques	381
XI. Hybridation	384
Exercices	385

Table des matières

CHAPITRE 11. BIOSYNTHÈSE DES NUCLÉOTIDES	387
BIOSYNTHÈSE DES NUCLÉOSIDES-5'-TRIPHOSPHATES	387
I. Biosynthèse des ribonucléosides 5'-triphosphates puriques	388
1. Biosynthèse de novo de l'IMP	388
2. Formation de l'AMP et du GMP à partir de l'IMP	389
3. Utilisation des purines préformées	393
4. Phosphorylation des nucléosides-5'-monophosphates en nucléosides-5'-triphosphates	394
II. Biosynthèse des ribonucléosides-5'-triphosphates pyrimidiques	395
1. Biosynthèse de novo de l'UMP	395
2. Utilisation des pyrimidines préformées	398
3. Formation des ribonucléotides uridyliques et cytidyliques	398
III. Formation des désoxyribonucléosides-5'-triphosphates puriques	399
IV. Formation des désoxyribonucléosides-5'-triphosphates pyrimidiques	400
1. Formation du dUMP	401
2. Méthylation du dUMP en dTMP	401
3. Utilisation de la thymine et de la désoxythymidine	403
ACIDES NUCLÉIQUES ET INFORMATION GÉNÉTIQUE	403
1. Preuves du rôle du DNA comme support de l'information génétique	404
2. Nature protéique des produits de l'expression des gènes. Effets des mutations	405
3. Transferts d'information	406
Exercices	408
CHAPITRE 12. RÉPLICATION DES DNA	411
I. Mécanismes fondamentaux de la réplication	411
1. La réplication est semi-conservative	411
2. La polymérisation des nucléotides est assurée par une DNA polymérase	412
3. La réplication commence à une séquence spécifique du DNA et est bidirectionnelle	415
4. Le modèle du réplicon	416
II. Étapes de la réplication	416
1. Étape d'initiation	417
2. Étape d'élongation	418
3. Étape de terminaison	419
4. En résumé	419
III. Réplication chez <i>Escherichia coli</i>	419
1. Approches expérimentales de la réplication	420
2. Initiation à l'origine de réplication	420

3. Contrôle de l'initiation de la réplication	421
4. Progression de la fourche de réplication	422
5. Terminaison de la réplication	425
IV. Réplication chez les eucaryotes	426
1. DNA polymérases	427
2. Initiation à l'origine de réplication	428
3. Progression de la fourche de réplication	432
4. Étape de terminaison	434
5. Autres protéines impliquées dans la réplication	434
V. Fidélité de la réplication et réparation des lésions	434
1. Activité correctrice des DNA polymérases	435
2. Fidélité et mécanisme de réplication	435
3. Mécanismes de réparation	436
VI. DNA polymérase RNA-dépendante (transcriptase inverse)	437
Exercices	439
CHAPITRE 13. BIOSYNTÈSE ET MATURATION DES RNA	441
I. Polynucléotide-phosphorylase	441
II. RNA polymérases DNA-dépendantes	442
1. Étapes de la transcription	444
2. Inhibiteurs de la transcription	444
3. RNA polymérase bactérienne	445
4. Transcription chez les eucaryotes	456
III. Maturation des produits de transcription	462
1. Maturation des rRNA et tRNA	462
2. Maturation des mRNA eucaryotes	464
IV. RNA réplacase	480
Exercices	483
CHAPITRE 14. BIOSYNTÈSE ET TRANSPORT DES PROTÉINES	485
I. Synthèse de l' aminoacyl-tRNA utilisé par le ribosome pour traduire les codons du RNA messenger	486
1. RNA de transfert (tRNA)	487
2. Enzyme d'activation ou aminoacyl-tRNA synthétase	489
II. Les voies indirectes de synthèse d'un aminoacyl-tRNA qui compensent l'absence d'une aminoacyl-tRNA synthétase	495
III. Étapes ribosomiques de la traduction du RNA messenger	498
1. Ribosomes	498
2. RNA messenger (mRNA)	500
3. Mécanisme de la traduction	502
III. Modifications des protéines	522

