

DELBECQ Léa
GERME Lidia
VERGNIERES Maëva

La catalyse coopérative

Encadrant du projet: Mr CLERC Arnaud

Sommaire

Introduction.....	3
I. Etude des enzymes :	
• Propriétés générales	5
• Les enzymes allostérique	6
II. Exemple de la triade catalytique.....	9
III. Cas expérimental : l'acide 4-pentynoïque avec un ligand et un métal	
• Propriétés de la réaction	12
• Protocole	13
• Exploitation des résultats	14
Conclusion.....	17
Bibliographie.....	18

Introduction

Chaque seconde, des milliers de réactions chimiques se produisent, que ce soit à l'intérieur du corps humain, dans la nature, dans les laboratoires.... Beaucoup de ses réactions sont d'ailleurs vitales pour notre organisme, pour le bon fonctionnement de la biosynthèse par exemple. Mais il arrive, souvent, que le chimiste ait recours à l'utilisation de catalyseur afin d'accélérer des réactions qui peuvent parfois prendre des heures voire des journées entières avant la formation du produit souhaité.

En premier lieu, il serait bon de définir plus expressément ce qu'est un catalyseur. Par définition, un catalyseur est une espèce chimique permettant d'augmenter la vitesse d'une réaction¹. En d'autres termes, il influe sur la cinétique de la réaction chimique considérée mais qui, cependant, n'apparaît pas dans le bilan cette dernière. Ces espèces chimiques présentent de nombreux avantages notamment le fait qu'ils ne modifient donc, que le mécanisme réactionnel² : ni le sens d'évolution, ni l'état d'équilibre ne sera modifié. De plus, le fait que les catalyseurs se retrouvent inaltérés en fin de réaction, (signifiant donc qu'il n'y a eu aucune consommation) suffit à transformer rapidement, une grande quantité de réactifs en produits, avec de très petites quantités de catalyseur. Et chaque réaction mettant en jeu une de ces espèces chimiques est donc défini par le terme de catalyse.

Généralement, les réactions de catalyse sont divisées en trois groupe c'est à dire, soit hétérogène, homogène et enzymatique.

Par de simple mots, en catalyse homogène³, le catalyseur et les réactifs sont donc dans la même phase : (le plus souvent) soit sous forme gazeuse ou alors sous forme liquide .

A l'inverse de la catalyse homogène, en catalyse hétérogène, le catalyseur et le réactif sont dans des phases différentes. Généralement, les réactifs se trouvent soit sous forme gazeuse, soit sous forme liquide, à l'inverse du catalyseur qui lui est sous forme solide, ce qui a ces avantages. En effet, tout d'abord le fait qu'il soit sous forme solide permet une récupération plus simple en fin de réaction. D'une autre part, la surface du catalyseur solide en contact avec les réactifs va jouer un rôle primordial dans la réaction : c'est à ce niveau que les espèces réagissent entre elles et se transforment pour finalement libérer les produits de la réaction. La surface du catalyseur en contact avec les réactifs est appelée surface active et le point important est qu'un catalyseur est d'autant plus efficace que sa surface spécifique (ou surface active) est grande⁴.

Le dernier type de catalyse, qui sera l'objet de cette étude, est la catalyse dite enzymatique. Comme son nom l'indique, elle implique des protéines spécialisées (enzymes) qui vont être indispensable pour accélérer des réactions du métabolisme. Dans ces catalyses, les enzymes peuvent parfois, voire même très souvent, utilisés une coopération pour agir ensemble, et faire en sorte que les réactions se déroulent beaucoup plus rapidement⁵. Partant de ce fait, cet esprit de catalyse coopérative va être étudié plus en détail par la suite.

La base du fonctionnement de la catalyse coopérative repose sur une action de concert entre plusieurs éléments (deux au minimum). Cet ensemble s'appelle généralement un complexe (pour illustrer cette idée, nous verrons par la suite le cas d'un ligand et d'un métal). Ces réactions, (qui sont d'ailleurs devenues un outil de synthèse de grande valeur pour le chimiste), voient leur transformation favorisé par l'action du complexe⁶. Par exemple, dans le corps humain ce genre de phénomène chimique permet d'accélérer de grandes réactions impliquées dans le bon déroulement du métabolisme (via la biosynthèse). Lorsque les catalyseurs impliqués touchent le domaine des enzymes, nous parlons de catalyse enzymatique.

L'objectif de ce rapport sera d'expliquer le principe et le fonctionnement de la catalyse coopérative à travers différents exemples de catalyses enzymatiques. Pour cela, une attention particulière sera portée sur les enzymes allostériques (base de la catalyse enzymatique). Puis une étude sera réalisée sur l'exemple de la triade catalytique avec une explication plus précise permettant de comprendre le déroulement de l'effet « coopératif ». Et pour terminer, une partie plus expérimentale sera exploitée (expérience réalisée entre autre par nous même) mettant en avant la catalyse coopérative.

I. Etude des enzymes

• Propriétés générales

Pour débiter cette étude, il est bon de définir et d'expliquer plus en détail le rôle des enzymes qui sont donc, comme leurs noms l'indique, la base de la catalyse enzymatique. Les enzymes sont des catalyseurs naturels et indispensables pour le corps humain. Une de leur propriété est qu'elles sont très sensibles à la température. En effet, une température trop basse ne permettra leur activation, et à l'inverse, avec une température trop haute elles ne seraient pas en mesure de résister et se briserait (pour le corps humain par exemple la température optimale est d'environ 37°C)⁷. Une autre de leur propriété, est que l'activité de ces enzymes dépend beaucoup du pH. Par conséquent, le pH joue également un rôle dans la catalyse. Mais d'autres facteurs peuvent influencer l'activité des enzymes comme leur propre concentration par exemple.

