# Expression de l'information génétique : Code génétique et traduction.

#### I-Définition du code génétique :

La notion de code génétique s'est imposée après qu'il fut établi en 1944 que l'ADN était le support chimique de l'hérédité et en 1953 que sa structure linéaire en double hélice portait sous une forme encore inconnue les instructions génétiques assurant leur transmission de génération en génération. L'idée qu'un nucléotide (une base) de l'ADN pouvait correspondre à un acide aminé d'une protéine fut écartée rapidement car les 4 bases ne pouvaient spécifier que 4 amino-acides alors qu'il en existe 20 dans les protéines.

L'idée nouvelle d'une combinaison de nucléotides s'imposa alors. Le système de triplets de nucléotides représentés par quatre monomères différents, permet 4³=64 combinaisons. 61 de ces combinaisons ou codons signifient la mise en place d'un acide aminé particulier lors de la traduction, les trois combinaisons qui restent correspondent au signal stop.

second letter							
		U	С	А	G		
first letter	U	UUU } Phe UUA } Leu	UCU UCC UCA UCG	UAU Tyr UAC Stop UAG Stop	UGU Cys UGC Stop UGA Stop UGG Trp	DOCO	etter
	С	CUU CUC CUA CUG	CCU CCC CCA CCG	CAU His CAC GAA CAG GIn	CGU CGC CGA CGG	000	
	A	AUU AUC AUA Met	ACU ACC ACA ACG	AAU ASN AAC AAA AAA Lys	AGU Ser AGC AGA AGG Arg	D D Q G	third letter
	G	GUU GUC GUA GUG	GCU GCC GCA GCG	GAU Asp GAC GAA GAG GIU	GGU GGC GGA GGG	⊃ U ∢ 0	
FIGURE 1 : Le code génétique							

## II-Caractéristiques générales du code génétique :

- 1- Le codon est défini par 3 lettres (3bases) : sur les 64 codons disponibles :
- → 3 codons (UAA, UAG, UGA) sont des codons qui ne peuvent pas être traduits en acides aminés. Ce sont des codons NON SENS (STOP).
- → 61 codons pour 20 acides aminés. A l'exception du tryptophane et de la méthionine qui disposent d'un seul codon, les 18 autres acides aminés sont définis, chacun, par plusieurs codons (2 à 6).
- → Le codon AUG qui code pour la méthionine est appelé CODON D'INITIATION.

#### 2- Code universel:

Le code génétique est le même dans tous les organismes aussi bien chez les procaryotes que chez les eucaryotes à l'exception de quelques particularités chez quelques procaryotes et la mitochondrie. Exp : le codon UGA qui est normalement un codon STOP ; il code chez la mitochondrie pour le tryptophane. On peut donc dire que le code génétique est plutôt QUASIUNIVERSEL.

#### 3- Code dégénéré (ou redondant) :

Un même acide aminé peut être codé par plusieurs codons différents. En général, les triplets nucléotidiques codants pour un même acide aminé ne diffèrent que par la troisième base (effet protecteur contre les mutations). Exp:la leucine: CUU, CUC, CUA, CUG.

#### 4- Code non chevauchant:

La partie exprimée en protéine est traduite à partir d'un ARNm triplet par triplet sans chevauchement, chaque nucléotide fait partie d'un seul codon.

## III-Le décryptage du code génétique :

Le décryptage du code génétique est le processus par lequel l'information contenue dans l'ADN est traduite en protéines fonctionnelles. Il repose sur la transcription de l'ADN en ARN messager (ARNm) et la traduction de cet ARNm en acides aminés formant une protéine.

#### IV-Définition de la traduction :

La traduction est le processus de synthèse des protéines par la cellule. Après maturation, l'ARNm est traduit en protéine par l'intermédiaire des ribosomes et de l'ARN de transfert (ARNt). Ces molécules vont lire les codons, amener les acides aminés correspondants et les assembler en protéine.

#### Les composants indispensables à la biosynthèse des protéines comprennent :

**ADN**: Contient l'information génétique nécessaire à la transcription.

**ARN messager (ARNm) :** Copie de l'ADN qui sert de matrice pour la traduction.

#### **Ribosomes:**

Structures cellulaires où s'effectue l'assemblage des protéines. La principale différence entre ribosomes eucaryotes et procaryotes réside dans la taille généralement plus importante des ribosomes eucaryotes (80S), tandis que celle des ribosomes procaryotes (70S) est plus petite. De plus, les ribosomes des cellules procaryotes sont dispersés dans le cytoplasme.