Table des matières

IV. Transport des protéines néosynthétisées	524
1. Destinée des protéines synthétisées sur les ribosomes liés	524
2. Destinée des protéines synthétisées sur les ribosomes libres	528
Exercices	531
CHAPITRE 15. CONTRÔLE DE L'EXPRESSION DES GÈNES	535
CONTRÔLE DE L'EXPRESSION GÉNÉTIQUE AU NIVEAU DE LA TRANSCRIPTION	535
I. Systèmes procaryotes	537
1. Initiation de la transcription	537
2. Terminaison de la transcription	549
II. Systèmes eucaryotes	554
1. Modifications au niveau du génome	554
2. Spécialisation des RNA polymérases	563
3. Séquences promotrices particulières (ou signaux particuliers)	563
4. Facteurs de transcription	566
5. Formation des complexes d'initiation de la transcription	570
6. Activation transcriptionnelle	574
7. Répression transcriptionnelle	579
8. Terminaison de la transcription	579
9. Régulation de la transcription en réponse à des signaux extracellulaires	579
10. Obésité, un exemple de maladie neuro-endocrinienne : mécanismes moléculaires et perspectives thérapeutiques	586
11. L'AMP cyclique ou cAMP, un intermédiaire de signalisation aux fonctions multiples	592
CONTRÔLE DE L'EXPRESSION GÉNÉTIQUE AU NIVEAU POST-TRANSCRIPTIONNEL	602
1. Maturation et transport des mRNA	602
2. MicroRNA non codants, interférence et extinction post-transcriptionnelle des gènes (« silencing »)	603
3. Traduction	606
IMPORTANCE DE L'EXPRESSION COORDONNÉE DES GÈNES	608
1. Différenciation et spécialisation cellulaires	608
2. Un exemple de perturbation : l'oncogenèse	610
Exercices	613
CHAPITRE 16. ORGANISATION DU GÉNOME NUCLÉAIRE	615
1. Distribution des gènes	615
2. Familles de gènes	616
3. Séquences répétées	617
4. Conclusion	618

CHAPITRE 17. ORGANISATION ET EXPRESSION DES GÉNOMES DES ORGANITES	619
1. Génomes mitochondriaux	619
2. Génomes chloroplastiques	623
Exercices	625
CHAPITRE 18. ÉTUDE DES GÉNOMES TRANSGÈNE	627
I. Séquençage des génomes	627
II. Identification des gènes	628
III. L'ère postgénomique	630
IV. Transgénèse et organismes génétiquement modifiés (OGM)	633
1. <i>Méthodes de clonage</i>	633
2. <i>Clonage d'un gène spécifique</i>	636
3. <i>Expression des gènes clonés</i>	637
4. <i>Clonage de gènes dans les cellules eucaryotes</i>	638
5. <i>Applications du génie génétique</i>	639
6. <i>Applications cliniques de la technique de « PCR »</i>	645
Exercices	652
CHAPITRE 19. MÉTABOLISME DES COMPOSÉS AZOTÉS	655
I. Réactions générales des aminoacides	656
1. <i>Réactions enzymatiques où le phosphate de pyridoxal est le coenzyme</i>	656
2. <i>Désamination</i>	660
II. Origine des aminoacides dans les organismes vivants	664
1. <i>Synthèse des aminoacides</i>	664
2. <i>Absorption des aminoacides préformés</i>	668
III. Métabolisme des aminoacides	670
1. <i>Métabolisme de la glycine et de la sérine</i>	671
2. <i>Métabolisme des aminoacides soufrés</i>	678
3. <i>Métabolisme des aminoacides dicarboxyliques et de leurs amides</i>	685
4. <i>Métabolisme de la phénylalanine et de la tyrosine</i>	693
IV. Métabolisme protéique	698
1. <i>Notion d'équilibre azoté</i>	698
2. <i>État dynamique des protéines</i>	700
V. Produits d'élimination du métabolisme azoté	701
1. <i>Ammoniac et sels ammoniacaux</i>	702
2. <i>Uréogénèse</i>	702
3. <i>Acide urique</i>	705
4. <i>Catabolisme des porphyrines</i>	710

Table des matières

VI. Intégration des métabolismes protéique, glucidique, lipidique et nucléique	710
Exercices	714
RÉPONSES AUX EXERCICES	717
INDEX	725