Une autre propriété des enzymes est qu'elles sont (généralement) spécifiques d'un substrat auquel elles vont se lier pour catalyser la transformation, au niveau des sites actifs⁸. Donnons quelques définitions : tout d'abord, le terme "substrat" désigne toute molécule subissant une réaction chimique, catalysée par une enzyme.

Ensuite, le **site actif** désigne la région de l'enzyme dans laquelle, le substrat se lie pour être catalysé. Une fois lié, l'enzyme et le substrat forme ce que l'on appelle le **complexe enzyme-substrat**. Le schéma ci-dessous permet de comprendre plus facilement toutes ces différentes notions :

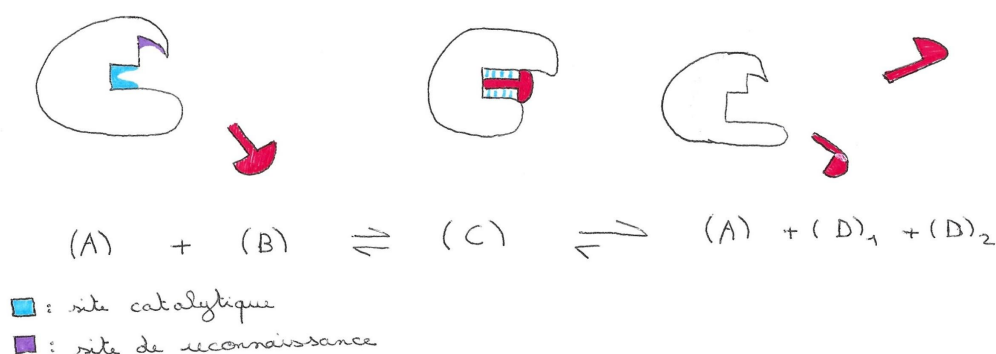


Schéma montrant la formation d'un complexe enzyme-substrat et formation du produit⁹

Mais comment se déroule alors la catalyse enzymatique ? L'action enzymatique se déroule en deux étapes⁹. La première consiste en la formation du "complexe enzyme-substrat" comme décrit précédemment. Puis, une fois l'activation "catalytique" de la réaction, la seconde étape consiste à la transformation du substrat en produit.

Basons nous sur le schéma ci-dessus : nous avons la réaction suivante, dans laquelle (A) est l'enzyme se fixant au substrat (B). L'ensemble des deux constitue le complexe enzyme-substrat (C). Par la suite, il y a deux options, soit l'enzyme se sépare du substrat, soit elle le transforme en produit (D). A la fin de la réaction, l'enzyme se retrouve intacte et peut de nouveau interagir avec une nouvelle molécule de substrat et ainsi de suite.

Au cours d'une catalyse enzymatique, les enzymes vont alors effectuer une sélection des protéines qu'elles semblent favorables pour la réaction chimique. Cette sélection est réalisée par les enzymes dites allostériques.

- **Les enzymes allostériques**

Les **enzymes allostériques** sont responsables entre autres de la régulation du métabolisme. La première de ces enzymes ayant été découverte par les biologistes est l'hémoglobine et il fut pensé pendant longtemps qu'elle était la seule enzyme capable de réguler le métabolisme. Après plus de recherches, Jacques Monod, Jean-Pierre Changeux et Jeffries Wyman ont découvert qu'il existait en fait de nombreuses enzymes de ce type et qu'elles présentaient plusieurs aspects similaires.¹¹

En effet, elles possèdent plusieurs sites de fixation de ligand et existent sous deux formes : la forme tendue (ou T) dans laquelle il y a faible affinité avec le substrat, et la forme relâchée (ou R) où au contraire, l'affinité est forte.¹²

Un effecteur allostérique ou ligand allostérique est une molécule pouvant se fixer sur un des sites de l'enzyme qui n'est pas le site catalytique. La fixation de ce ligand entraîne un changement de la forme de l'enzyme.¹³ Il est possible qu'une enzyme présente plusieurs sites de fixation compatible au même ligand ainsi qu'à plusieurs effecteurs différents.

Comme nous pouvons le voir sur le schéma ci-dessous, lorsqu'un inhibiteur allostérique vient se fixer sur le site actif, l'enzyme se trouve bloquée sous la forme tendue et il est difficile de s'associer au substrat, c'est l'allostérie négative. Dans le cas contraire, la fixation d'un activateur allostérique sur le site actif met l'enzyme sous la forme relâchée et le substrat peut se fixer facilement. On parle donc d'allostérie positive.