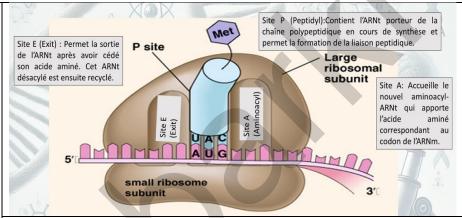


Figure 2: Ribosome.

#### ARN de transfert (ARNt):

Les ARNt sont des acides ribonucléiques simple brin, longs d'environ 75 à 95 nucléotides, que l'on trouve dans le cytoplasme ou dans les organites des cellules vivantes. Ce sont des ARN non codants, transcrits à partir de gènes codés dans le génome. Ils se replient pour adopter une structure complexe comportant plusieurs tiges-boucles dont la structure secondaire (2D) s'organise en feuille de trèfle.

Les ARNt sont ainsi constitués de cinq régions :

Alpha: anticodon (3 nucléotides).

Beta: site de fixation de (AA) 3' qui se termine CCA.

Delta : Branche D. Tau : Branche T.

Rôle:

Transporte les acides aminés vers le ribosome.

Figure 3: Schéma de l'ARNt

Acides aminés : Éléments constitutifs des protéines.

**Facteurs :** d'initiation, d'élongation et de terminaison : Régulent la traduction.

#### L'activation des acides aminés :

L'activation des acides aminés se déroule au niveau cytosolique et non pas sur le ribosome. Chaque AA est attaché de façon covalente à un ARNt spécifique avec consommation d'énergie (ATP). L'enzyme catalysant cette réaction de transfert est une amino-acyl-ARNt-synthétase qui est spécifique d'un seul ARNt.

L'activation des acides aminés se déroule en deux étapes essentielles :

#### 1-Formation d'un aminoacyl-adénylate (AA-AMP) :

Composé formé d'un acide aminé (AA) et d'AMP (suite a l'hydrolyse ATP) qui, au cours de la synthèse des protéines, sert d'intermédiaire dans la formation d'une liaison covalente entre l'acide aminé et l'ARNt.

#### 2-Transfert sur l'ARNt

L'aminoacyl-adénylate transfère l'acide aminé sur le groupe

3'-OH de l'adénosine terminale de l'ARNt spécifique.

Il se forme ainsi un aminoacyl-ARNt prêt à être utilisé dans la traduction.

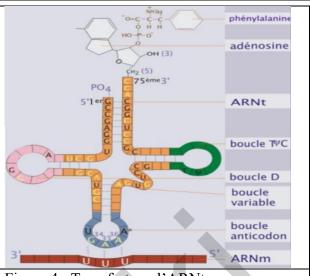


Figure 4: Transfert sur l'ARNt

# V-Les différentes étapes de la traduction d'un ARNm chez eucaryote :

#### 1. Etape d'initiation:

Avant la traduction les ribosomes sont libres dans le cytoplasme sous forme de grande et de petite sous unités, séparées. L'initiation commence par la fixation de la petite sous unité ribosomale sur l'ARNm au niveau du codon initiateur AUG, codant pour la méthionine.

Un ARNt portant l'anticodon AUG, chargé d'une méthionine, vient se fixer ensuite sur l'ARNm. L'initiation nécessite de l'énergie (ATP) et des facteurs d'initiation (eIF : eukaryotic Initiation Factor). L'ensemble ARNt-ARNm-ribosome et les facteurs d'initiation, constitue le complexe pré-initialisation.