INTRODUCTION À LA ONZIÈME ÉDITION

La biochimie est l'étude des réactions chimiques ayant lieu dans les organismes vivants, notamment des réactions de dégradation des substances alimentaires fournissant l'énergie nécessaire aux organismes, et des réactions de transformation ou de biosynthèse permettant la formation des composés dont les cellules ont besoin. La biochimie a connu ces dernières années un essor extraordinaire et les principales découvertes ont eu un retentissement qui a largement dépassé le cercle des spécialistes. À l'heure actuelle, dans la plupart des domaines de la biologie, on s'efforce de saisir les mécanismes de la vie au niveau moléculaire. On comprend ainsi que de nombreux étudiants soient attirés aujourd'hui par la biochimie, quelle que soit la spécialité vers laquelle ils s'orientent. Ceux qui enseignent la biochimie trouvent donc en face d'eux des jeunes gens attirés par la bactériologie, la virologie, la zoologie, la physiologie animale ou végétale, l'embryologie, la génétique, etc. C'est en pensant à ces étudiants, qui n'ont pas tous la même formation au départ et se destinent souvent à des carrières différentes, que nous avons écrit ce livre.

Bien qu'à l'heure actuelle on commence à connaître, dans un certain nombre de cas, les différences qui existent du point de vue biochimique entre les divers types d'organismes vivants, ce livre n'est pas conçu dans l'optique de la biochimie comparée. Au contraire, en choisissant ce que nous allons présenter, nous nous sommes efforcés de retenir surtout ce qui est général — d'où le titre de cet ouvrage — de manière à donner une vision aussi unitaire que possible de la biochimie. Il est important, en effet, que l'étudiant saisisse avant tout les aspects fondamentaux de la biochimie; une fois ces bases acquises, il lui sera possible par la suite, en fonction de son orientation, de s'intéresser plus particulièrement à certains organismes, à certains tissus ou à certains domaines du métabolisme; bref, il pourra se spécialiser, et nous serions comblés si ce livre lui donnait le goût de la biochimie et l'envie d'en savoir davantage.

Pour maintenir ce livre dans des limites raisonnables, nous avons souvent été amenés à simplifier, voire à schématiser, et certains domaines de la biochimie n'ont pas été développés. Nos collègues pourront combler ces lacunes et approfondir dans leurs cours certains aspects qu'ils jugent importants. En outre, il paraît régulièrement des monographies où divers aspects de la biochimie moderne sont étudiés et développés par des spécialistes, et l'on a intérêt à consulter ces monographies lorsqu'on s'intéresse à un domaine particulier de la biochimie. Ce livre doit donc être considéré comme une introduction à la biochimie et permettre à l'étudiant déjà muni de quelques notions fondamentales de chimie, de physique et de biologie, d'aborder cette discipline et d'acquérir une vue d'ensemble de la chimie biologique.

La onzième édition de *Biochimie générale* a pu voir le jour grâce à la bonne volonté des collègues qui avaient participé à l'élaboration de l'édition précédente, auxquels sont venus s'adjoindre plusieurs nouveaux coauteurs. Monsieur Willy MORELLE a pris la relève de Monsieur Jean MONTREUIL pour les mises à jour des chapitres 6 à 7 et a ajouté quelques exercices supplémentaires à la fin de ces deux chapitres, Monsieur Éric WESTHOF et Madame Valérie FRITSCH ont revu le chapitre 10, Monsieur James STEVENIN a mis à jour les paragraphes traitant des processus de maturation des acides ribonucléiques au chapitre 13, Monsieur Hubert BECKER a pris la relève de Madame Catherine FLORENTZ pour remettre à jour le chapitre 14, Monsieur Sébastien PFEFFER a actualisé les pages consacrées aux petits acides ribonucléiques non codants et à l'extinction post-transcriptionnelle de l'expression des gènes au chapitre 15 et Monsieur Jean-Luc SOUCIET a mis à jour les pages traitant de l'étude des génomes aux chapitres 16 et 18.

Tous les coauteurs, anciens et nouveaux, ont accepté, malgré leurs nombreuses occupations, de revoir les parties du livre relevant de leurs compétences et de rédiger les remises à jour et/ou les compléments nécessaires pour tenir compte des nouvelles connaissances acquises dans les différents domaines de la biochimie. Je les remercie très vivement de l'avoir fait, et ce dans les délais fixés par l'éditeur.

J.-H. WEIL

PRÉFACE À LA PREMIÈRE ÉDITION

L'étude des mécanismes de la vie au niveau moléculaire représente l'un des chapitres les plus passionnants de la science moderne. La description de ces mécanismes représente le domaine de la biochimie. Cette dernière connaît un développement considérable, et nombreux sont ceux qui désirent en faire leur spécialité.