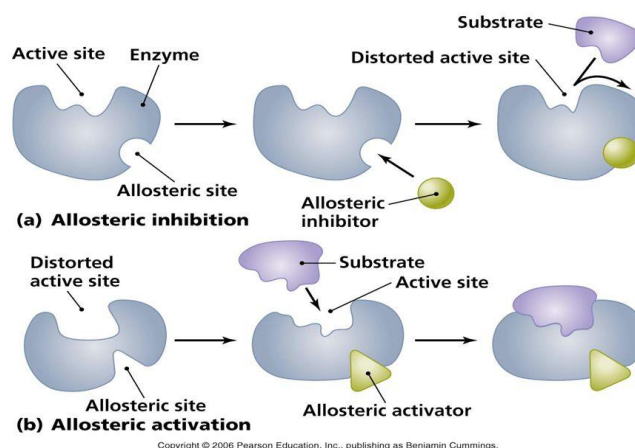
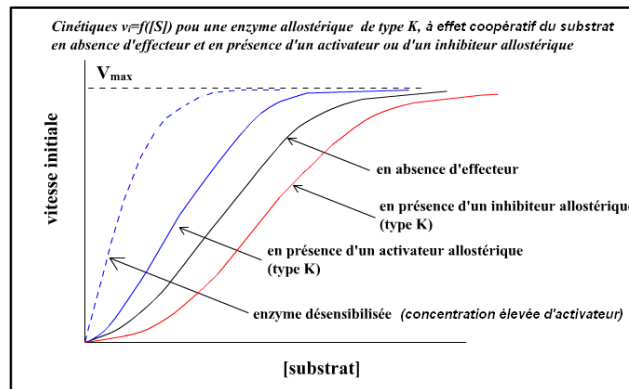


Schéma montrant l'action des effecteurs allostériques sur une enzyme

Nous pouvons parler de catalyse coopérative dans le contexte des enzymes allostériques car l'enzyme et l'effecteur agissent en même temps.



Le graphique ¹³ ci-dessus représente la vitesse initiale de la réaction en fonction de la concentration du substrat. Nous observons qu'en présence d'un inhibiteur allostérique, pour une concentration en substrat égale, la vitesse initiale est inférieure au cas où il n'y a pas d'effecteurs allostérique. La situation inverse se produit en présence d'un activateur. Ce graphique nous montre aussi un cas spécial : la désensibilisation.

Nous allons maintenant nous concentrer sur le cas de l'**asparate transcarbamoylase** (ou ACTase) contenue dans une bactérie appelée Escherichia coli. Cette enzyme possède six sites actifs et six sites allostérique de régulation. Ces sites sont eux-même contenus dans des sous-unités. En effet, l'ACTase possède deux sous unités catalytiques contenant chacune trois sites actifs et trois sous unités régulatrices contenant deux sites allostériques régulateurs. Ces sites régulateurs ne présentent aucune activité catalytique et les substrats ne peuvent pas s'y fixer. ^{14 15}

Cette enzyme est catalyseur de la réaction de condensation entre l'acide asparatiqué et du carbomoyl-phosphate pour donner du N-carbamoyl-aspartique. Cette réaction est la première étape de la biosynthèse des pyrimidines qui mène à la création de cytidine triphosphate ou CTP. ¹⁵ Cette molécule est impliquée dans plusieurs réaction métaboliques et est un substrat dans la synthèse de l'ARN.

Lorsque les deux substrats de cette réaction se fixent sur un site actif de l'enzyme, le site actif se ferme pour les rapprocher et faciliter la réaction. De plus, cela mène à un changement de forme de l'enzyme. En effet, l'ACTase passe de la forme tendue à la forme relâchée. Pour se faire, les sous-unités catalytiques pivotent de 12° et les sous-unités régulatrices tournent de 15° . ¹⁵ Cela rend les sites actifs au centre de la molécule plus faciles d'accès. Ce processus est illustré sur le schéma ci-dessous. Les sous unités catalytiques sont représentés en jaune et les sous unités régulatrices en rose.

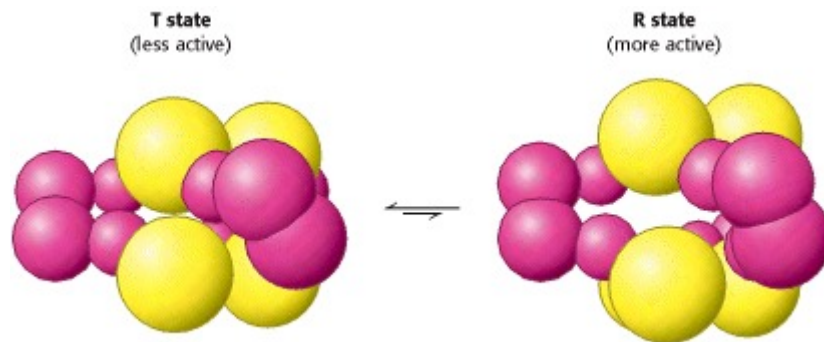
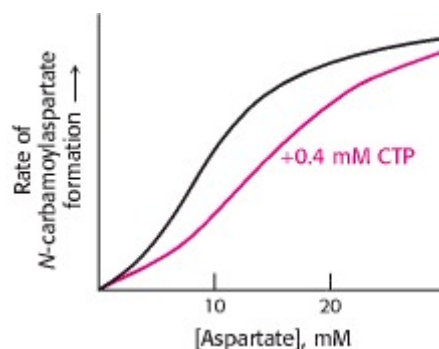


Schéma représentant le passage de la forme T a la forme R par rotation des sous unités¹⁴

A la fin de cette réaction, les sites actifs s'ouvrent à nouveau pour que le produit puisse en sortir et que de nouveaux réactifs puisse rentrer et recommencer la réaction. Cela devient plus facile car l'enzyme est sous la forme relâchée et les sites actifs sont plus accessibles.

Comme mentionné plus haut, cette réaction ne constitue que la première étape d'un grand processus, la biosynthèse des pyrimidines. D'ailleurs, le graphique ¹⁴ ci-dessous permet de montrer que la CTP produite lors de ce processus s'avère être un inhibiteur allostérique de l'ACTase.