#### L'initiation se déroule en plusieurs étapes :

## 1-La formation du complexe de pré-initialisation

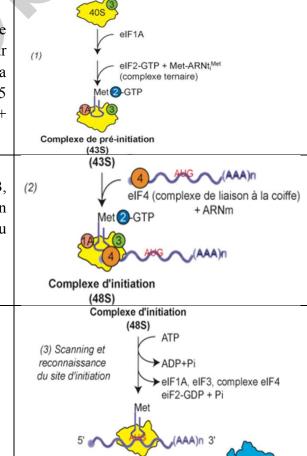
-eIF2 est le facteur d'initiation clé de cette étape. eIF2, lié à une molécule de GTP interagit avec méthionyl-ARNt initiateur (Met-ARNtiMet) pour former un complexe ternaire, qui lie à la sous unité ribosomique 40S, elle-même associée à eIF3 et eIF5 pour former le complexe de pré initialisation 43S. 43S= 40S + +eIF3+eIF5+ eIF2-GTP +Met-ARNtiMet

## 2-La liaison du complexe de pré-initialisation à l'ARNm

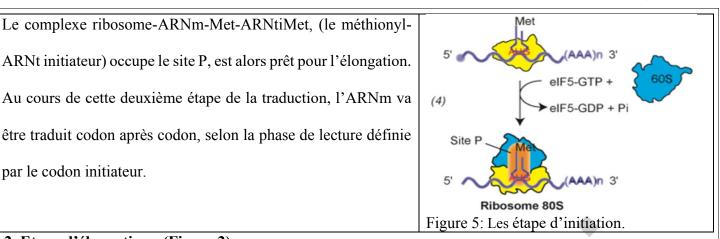
En parallèle, le complexe eIF4 (formé des sous-unités eIF4A, B, E et G) reconnaît la coiffe 5' d'un ARNm à traduire. La fixation du complexe de pré-initiation sur eIF4 conduit à la formation du complexe d'initiation 48S.

# 3-Balayage (scanning) de l'ARNm et reconnaissance du codon d'initiation :

Le complexe d'initiation glisserait le long de l'ARNm dans le sens 5' vers 3', jusqu'à ce que le Met-ARNtiMet reconnaisse un codon d'initiation. Ce mouvement nécessite l'activité hélicase de eIF4A, et par conséquent un apport énergétique sous forme d'hydrolyse d'ATP.



Le complexe ribosome-ARNm-Met-ARNtiMet, (le méthionyl-ARNt initiateur) occupe le site P, est alors prêt pour l'élongation. Au cours de cette deuxième étape de la traduction, l'ARNm va



### 2. Etape d'élongation : (Figure 2)

par le codon initiateur.

L'élongation est le processus itératif d'allongement de la chaîne polypeptidique en cours de synthèse, en suivant la matrice que constitue l'ARNm à traduire. Chaque ajout d'un acide aminé (AA) à la chaîne nécessite l'activité peptidyltransférase du ribosome. L'énergie nécessaire à cette réaction est fournie par l'hydrolyse de deux molécules de GTP par les GTPases EF1α et EF2.

Au site A, la structure du ribosome ménage une cavité où un ARNt chargé par son acide aminé spécifique, et lié au facteur d'élongation EF1α-GTP, peut s'insérer (Figure). Dans cette cavité, l'ARN de transfert chargé portant l'acide aminé suivant à ajouter à la chaîne polypeptidique en cours de synthèse « l'aminoacyl-ARNt n+1 » est orienté de telle sorte que le site anticodon de l'ARNt est placé face à un codon de l'ARNm. Si l'anticodon reconnaît un codon complémentaire, l'aminoacyl-ARNt est stabilisé au site A.

Des remaniements conformationnels entraînent alors une flexion de cet aminoacyl ARNt vers le site P où est positionné le peptidyl-ARNt, de sorte que le résidu n+1 à incorporer se trouve en position d'attaque nucléophile sur le résidu n de la chaîne. Ce mouvement nécessite un apport énergétique, fourni par l'hydrolyse du GTP lié à EF1α. EF1α-GDP est libéré.

La chaîne polypeptidique, qui compte désormais n+1 résidus, se retrouve ainsi transférée sur l'ARNt n+1 au site A. Un nouveau changement conformationnel, promu par l'activité GTPase du facteur EF2, conduit alors au glissement de l'ARNm de trois nucléotides dans le ribosome dans le sens A vers P, ce qui équivaut à un déplacement du ribosome sur l'ARNm dans le sens 5' vers 3'.

Ces mouvements s'accompagnent de la translocation du peptidyl-ARNt du site A vers le site P, et de 1'ARNt n+1 du site P vers le site E.