La connaissance de la biochimie est devenue indispensable au biologiste. Quelle que soit sa spécialité, il doit toujours avoir présents à l'esprit les mécanismes moléculaires fondamentaux de la vie pour comprendre les phénomènes qu'il observe au niveau des systèmes biologiques complexes, que ce soit à l'échelle cellulaire ou à celle de l'organisme entier.

Enfin, il est permis, au moment où les progrès de la biologie risquent d'avoir des répercussions importantes sur la vie de l'Homme, de penser que les aspects les plus fondamentaux des mécanismes biochimiques doivent faire partie du bagage de culture générale de scientifiques qui n'ont pas l'intention de faire de la biologie leur spécialité.

Pour se familiariser avec les éléments de base de cette discipline, un ouvrage d'introduction à la biochimie générale apparaissait indispensable, qui se plaçât entre les deux extrêmes d'une simplification trop grande et d'une spécialisation trop poussée.

L'ouvrage de Jacques-Henry WEIL, professeur de biochimie à l'université Louis-Pasteur de Strasbourg, répond à ce besoin en évitant ces deux écueils. Il a su présenter d'une manière simple et claire l'essentiel des aspects tant structuraux que dynamiques de la biochimie, en les imbriquant étroitement, de manière à éviter la division pédagogiquement néfaste entre biochimie structurale et métabolique. L'auteur a le souci constant de faire comprendre les interrelations entre les diverses voies métaboliques. Il termine son ouvrage par un exposé, remarquable par sa clarté, des mécanismes de régulation des phénomènes biochimiques.

Cet ouvrage devrait donner à ses lecteurs une vision synthétique de la biochimie. Puisse-t-il susciter parmi les étudiants de nombreuses vocations.

Professeur J.-P. EBEL

AMINOACIDES, PEPTIDES, PROTÉINES STRUCTURES ET PRINCIPALES PROPRIÉTÉS¹

1

PLAN

Aminoacides

Structure primaire des peptides et des protéines

Peptides

Le terme « *protéine* » vient d'un mot grec signifiant « *de première importance* » ou « *qui tient la première place* ». En effet, les protéines sont des constituants extrêmement importants des cellules vivantes, tant d'un point de vue quantitatif (elles représentent en général plus de la moitié du poids sec des cellules), que du point de vue qualitatif, car à côté des protéines dites structurales on trouve des protéines ayant un rôle biologique capital, en particulier les enzymes, catalyseurs biologiques indispensables au déroulement des réactions dans les cellules des organismes vivants.¹

Toutes les protéines contiennent les quatre éléments : C, H, O et N ; beaucoup contiennent du soufre, certaines renferment du phosphore. La teneur en azote des protéines est en général aux alentours de 16 % (en masse), de sorte qu'après avoir isolé des protéines on peut en estimer la quantité approximative par un simple dosage d'azote.

Les protéines sont de grandes molécules, des *macromolécules*, formées par la condensation d'un grand nombre d'unités (de 50 environ à plusieurs milliers) appelées *aminoacides* ou *acides aminés*. On distingue deux grands groupes de protéines :

- les *holoprotéines*, constituées uniquement par des enchaînements d'aminoacides ;
- les *hétéroprotéines*, ou *protéines conjuguées*, qui comportent — outre un ou plusieurs enchaînements d'aminoacides — un *groupement prosthétique* de nature très diverse.

1. Avec la collaboration de Y. BOULANGER.

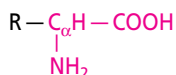
AMINOACIDES

Comme leur nom l'indique, ils comportent une fonction acide carboxylique et une fonction amine. Dans le monde vivant, on distingue deux catégories.

La première comprend vingt α -aminoacides constitutifs de *toutes* les protéines ; les fonctions amine et carboxyle sont donc portées par le même atome de carbone dit α .

La deuxième rassemble tous les autres aminoacides, ceux que l'on trouve à l'état libre et qui jouent souvent un rôle métabolique important (voir plus loin) et ceux rencontrés dans certains «petits» peptides (moins de vingt aminoacides) fabriqués par des micro-organismes ou des plantes seulement.

La première catégorie (sauf la proline, voir plus loin) répond à la formule générale :



Les vingt α -aminoacides constitutifs des protéines jouent également des rôles métaboliques importants en tant que précurseurs d'autres constituants cellulaires. Ils peuvent être classés soit *selon leur nature chimique*, soit *selon le caractère hydrophile ou hydrophobe de leur chaîne latérale R*. C'est ce second mode qui est décrit dans le paragraphe suivant (fig. 1-1).