La CTP ne peut pas interagir avec les sites actifs de l'enzyme mais elle est capable de se fixer sur ses sites allostérique. Cela déstabilise la zone d'interaction entre les sous-unités et l'enzyme se met sous la forme tendue.¹⁵

Nous comprenons donc qu'à partir d'une certaine quantité de CTP présente dans le système, la réaction menant à la création du carbamoyl-aspartique est ralentie. Cela crée un effet de domino car comme nous l'avons dit, cette réaction est la première étape du processus menant à la formation du CTP. La quantité de CTP présente dans le milieu va donc diminuer et la réaction peut recommencer. Cela sert à s'assurer que notre corps ne produise jamais plus de CTP que ce qui est nécessaire. Ce processus est appelé autorégulation et c'est pour cela que nous avons mentionné au début de cette partie que les enzymes allostériques étaient responsables de la régulation du métabolisme.

La catalyse enzymatique peut aussi s'effectuer par la triade catalytique. Cette triade est un exemple qui montre une coopérativité.

II. Exemple de la triade catalytique

La **triade catalytique** peut rendre spécifique les actions de certaines protéines. C'est le cas pour les endoprotéases. Les endoprotéases permettent de couper des liaisons peptidiques seulement elles coupent ces liaisons de manière peu spécifique, d'où l'enjeu de lui créer une nouvelle activité catalytique. En effet, le point fort de la catalyse enzymatique est le fort pouvoir de reconnaissance des molécules sur lesquelles elle agit. Nous pouvons d'ailleurs citer les endoprotéases qui se classent dans la famille des hydrolases : ce sont des enzymes qui utilisent des molécules d'eau pour réaliser la séparation de peptides. En effet, les hydrolases reposent sur une machinerie catalytique bien particulière : la triade enzymatique. Cette triade se repose sur trois acides aminés agissant ensemble : la Sérine (Ser), l'Histidine (His) et l'Aspartate (Asp). L'enzyme concernée par la triade catalytique la plus connue est la protéase ou protéase à sérine⁹. Par la suite, nous allons nous intéresser plus en détail à ce type de catalyse.

Dans cette triade, représentative de l'enjeu de "catalyse coopérative", chaque acide aminé a un rôle spécifique. Par exemple, l'histidine est un catalyseur acide-base, qui accélère fortement la vitesse de réaction comparé à la réaction non catalysée. Autre exemple, la sérine est un catalyseur par covalence. C'est à dire qu'elle s'attaque au carbone de la liaison peptide qui va être ensuite clivée. Dans la suite, pour illustrer le fonctionnement de la triade catalytique, nous allons prendre comme enzyme la protéase et un substrat quelconque. Le but est d'illustrer la coopérativité entre les acides aminés de la triade enfin d'accélérer la réaction.

Pour commencer, la protéase fixe le substrat sur les acides aminés spécifiques à l'hydrolyse de la liaison peptidique du substrat. Il existe une chaîne d'acide aminé, appartenant au substrat, qui se fixe sur le site actif de la protéase. Ceci enfin d'orienter le substrat de sorte que la liaison soit hydrolysée au niveau du C-terminal (extrémité d'une protéine, caractérisée par la fonction carboxyle $-COOH$). De plus, un oxygène du substrat va créer une liaison hydrogène avec le groupe amide ($-NH$) de l'enzyme. Ceci résulte de la formation du complexe enzyme-substrat ES (appelé aussi état de transition).

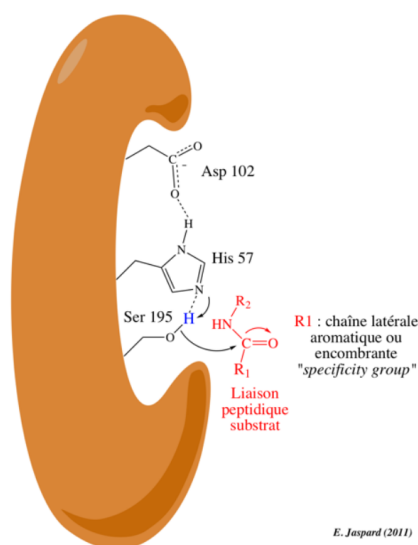


Schéma représentant la formation du complexe enzyme-substrat (ES)¹⁰

Pour continuer, l'oxygène de la sérine est activé par l'azote de l'histidine. Ceci est dû par la formation d'une liaison hydrogène entre ces atomes. L'histidine accepte donc un proton, elle devient alors positive. L'oxygène de la sérine devient nucléophile. Cela signifie qu'il est attiré par les charges positives. Il attaque donc le carbone du substrat de la liaison à hydrolyser. En effet, il se trouve proche d'un oxygène (tous deux appartenant au substrat). Or l'oxygène est plus électronégatif que le carbone, ce qui résulte d'une charge partielle positive sur le carbone. Ceci attire donc le nucléophile. Il en résulte la formation d'une liaison covalente. Dans cette situation, l'aspartate joue le rôle de stabilisateur. En effet, il maintient l'ordre des liaisons hydrogènes ainsi que l'histidine qui n'est plus neutre. Le résultat de ceci est l'acylation qui est la formation d'un intermédiaire. Cet intermédiaire présente un trou oxyanion qui fixe fortement l'oxygène le plus négatif du substrat. Par conséquent, l'état de transition est stabilisé.