Au site E, la liaison entre l'ARNt et l'ARNm est déstabilisée, et une ouverture permet la sortie de l'ARNt déchargé vers le cytoplasme.

Ces étapes d'élongation se succèdent de façon récurrente, et ce jusqu'à un site de terminaison de la traduction.

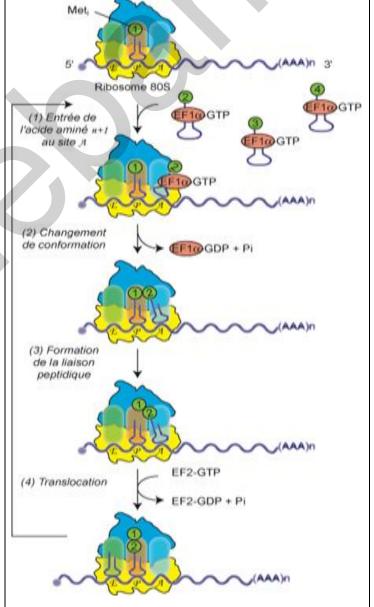


Figure 6 : Mécanismes d'élongation de la traduction chez les Eucaryotes.

#### 3. Terminaison

La terminaison de la traduction est déterminée par l'apparition, dans la séquence de l'ARNm, d'un triplet de nucléotides appelé codon stop. Trois triplets de ce type existent (UGA, UGG et UAG), pour lesquels la cellule ne dispose pas d'ARNt spécifique. Lorsqu'un de ces codons entre au site A du ribosome, l'élongation ne peut se poursuivre.

Le ribosome marque alors une pause, au cours de laquelle le facteur eRF1 (Eukaryotic Release Factor 1), mimant un ARNt, vient occuper le site A (Figure). La GTPase eRF3-GTP se lie à eRF1, et déclenche le clivage du peptidyl-ARNt au site P. La protéine néosynthétisée, eRF1 et eRF3-GDP sont libérés ; les deux sous-unités ribosomiques, le dernier ARNt et l'ARNm se séparent, moyennant l'intervention d'autres facteurs de terminaison.

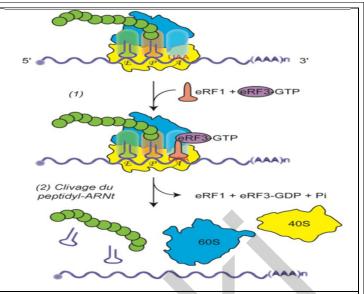


Figure 7: Mécanismes de terminaison de la traduction chez les Eucaryotes

#### V-Les différentes étapes de la traduction d'un ARNm chez les procaryotes :

Chez les procaryotes, la transcription et la traduction peuvent être couplées, la traduction d'une molécule d'ARNm commençant dès que la transcription permet une exposition suffisante à l'ARNm pour la fixation d'un ribosome, avant la fin de la transcription.

La traduction d'un ARN messager (ARNm) chez les procaryotes est un processus fondamental permettant la synthèse des protéines à partir de l'information génétique. Elle se déroule en trois étapes principales : initiation, élongation et terminaison.

#### 1-L'initiation:

**1ère étape :** Correspond à la liaison de l'ARNm à la sous unité 30 S

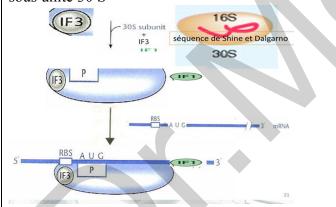


Figure 8.1: L'initiation de la traduction d'un ARNm chez les procaryotes

2ème étape: IF2 fixe une molécule de GTP et une molécule de Formyl-méthionine « fMét-ARNtfMét ».

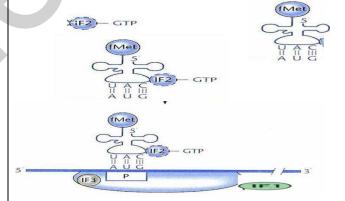
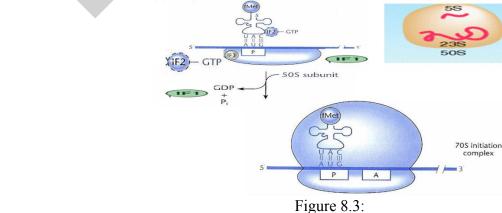


Figure 8.2:

3ème étape : Association de ce complexe avec la sous unité 50S grâce au clivage du GTP lie à IF2 en GDP+Pi.