I. Classification des α -aminoacides

La figure 1-1 donne, outre les formules des différentes chaînes latérales, les noms et abréviations usuelles des aminoacides. L'abréviation peut être à trois lettres, généralement les trois premières lettres du nom, ou à une lettre, et dans ce cas, elle peut être arbitraire : en effet, plusieurs noms d'aminoacides peuvent avoir la même initiale, et il a donc fallu attribuer à certains une lettre symbole ne figurant pas dans le nom. Cette nomenclature à une lettre est systématiquement utilisée dans les banques de données pour ranger dans un minimum d'espace des séquences protéiques qui peuvent contenir plusieurs centaines d'aminoacides (voir plus loin).

1. α -aminoacides non polaires ou hydrophobes

Ce groupe rassemble les aminoacides à chaîne latérale exclusivement hydrocarbonée, aliphatique ou aromatique, avec, par ordre croissant de complexité structurale, la *glycine* (acide α -amino-acétique), l'*alanine* (acide α -amino-propionique), la *valine* (acide α -amino-isovalérique), la *leucine* (acide α -amino-isocaproïque), l'*isoleucine* (acide α -amino- β -méthyl-valérique), la *phénylalanine* (acide α -amino- β -phényl-propionique) et le *tryptophane* (acide α -amino- β -indolyl-propionique).

Bien que dépourvue de chaîne latérale (R=H), la glycine figure dans ce groupe à cause du caractère non polaire de la liaison C—H.