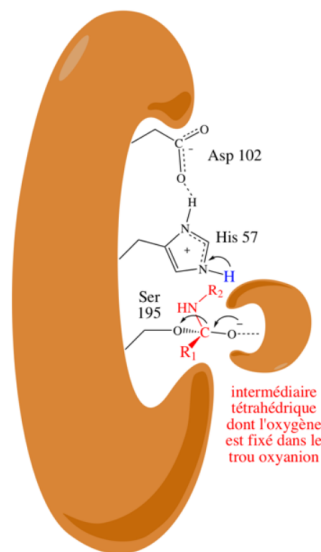


Schéma représentant la formation du premier intermédiaire ainsi que la stabilisation du complexe ES¹⁰

Par la suite, l'histidine cède un proton au groupe amino du substrat. Ce qui déclenche la catalyse acide-base. La partie contenant le groupe amino est donc libérée. L'oxyanion revient à sa forme d'origine (soit C=O). Cependant il existe toujours la liaison reliant le carbone du substrat à la sérine. Ce dernier s'appelle l'intermédiaire acyl-enzyme.

Ensuite commence la désacylation. La molécule forme une liaison avec l'azote de l'histidine. Par conséquent, elle redevient positive et agit selon un mécanisme de catalyse acide-base. La suite de la réaction est possible grâce à une molécule d'eau. L'oxygène de H₂O est activé et devient nucléophile. En conséquence, il attaque le carbone de l'acyl-enzyme en utilisant la catalyse par covalence. L'aspartate joue toujours le rôle de stabilisateur dans ce processus. Il en résulte la formation d'un second intermédiaire (différent du premier) ressemblant à l'état de transition avec un oxyanion. Cet état est de nouveau stabilisé.

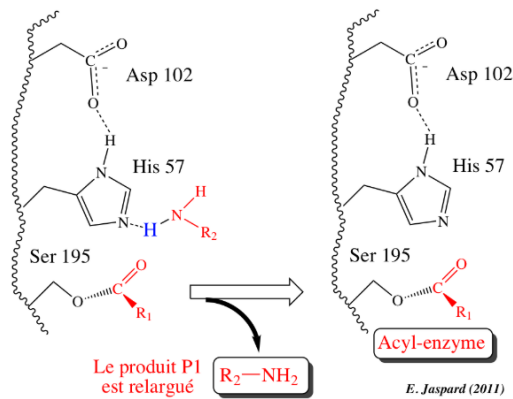


Schéma représentant le premier produit ainsi que la formation d'un intermédiaire Acyl-enzyme¹⁰

Pour terminer ces étapes, l'histidine donne un proton à l'alcool de la sérine. La liaison reliant le carbone du substrat à la sérine est brisée. Ceci libère un produit qui correspond à la partie N-terminale de notre premier substrat (autre extrémité de la protéine, caractérisée par la fonction amine -NH_2). Pour finir, la sérine, l'histidine et l'aspartate reprennent leur état initial. La protéase est également de retour dans son état initial soit sous la forme E. Elle peut donc à nouveau catalyser un autre substrat.

Avec cet exemple, nous avons pu constater la collaboration d'acides aminés pour catalyser une réaction enzymatique. C'est donc un bon exemple de catalyse coopérative.

III. Cas expérimentale : l'acide 4-pentynoïque avec un ligand et un métal

- Propriétés de la réaction

Pour terminer sur le sujet de la catalyse coopérative, nous allons étudier plus en détail un cas expérimental auquel nous avons pu assister. C'est une expérience qui a été réalisée au LHFA (Laboratoire Hétérochimie Fondamentale et Appliquée) et qui permet de mettre en évidence l'effet d'un catalyseur. Dans l'expérience en question, la molécule d'acide 4-Pentynoïque (représentée à gauche sur le schéma ci dessous) est utilisée comme réactif. L'expérience "témoin" consiste à mélanger le réactif et un solvant.

Pour montrer les effets d'un catalyseur, une autre manipulation sera effectuée mais cette fois-ci avec comme idée de combiner deux aspects (de la catalyse) avec un même catalyseur. Pour cela :

- un métal sera mis en jeu enfin d'activer une triple liaison de la molécule,
- un ligand sera aussi présent et aura pour fonction de déprotomer l'oxygène présent sur l'acide carboxylique du réactif.

Mis ensemble, ils vont agir de concert et permettre de former ce que l'on appelle un complexe qui sera donc le catalyseur de la réaction.

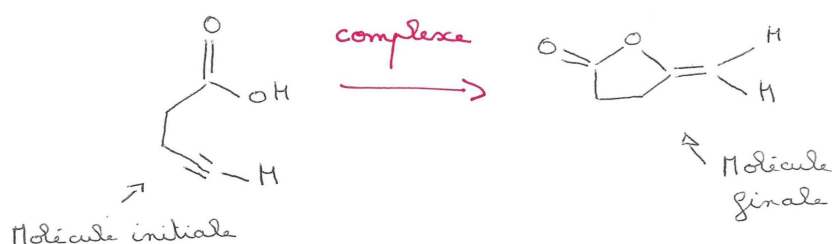


Schéma de l'obtention des produits via l'utilisation du complexe.

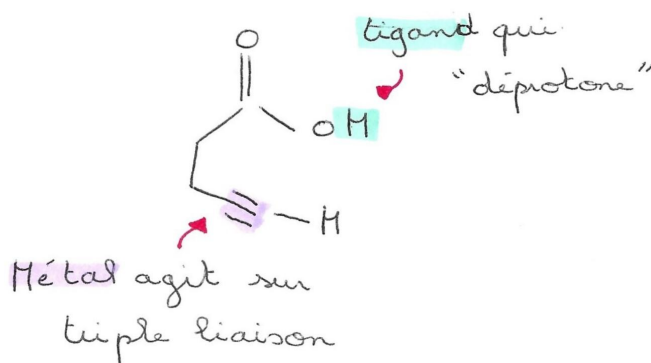


Schéma montrant les fonctions du ligand et du métal.