#### 2-L'élongation:

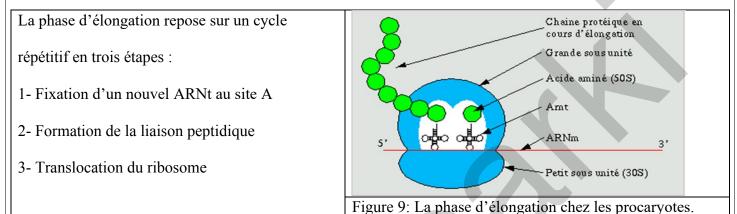
- -L'Addition des AA à la chaine peptidique.
- L'insertion du 2ème AAcyl-ARNt au niveau du site A libre du ribosome.

Les 3 facteurs assurent l'élongation :

EF-Tu: facteur de transfert instable est instable sous l'action de la chaleur.

EF-Ts: facteur de transfert stable est stable sous l'action de la chaleur.

EF-G: facteur dépendant du GTP, EF-G favorise la translocation en se liant au ribosome.



## 3-La terminaison:

#### 3-1- Reconnaissance du codon stop:

Lorsque le ribosome atteint un codon stop (UAA, UAG ou UGA), aucun ARNt ne peut s'y fixer.

À la place, un facteur de relargage ou de libération « release factor » (RF1 ou RF2) reconnaît ces codons et se fixe dans le site A.

## 3-2- Hydrolyse de la liaison peptidyl-ARNt

Le facteur de libération, en collaboration avec RF3 (lié au GTP), stimule l'activité de peptidyl-transférase, provoquant l'hydrolyse de la liaison entre la chaîne polypeptidique et son ARNt.La protéine nouvellement synthétisée est libérée dans le cytoplasme.

#### 3-3- Dissociation du complexe ribosomal

Après la libération du polypeptide, les sous-unités 50S et 30S se dissocient, permettant ainsi un nouveau cycle de traduction. Ce processus est facilité par le facteur de recyclage du ribosome (RRF) et l'hydrolyse d'un dernier GTP.

#### VI-Une comparaison de la traduction chez les eucaryotes et procaryote :

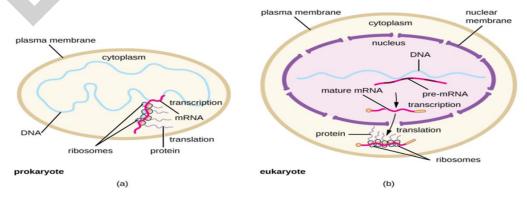


Figure 10: La traduction chez procaryote VS eucaryote.

	EUCARYOTES	PROCARYOTES
RIBOSOME	805	705
Petite S/U	40S:ARNr 18S	30S:ARNr 16S
Grande S/U	60S:ARNr 5S, ARNr 28S, ARNr 5.8S	50S:ARNr 5S, ARNr 23S
ARNt initiateur	Met-ARNti	fMet-ARNtf
Codon d'initiation	AUG Prêt de l'extremité 5' dans un contexte de séquence de Kozac : 5'GCCPuCCAUGG 3'	AUG.GUG.UUG Séquence Shine Dalgarno
ARNm	Matrice d'une seule protéine	Matrice de plusieurs protéines polycistronique
facteurs	elF	IF
Sens de la traduction	5'→3'	5'→3'

# Référence bibliographique :

- 1. Alberts, B. et al. Molecular Biology of the Cell (6e édition, 2014).
- 2. Raymond JULIEN. Mini manuel de Biologie moléculaire.
- 3. Génétique médicale\_ Enseignement thématique.Collège national des enseignants et praticiens de .Illustrated, 2016 .Masson Editeurs.
- 4. Collège universitaire et hospitalier des histologistes, embryologistes, cytologistes et cytogénéticiens (CHEC).
- 5. Abdelali. Génétique Humaine.
- 6. Biologie cellulaire UE2.

# Expression de l'information génétique : Modifications post traductionnelles.

#### I-Définition:

Après la traduction le polypeptide qui vient d'être formé peut subir de nombreuses modifications post traductionnelles avant de devenir fonctionnel. Ces modifications représentent aussi un mode de régulation de l'expression des gènes.