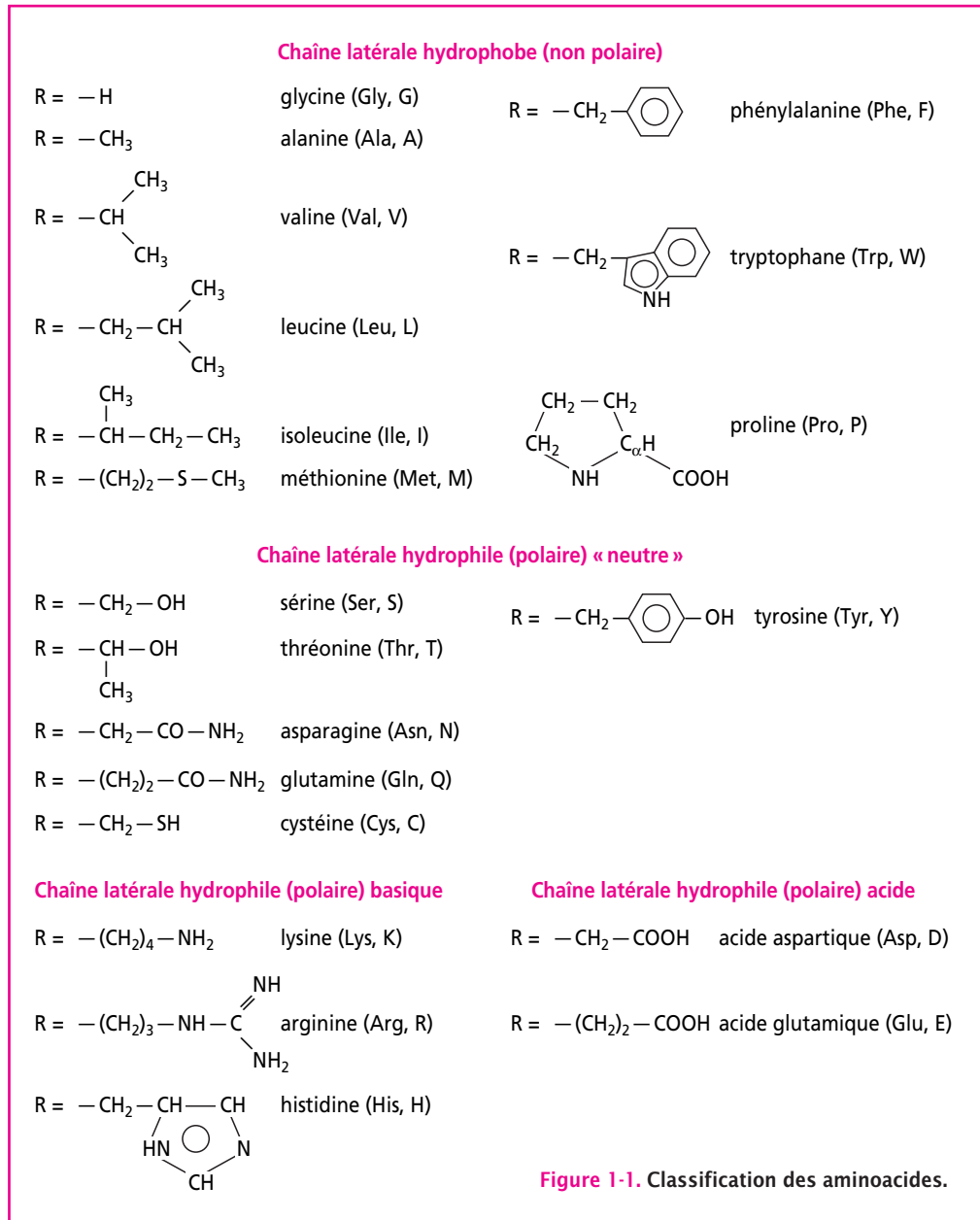


Figure 1-1. Classification des aminoacides.

Y figure également la méthionine (acide α -amino- γ -méthyl-mercapto-butyrrique) : en effet, la liaison C—S est non polaire en chimie. De plus, l'atome de soufre occupe le même volume spatial qu'un méthylène (CH₂), et la chaîne latérale de cet aminoacide a donc un caractère hydrophobe comparable à celui de la

leucine ou de l'isoleucine. Toutefois, cet atome de soufre possède deux doublets électroniques libres, ce qui lui confère la capacité de donner des liaisons de coordination avec des ions métalliques, comme nous le verrons à propos de certaines protéines (cytochromes). C'est également un accepteur de liaisons hydrogène.

Enfin, une mention spéciale doit être faite à propos de la *proline*¹ (acide pyroglutamine-2-carboxylique), le seul à posséder une fonction amine *secondaire* et non primaire. C'est un α -aminoacide N-substitué. Son classement dans ce groupe se justifie par le caractère hydrophobe des trois méthylènes de son hétérocycle saturé.

2. α -aminoacides polaires ou hydrophiles

A. Chaîne latérale hydrophile neutre

Comme précédemment, on trouve dans cette catégorie des aminoacides à chaîne latérale aliphatique ou aromatique : la *sérine* (acide α -amino- β -hydroxy-propionique), la *thréonine* (acide α -amino- β -hydroxy-butérique), l'*asparagine* (acide α -amino- β -amido-propionique), la *glutamine* (acide α -amino- γ -amido-butérique) et la *tyrosine* qui est une para-hydroxy-phénylalanine (acide α -amino- β -[para-hydroxy-phényl]-propionique).

Bien que la liaison C—S soit non polaire, la *cystéine* (acide α -amino- β -mercapto-propionique) est classée ici en raison du caractère fortement polaire de son groupement *thiol* (SH) : c'est en effet un donneur de liaisons hydrogène.

Les groupements *thiol* de la *cystéine* et *phénol* de la *tyrosine* peuvent s'ioniser négativement par perte d'un proton en milieu alcalin : ces deux aminoacides pourraient donc être classés dans le sous-groupe C (voir plus loin).

B. Chaîne latérale hydrophile basique

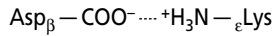
Cette deuxième catégorie d'aminoacides hydrophiles contient deux aminoacides à chaîne latérale aliphatique, la *lysine* (acide α, ϵ -diamino-caproïque) et l'*arginine* (acide α -amino- δ -guanido-valérique) ainsi qu'un aminoacide aromatique, l'*histidine* (acide α -amino- β -imidazolyl-propionique). Les fonction ϵ -amino (lysine) et δ -guanido (arginine) et le noyau hétérocyclique imidazole (histidine) peuvent chacun s'ioniser positivement par fixation d'un proton, comme nous le verrons plus loin.

C. Chaîne latérale hydrophile acide

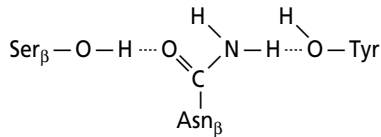
Dans ce dernier groupe, on trouve deux aminoacides aliphatiques, les acides *aspartique* (acide α -amino-succinique) et *glutamique* (acide α -amino-glutarique) dont les groupements respectifs β - et γ -*carboxyliques* peuvent s'ioniser négativement par perte d'un proton.