Comme vu sur le schéma ci-dessus, au début de la réaction, c'est à dire, sans l'apparition du catalyseur, la molécule initiale comporte une triple liaison ainsi qu'un groupement OH. Entrés en jeu, le métal va venir activer une liaison constituant la triple liaison. Le ligand quand à lui va déprotoner l'oxygène du groupement OH "la création" de la nouvelle liaison.

- **Protocole**

Cette expérience a été réalisée par notre encadrant de projet Mr CLERC Arnaud. Les éléments chimiques principaux dont il s'est servi sont :

- le catalyseur sous forme solide,
- le réactif (aussi sous forme solide),
- le solvant contenu dans une verrerie sous argon.

Le matériel utilisé était principalement : une balance, des récipients, une seringue de 1 mL, une boîte à gant et un tube de RMN. L'expérience se déroule en atmosphère inerte ce qui explique l'utilisation de la boîte à gant. En effet, dans cette boîte, l'atmosphère régnant est sous argon.

Voici un protocole expliquant la manipulation :

- Une fois que tout le matériel nécessaire a été trouvé, placer tout le matériel dans le sas.
- Après fermeture de la porte, faire le vide et mettre le matériel sous argon.
- Avant et après ouverture de la deuxième porte du sas, relever le taux de dioxygène et d'eau présent dans la boîte. (Ceci permettra de comparer les valeurs et comprendre les résultats par la suite)
- Après avoir récupéré l'équipement, débiter l'expérience pour cela :
- Peser la quantité de réactif et de catalyseur souhaité à l'aide d'une balance. (Dans notre situation, il est nécessaire d'avoir 5% de catalyseur (soit pour 100 molécules de réactif, nous avons 5 molécules de catalyseur). Théoriquement, cela nous fait 9,8 mg de réactif et 5 mg de catalyseur que l'on va peser)
- Puis, mélanger le réactif et le catalyseur en agitant fortement.
- Prélever avec l'aide de la seringue, 1 mL de solvant.
- Placer ce volume dans le récipient contenant le mélange précédent.
- Dissoudre le mélange avec le solvant.
- Après avoir mélangé le solvant et le réactif+catalyseur et retirer l'excès de solvant de la seringue sur un papier, utiliser la seringue pour prélever ce mélange.
- Placer ce volume dans un tube à RMN.
- Sortir le matériel de la boîte à gant.



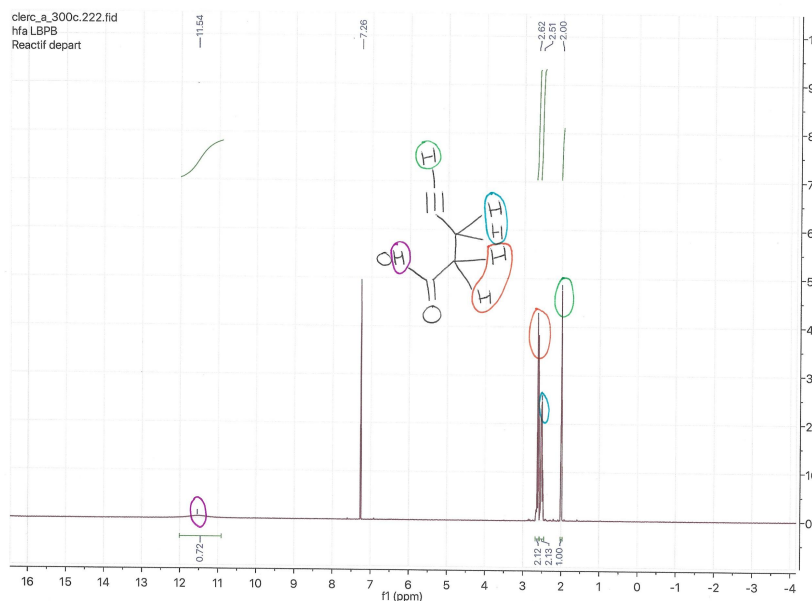
Spectroscopie RMN



Boîte à gants

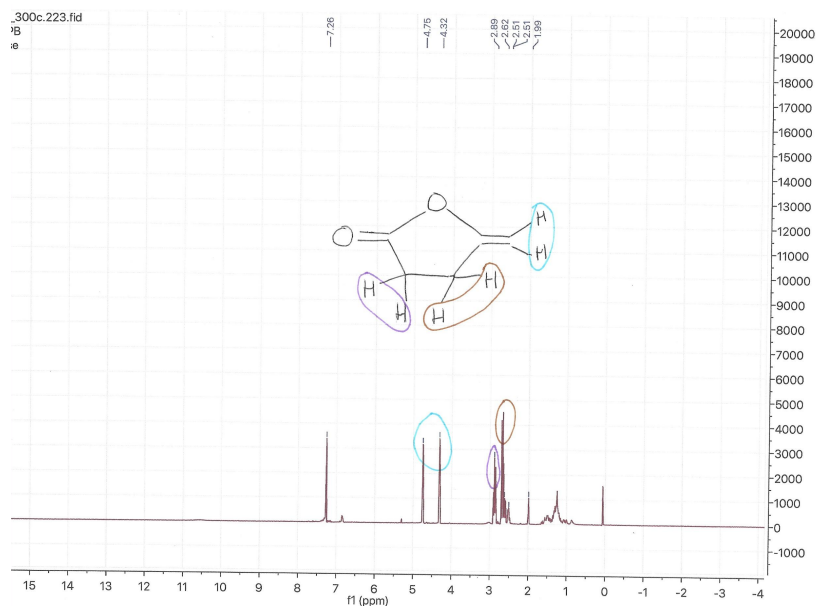
• Exploitation des résultats

Ce qui nous intéresse ici, c'est de voir l'influence du catalyseur sur la réaction. Pour cela, notre encadrant a réalisé une spectroscopie RMN en premier du réactif seul dans le solvant, puis du mélange : réactif, solvant et catalyseur. Voici les résultats que nous avons obtenus :