Les modifications post traductionnelles sont de natures diverses : addition de groupements chimiques, méthylation, sulfatation, glycosylation, phosphorylation, hydroxylation, acétylation, élimination d'acides aminés sur la partie centrale ou sur les extrémités du polypeptide, acquisition d'une conformation tertiaire ou quaternaire. La dernière étape est l'adressage, la protéine synthétisée doit rejoindre le compartiment auquel elle est destinée (noyau, membrane plasmique... Ou sécrétion dans le milieu extra cellulaire).

#### II- Modifications post-traductionnelles majeures :

## 1. Clivage de chaine polypeptidique :

L'insuline subit plusieurs modifications post-traductionnelles : Synthèse : La préproinsuline est produite dans le réticulum endoplasmique.

Clivage de la proinsuline en insuline Dans l'appareil de Golgi et les granules de sécrétion, la proinsuline subit un clivage enzymatique par des protéases spécifiques :Prohormone convertase 1/3 (PC1/3)Prohormone convertase 2 (PC2)Carboxypeptidase E qui termine la maturation.Ce clivage entraîne la séparation du peptide C et l'assemblage des chaînes A et B par des ponts disulfure.

Maturation dans l'appareil de Golgi : Clivage du peptide C par des enzymes (PC1/3, PC2, carboxypeptidase E) pour former l'insuline active.

Stockage et sécrétion : L'insuline mature (chaînes A et B reliées par des ponts disulfure) est libérée avec le peptide C, utilisé comme marqueur biologique.

Ces modifications sont essentielles pour l'activation de l'insuline et son rôle dans la régulation de la glycémie.

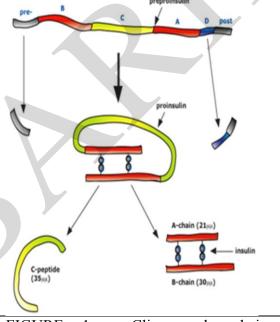
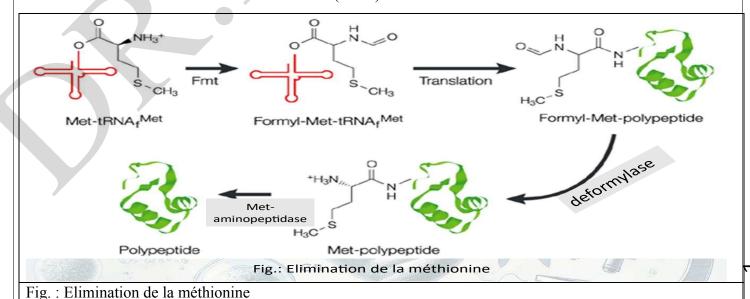


FIGURE 1 : Clivage de chaine polypeptidique exemple insuline.

#### 2. Elimination de la méthionine :

La maturation N-terminale des protéines, une modification fondamentale irréversible, est le premier événement protéolytique affectant une protéine. En effet, la synthèse des protéines débute par l'ajout d'une méthionine initiatrice mais elle est, dans la majorité des cas, excisée par un mécanisme dédié. Ce processus nommé Excision de la Méthionine N-terminale (NME).



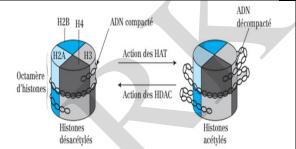
#### 3.1 Acétylations

Est l'ajout d'un groupement acétyl- (CH3-CO-) par des enzymes appelés acétyltransférases. Cet ajout est réversible par un autre type d'enzyme : les désacétylases. L'acétylation se produit sur un groupement aminé, qui peut se trouver soit à l'extrémité Nterminale d'une protéine ou à l'extrémité de la chaîne latérale d'une lysine.

acétulation de l'acide am iné N-term inal

Fig.: Acétylations

L'acétylation des histones a tendance à déstabiliser la structure de la chromatine (décompaction) en retirent la charge (+) de la lysine. L'effet le plus important de la modification des queues des histones est aussi qu'elles deviennent capables d'attirer des protéines spécifiques (ex : protéines impliquées dans la réplication, la réparation, la transcription...).