1. Dans certains ouvrages on trouve l'expression « imino-acide », elle n'est pas correcte, car une imine est caractérisée par un groupement $\begin{array}{c} >C=NH, \text{ et non pas } \begin{array}{c} C \\ > \\ C \end{array} >NH. \end{array}$

Cette classification est très utile en terme de structure tridimensionnelle des protéines (voir plus loin). En effet, les aminoacides à chaîne latérale non polaire ont tendance à s'associer pour donner des liaisons de type Van der Waals par exclusion des molécules d'eau de leur voisinage spatial. Par contre, ceux dont la chaîne latérale est polaire s'associeront par liaisons ionique ou hydrogène :



liaison ionique



liaison hydrogène

Il faut toutefois noter que cette division en deux groupes, hydrophobes et hydrophiles, est quelque peu arbitraire, comme nous avons pu le voir à propos du soufre de la méthionine et du thiol de la cystéine. En effet, la chaîne latérale polaire de la lysine contient quatre méthylènes apolaires, et le noyau benzénique de la tyrosine est également hydrophobe. Inversement, le noyau indole très hydrophobe du tryptophane contient un NH donneur de liaisons hydrogène.

Tableau 1-1. Abréviations des aminoacides.

Aminoacide	Abréviations	
	à 3 lettres	à 1 lettre
Alanine	ALA	A
Arginine	ARG	R
Acide aspartique	ASP	D
Asparagine	ASN	N
Cystéine	CYS	C
Acide glutamique	GLU	E
Glutamine	GLN	Q
Glycine	GLY	G
Histidine	HIS	H
Isoleucine	ILE	I
Leucine	LEU	L
Lysine	LYS	K
Méthionine	MET	M
Phénylalanine	PHE	F
Proline	PRO	P
Sérine	SER	S
Thréonine	THR	T
Tryptophane	TRP	W
Tyrosine	TYR	Y
Valine	VAL	V

3. Autres aminoacides

À côté de ces vingt α -aminoacides constitutifs de toutes les protéines, on trouve de nombreux autres aminoacides, soit à l'état libre et ils jouent alors un rôle métabolique important (par exemple, l'ornithine et la citrulline dans l'uréogénèse, chapitre 19), soit dans des peptides de petite taille (moins de vingt aminoacides) synthétisés par des micro-organismes ou des plantes.

Ainsi, par exemple dans les polypeptides toxiques de l'Amanite phalloïde, on trouve de l'hydroxyleucine et de l'allothréonine (voir Isomérisation optique); et dans divers peptides cycliques à activité antibiotique (tyrocidines, gramicidines, bacitracines) isolés de certaines bactéries, on trouve de l'ornithine (voir fig. 1-17).

Il faut noter que dans cette deuxième catégorie d'aminoacides non constitutifs des protéines, on trouve aussi bien des α -aminoacides (ornithine) que des « non α »-aminoacides (acide γ -aminobutyrique, β -alanine, chapitre 19) où les deux fonctions amine et carboxyle sont portées par des atomes de carbone différents.

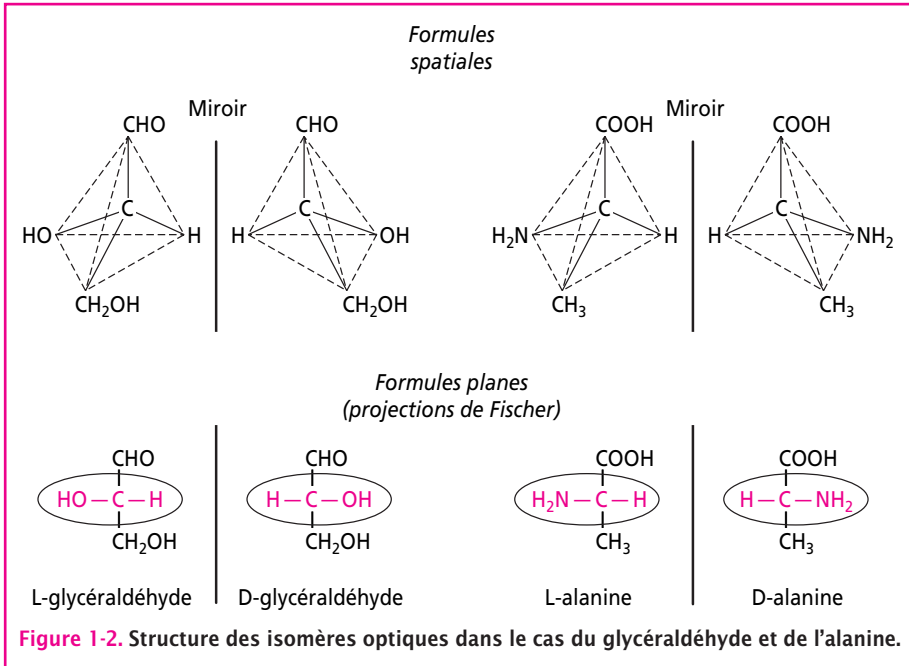
Signalons enfin qu'après sa biosynthèse (chapitre 14), une protéine peut subir un certain nombre de modifications enzymatiques, dites post-traductionnelles, qui vont changer la structure chimique du radical R. On trouvera alors dans la protéine des aminoacides dits modifiés. Par exemple dans le collagène on trouve, à côté de la proline, la *4-hydroxyproline*.