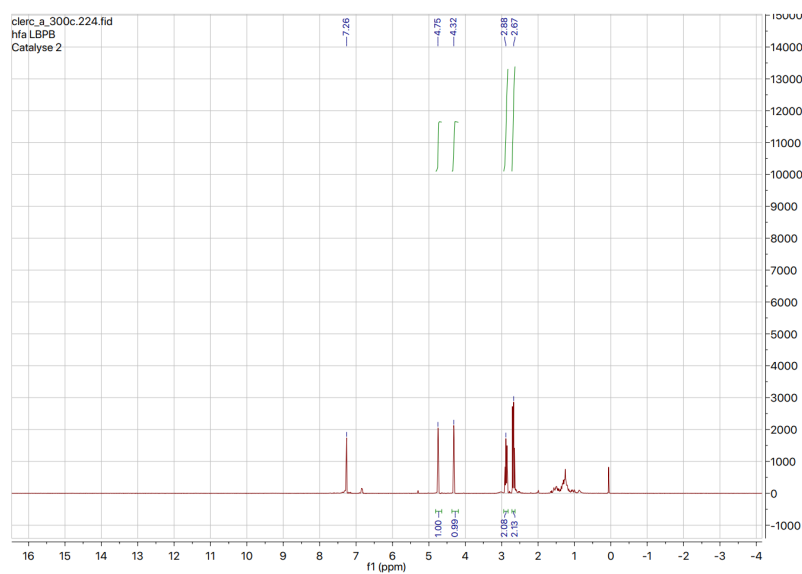
Spectroscopie RMN du réactif dans le solvant

Pour la suite, chaque couleur désigne un proton ou groupe de proton. Les raies sont représentées de mêmes couleurs que les protons sur le spectre pour illustrer la correspondance. Grâce à cette spectroscopie, nous avons pu identifier un proton acide appartenant au réactif. Il correspond à l'acide carboxylique. Sur le graphique, il se situe à environ 11,5 ppm. Nous allons nous servir de cette transformation par la suite.



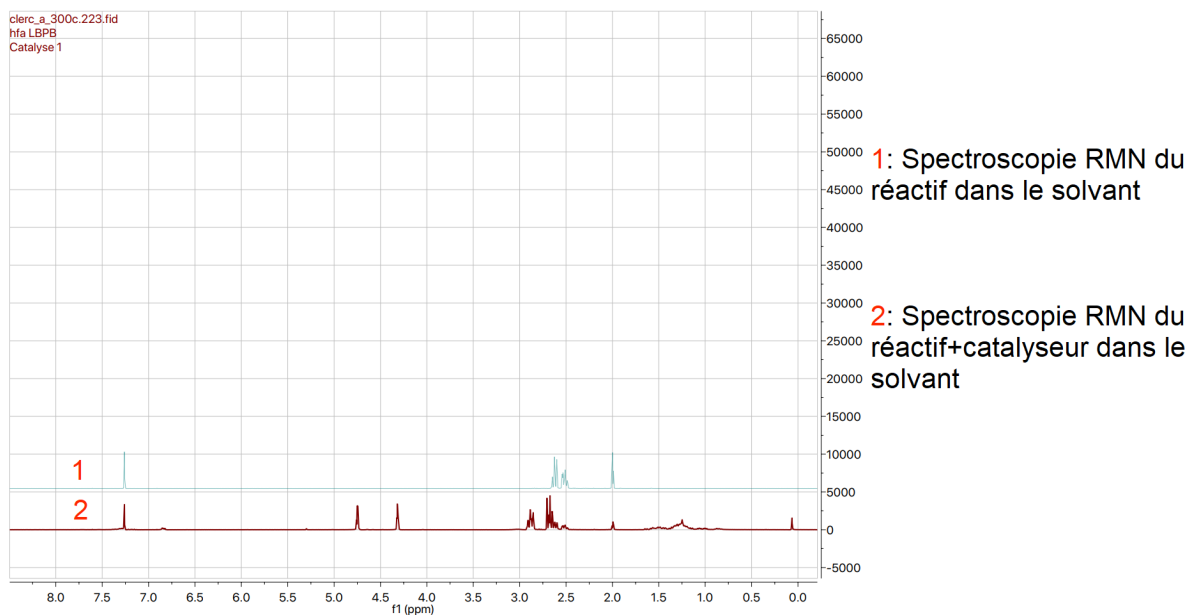
Spectroscopie RMN du réactif+catalyseur dans le solvant après 5 min

Ceci est la spectroscopie du mélange réactif/catalyseur avec le solvant. On peut déjà repérer qu'il présente des différences avec le premier spectre. Les différences observées peuvent être les produits de la réaction ou des impuretés. Les raies que nous trouvons, par exemple, entre 0,5 et 1,5 ppm correspondent au catalyseur. On remarque également qu'il y a toujours la raie correspondant au proton acide du réactif. En effet, le produit attendu ne comporte pas d'acide carboxylique. Par conséquent, à ce moment-là, la réaction n'était pas terminée. Après intégration, on a pu déterminer que la réaction avait été faite à 80% au moment de la première spectroscopie. Cependant, même si elle n'est pas terminée, nous pouvons d'hors et déjà en tirer des conclusions. Remarquer des produits dans cette spectroscopie non présente dans la première nous permet d'affirmer que le catalyseur a bien eu de l'influence sur la vitesse de réaction.