HAT: Histone Acétyl Transférase HDAC: Histone DésACétylase

Acétylation et désacétylation des Fig. : histones nucléosomiques

## 3.2 Hydroxylation des prolines et Lysine

L'hydroxylation de la lysine et de la proline est particulièrement importante parce que ces résidus modifiés comptent pour une grande part dans la stabilité du collagène, une protéine essentielle du tissu conjonctif. L'hydroxylation de la proline par la prolyl hydroxylase, une réaction qui requiert de la vitamine C, est la réaction dont l'inhibition cause le scorbut.

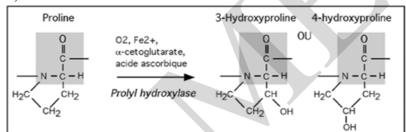


Fig.: Cette modification consiste à ajouter un groupement hydroxyl (-OH) à une protéine.

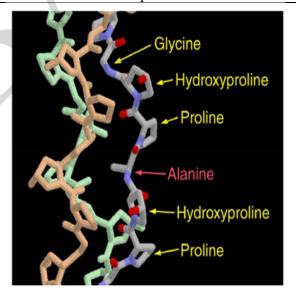


Fig.: Structure du collagène

# 3.3 Biotinylation

La biotine (vit B8) est un coenzyme de quelques enzymes de transfert du CO2.

La vitamine est fixée par covalence sur la protéine.

Enzyme : la biotine protéine ligase (BPL).

Rôle essentielle dans le métabolisme des acides gras, des glucides et des acides aminés.

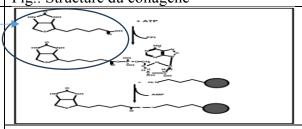


Fig: Biotinylation

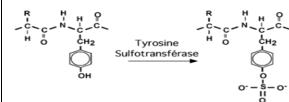


Fig. Sulfatage.

# 3.4 sulfatage (ou sulfatation)

L'ajout d'un groupement sulfate à une tyrosine se fait par une sulfotransférase. La gastrine et la cholecystokinine sont deux protéines sulfatées. Cette modification sert apparement à activer ces enzymes.

#### 4.1 La glutamylation:

Est la liaison covalente d'un résidu d'acide glutamique sur la tubuline ou une autre protéine.

Rôles biologiques:

Régulation de la stabilité des microtubules.

Modulation de l'interaction avec les protéines motrices (kinésines, dynéines).

Essentielle dans les neurones (transport axonal) et les cils (signalisation, motilité).

Contrôle de la séparation des chromosomes pendant la mitose.

## 4.2. La glycylation:

Qui est la liaison covalente d'un ou plusieurs résidus glycine sur la partie C-terminale de la tubuline.

Rôles biologiques:

Spécifique des microtubules axonémiques (dans les cils/flagelles).

Essentielle pour la stabilité des axonèmes.

Impliquée dans le contrôle de la longueur des cils.

Rôle dans la mécanique ciliaire (battement, signalisation).

# 5. Ubiquitination

L'ubiquitination est une modification post-traductionnelle nécessitant plusieurs étapes pour aboutir à la fixation covalente d'une ou de plusieurs protéines d'ubiquitine sur une ou plusieurs lysines acceptrices de la protéine substrat.

Fonctions biologiques:

Dégradation des protéines mal repliées, dénaturées ou obsolètes par le protéasome, stabilité protéique.

Remodelage de la chromatine.

Régulation du trafic intracellulaire.

Régulation de la signalisation intracellulaire.

Réparation de l'ADN (PCNA, etc.).

#### 6. Formation de ponts covalents

Les ponts covalents sont des liaisons chimiques fortes résultant du partage d'une ou plusieurs paires d'électrons entre deux atomes. Ces liaisons sont essentielles à la structure et à la stabilité des molécules biologiques et chimiques.

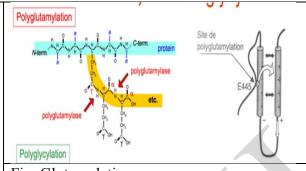


Fig. Glutamylation.

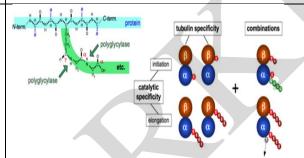


Fig. La glycylation.