Il y a quelques années, on a trouvé dans certaines protéines un nouvel aminoacide, la *sélénocystéine* : sa structure est celle d'une cystéine dont l'atome de soufre est remplacé par un atome de *sélénium*. On a parlé alors d'un 21^e aminoacide. Les recherches effectuées dans plusieurs laboratoires ont établi qu'il n'existait pas à l'état libre et qu'il était synthétisé enzymatiquement à partir d'une sérine préalablement fixée sur un acide ribonucléique de transfert (voir chapitre 14), donc pendant les étapes précédant la traduction ribosomique de l'acide ribonucléique messager correspondant à la protéine. L'incorporation de sélénocystéine dans une protéine constitue donc une modification *prétraductionnelle*.

II. Principales propriétés physiques des aminoacides

1. Isomérisation optique

Tous les aminoacides, à l'exception de la glycine qui a deux H sur le carbone α , ont un carbone α asymétrique (les quatre valences sont liées à des atomes ou à des groupements différents). Comme on le voit sur la figure 1-2, on peut donc — par exemple dans le cas de l'alanine — écrire la formule spatiale de deux *isomères optiques* ou *énantiomères* (dont le mélange constitue un *racémique*), non superposables car l'un est l'image de l'autre par rapport à un miroir plan, et dont les propriétés physiques et chimiques sont identiques (sauf le pouvoir rotatoire). On distingue ainsi pour chaque aminoacide un isomère D, et un isomère L, selon que la structure spatiale est identique à celle du D ou du L glycéraldéhyde (dont la configuration absolue est connue). Les formules spatiales sont assez compliquées à écrire, et l'on préfère utiliser les formules planes en projection proposées par Fischer; par convention on écrit les aminoacides de la série D avec le groupe aminé à droite, et ceux de la série L avec le NH_2 à gauche.



Il faut noter que *l'appartenance à la série D ou L n'a absolument rien à voir avec le sens dans lequel l'acide aminé fait dévier le plan de lumière polarisée*. Ce sens peut être spécifié par un signe (+) ou (-) placé devant le nom de l'acide aminé [exemple : L(-) leucine], mais il faut savoir que le pouvoir rotatoire change de sens selon les conditions du milieu et notamment selon le pH.

Les acides aminés constitutifs des protéines sont tous de la série L. Mais dans divers peptides bactériens, notamment ceux qui entrent dans la constitution de la paroi cellulaire, ou encore dans certains peptides doués d'activité antibiotique, on trouve des acides aminés de la série D (voir fig. 1-17).

Par ailleurs, certains acides aminés possèdent un carbone asymétrique supplémentaire dans la chaîne latérale, ce qui augmente les possibilités d'isomérisation ; ainsi pour la thréonine, on aura quatre isomères : L-thréonine (C α L, C β D), D-thréonine (C α D, C β L), L-allothréonine (C α L, C β L) et D-allothréonine (C α D, C β D).

Il faut signaler que les dénominations L et D sont actuellement remplacées en chimie organique par les symboles S (du latin *sinistrum*, gauche) et R (*rectum*, droit). On parlera donc de S-alanine (L) et de R-alanine (D).

2. Absorption dans l'ultraviolet

Les acides aminés présentent une absorption importante aux longueurs d'onde inférieures à 230 nm (2 300 Å) ; en outre, certains d'entre eux absorbent entre 250 et 300 nm en raison de la présence — dans leur chaîne R — de chromophores tels que le noyau phényle (Tyr) ou le noyau indole (Trp) permettant ainsi le dosage spectrophotométrique des protéines.