Spectroscopie RMN du réactif+catalyseur dans le solvant

Avec celui-ci, nous pouvons noter que le proton acide est en quantité relativement faible pour affirmer que la réaction est terminée au bout d'une vingtaine de minutes.



Superposition des spectroscopies réactif dans le solvant et réactif+catalyseur dans le solvant (réaction terminée)

Enfin avec cette dernière donnée, nous pouvons comparer le mélange réactif-solvant et réactif-catalyseur-solvant. Les différences notables sont la présence de catalyseur et de produit sur la spectroscopie en rouge. La présence de produit illustre bien que la réaction a été catalysée. En effet, si cela n'avait pas été le cas, on pourrait voir la présence de produit sur la spectroscopie bleu. Sans le catalyseur, la réaction se serait réalisée mais beaucoup plus lentement comme peuvent donc en traduire les graphiques.

Conclusion

En somme, ce projet nous a permis d'observer la catalyse coopérative sous plusieurs angles. Tout d'abord, en nous concentrant sur la catalyse enzymatique, nous avons pu en savoir plus sur les différents processus qui se passent dans notre corps. En effet, les enzymes ont pour rôle de catalyser de nombreuses réactions et sans elles, notre organisme ne fonctionnerait plus aussi bien. Mais ce projet parle spécifiquement de la catalyse coopérative et toutes les enzymes ne présentent pas cet aspect. C'est pour cela que nous avons décidé de parler de deux cas en particulier. Les enzymes allostériques sont un type spécial d'enzyme dont la conformation physique peut être modifiée par un effecteur allostérique. Cela peut accélérer ou ralentir une réaction. De plus, l'enzyme et l'effecteur agissent en concert. C'est pour cela que nous pouvons parler de catalyse coopérative. L'ACTase est une enzyme allostérique qui est inhibée par le produit de la réaction qu'elle catalyse. Cela lui permet de réguler la quantité de produit présente dans l'organisme et de ne jamais en produire trop. Le deuxième exemple que nous avons vu est la triade catalytique. En nous centrant sur l'exemple de la protéase, nous avons vu comment trois des acides aminés présents dans cette enzyme agissent ensemble pour catalyser une réaction. La sérine est un catalyseur par covalence et l'histidine un catalyseur acide-base, le rôle de l'aspartate est de stabiliser la réaction.

Enfin, nous avons pu voir comment la catalyse coopérative fonctionnait en chimie organique. Pour cela nous avons eu la chance d'assister à une expérience portant sur la transformation de la molécule d'acide 4-pentynoïque. Cette réaction est catalysée par un complexe comportant deux catalyseurs. Un métal, dans ce cas le palladium, qui agit sur la triple liaison de la molécule et un ligand qui vient déprotoner un oxygène.

Bibliographie

- ¹ : manuel "La cinétique chimique," classe préparatoire 1er cycle universitaire scientifique
 - ² : <https://www.ensc-rennes.fr/recherche/thematique-catalyse.htm>
 - ³ : <https://www.cnrs.fr/cnrs-images/chimieaulyce/THEMES/catalyse/cathomo.htm>
 - ⁴ : manuel "la catalyse hétérogène l'indispensable" classe préparatoire 1er cycle universitaire scientifique
 - ⁵ : information de Mr Clerc Arnaud
 - ⁶ : <https://www.cnrs.fr/cnrs-images/chimieaulyce/THEMES/catalyse/cathomo.htm>
 - ⁷ :
<https://www.techniques-ingenieur.fr/base-documentaire/archives-th12/archives-operations-unitaires-genie-de-la-reaction-chimique-tiajb/archive-1/catalyse-enzymatique-j1240/generalites-sur-les-enzymes-j1240niv10001.html>
 - ⁸ :
http://unf3s.cerimes.fr/media/paces/Grenoble_1112/toussaint_bertrand/toussaint_bertrand_p03/toussaint_bertrand_p03.pdf
 - ⁹ :
<http://biochimej.univ-angers.fr/Page2/COURS/7RelStructFonction/6Proteases/2Proteases/1Proteases.htm#ClassifMECA>
 - ¹⁰ :
<http://biochimej.univ-angers.fr/Page2/COURS/4EnzymologieLicence/1COURS1/111Cours.html>
 - ¹¹ : Jacque Monod, Jeffries Wyman et Jean-Pierre Changeux, "On the nature of allosteric transitions: A plausible model" <https://users.wfu.edu/~shapiro/Biophysics14/mwc.pdf>
 - ¹² : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Allost%C3%A9rie>
 - ¹³ : http://www.perrin33.com/enzym/allosterie_1.php
 - ¹⁴ : Jeremy M Berg, John L Tymoczko, Lubert Stryer "Biochemistry 5th edition" <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK22460/>
 - ¹⁵ : <http://biology.kenyon.edu/BMB/jmol2014/ATCaseASKC/indexATCase.html>
- Jinal U. Pothupitiya, Rukshika S. Hewawasam, and Matthew K. Kiesewetter, Urea and Thiourea H-Bond Donating Catalysts for Ring-Opening Polymerization: Mechanistic Insights via (Non)linear Free Energy Relationships, *Macromolecules*, 2018, 51 (8), pp 3203–3211
- <http://lhfa.cnrs.fr/index.php/equipes/lbpb/thematiques-lbpb/ligands-non-innocents>