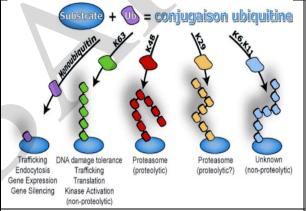


Fig. Ubiquitination.

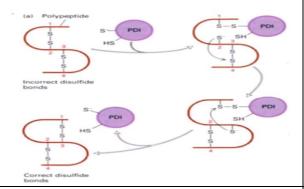


Fig. Formation de ponts covalents.

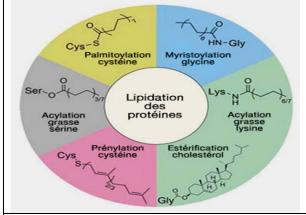


Fig. : Ancrage lipidique

## 7. Ancrage lipidique

Consiste en l'ajout d'un groupement lipidique à une protéine. Cette modification permet généralement l'ancrage de la protéine à la membrane cellulaire et peut influencer sa localisation, sa stabilité et ses interactions avec d'autres molécules.

Myristoylation: liaison d'un lipide avec la glycine.

Palmitoylation : liaison d'un lipide avec n'importe quelle cystine de la protéine.

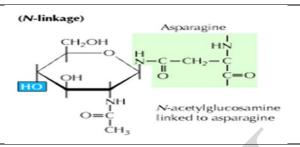
Farnésylation (prénylation) : liaison d'un lipide avec une cystine en C-term.

Glypiation : liaison d'un GPI (glycosyl phosphatidylinositol) avec n'importe quel Aa. Important pour l'adressage des protéines à la membrane des cellules.

# 8.Glycosylation des protéines N-glycosylation :

Siege: Réticulum endoplasmique granulaire.

Le polysaccharide est transféré par une "glycosyl transférase" sur l'acide aminé Asparagine de la chaine polypeptidique.



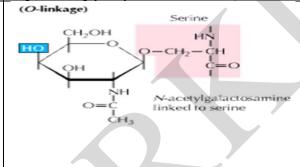
## Figure: N-glycosylation

# O-glycosylation:

Siege: l'appareil de golgi, plus exactement dans les saccules médians et trans.

la chaîne glycosylée est transférée sur l'oxygène porté par l'acide aminé sérine ou thréonine de la protéine par une « o-glycosyl-transf Rôle de la glycosylation:

- •Reconnaissance et adhésion cellulaire
- •Contrôle du repliement des protéines
- •Modulation métabolique d'enzymes
- •Transport et adressage de protéines
- •Rôle structural érase ».



#### Figure: O-glycosylation

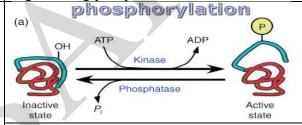


Figure : Phosphorylation

# 9.Phosphorylation

Siege: Elle se déroule dans les saccules Cis de l'appareil de Golgi.

Ajout d'un phosphate sur la sérine, la thréonine ou la tyrosine. indispensable à la maturation des glycoprotéines enzymatiques solubles des lysosomes.

#### 10. Modifications accidentelles:

Une des conséquences du stress oxydant: attaque par les radicaux libres des macromolécules dont les protéines:

- très sensibles à l'oxydation
- modification des acides aminés les plus sensibles
- réaction d'oxydo-réduction
- attaque nucléophile par le radical hydroxyle
- Fixation de dérivés d'attaque des lipides

#### Référence bibliographique :

- 1. Collège universitaire et hospitalier des histologistes, embryologistes, cytologistes et cytogénéticiens (CHEC).
- 2. Abdelali. Génétique Humaine.
- 3. Biologie cellulaire UE2.
- 4. https://meshb.nlm.nih.gov/record/ui?ui=D011499
- 5. Grimsrud PA,. "Oxidative stress and covalent modification of protein with bioactive aldehydes"The Journal of Biological Chemistry. 283 (32): 21837–41. doi:10.1074/jbc.R700019200
- 6. Janke, C., & Bulinski, J. C. (2011). Post-translational regulation of the microtubule cytoskeleton: mechanisms and functions. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 12(12), 773–786. https://doi.org/10.1038/nrm3227Wloga, D., & Gaertig, J. (2010).
- 7. Post-translational modifications of microtubules. Journal of Cell Science, 123(20), 3447–3455. https://doi.org/10.1242/jcs.063727