



Structures et propriétés des glucides

I – Définitions

Glucides [latin : *glucis*, doux].



Les sucres, ou hydrates de carbones, sont les biomolécules les plus abondantes sur Terre car la cellulose ainsi que la chitine (« squelette » du crabe ou de l'insecte) sont constitués chacun de sucres. Ils sont présents dans les structures cellulaires ou tissulaires. Certains peuvent constituer une réserve énergétique.

C'est une grande diversité de molécules, elles forment parfois des chaînes linéaires ou des chaînes ramifiées (ex : le glycogène).

Qui les produit ?




- les végétaux par photosynthèse à partir de CO_2 et de H_2O . Les glucides ainsi produits sont stockés sous forme d'amidon (dans les graines) ou en cellulose (structure des plantes).
- Pour les animaux, la plupart des glucides sont apportés par les aliments d'origine végétale, mais les animaux peuvent aussi synthétiser des glucides à partir d'éléments non-glucidiques (néoglucogénèse).

Constitution des glucides : 

Ils sont formés de  : les aldéhydes, les cétones  Les groupements aldéhydes et cétones confèrent un caractère réducteur aux molécules de sucre.

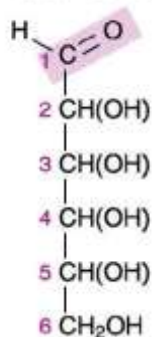
II – Oses simples ou monosaccharides

Ils ont 3 à 9 atomes de carbone, et des atomes d'hydrogène et d'oxygène. Leur formule : $[\text{C}(\text{H}_2\text{O})]_n$. Ils sont classés en 2 grandes familles en fonction de la présence d'une fonction aldéhyde ou cétone.

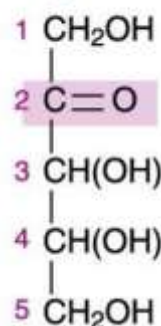

 Ici, ils sont sous forme linéaires mais ils peuvent aussi se trouver sous forme circulaire. Ces molécules sont très solubles dans l'eau grâce à leurs groupements hydroxyles qui vont former des liaisons avec les molécules d'eau. 



Aldohéxose



Cétopentose

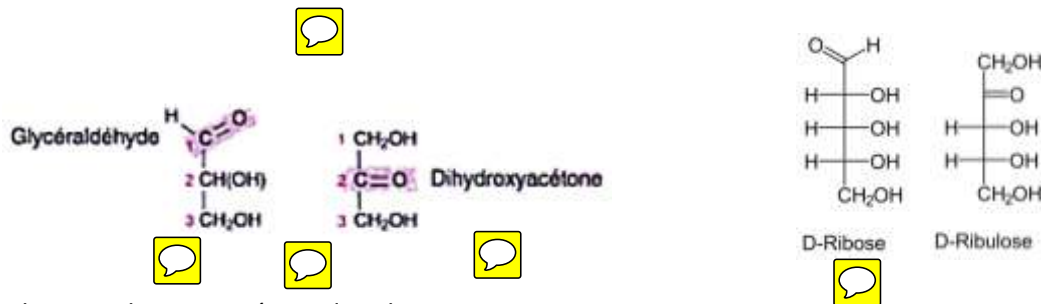


A – Classification, nomenclature

Par convention, les atomes de carbone sont numérotés de 1 à n le long de la chaîne, dans le sens où l'atome de carbone portant la fonction aldéhyde ou cétone est le plus près du n°1.

Classification :

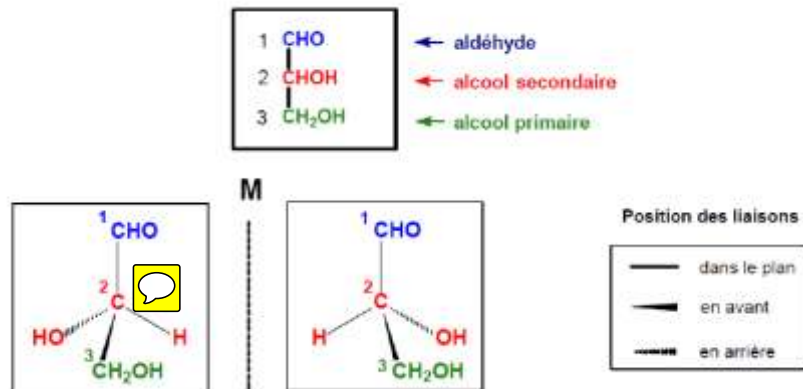
- 3C : trioses
- 4C : tétroses
- 5C : pentoses
- 6C : hexoses
- 7C : heptoses
- 9C : nonoses



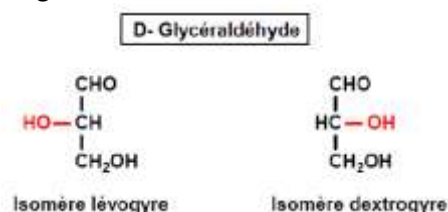
Le D-ribose est le sucre présent dans les ARN.

B – Stéréoisomères et épimères

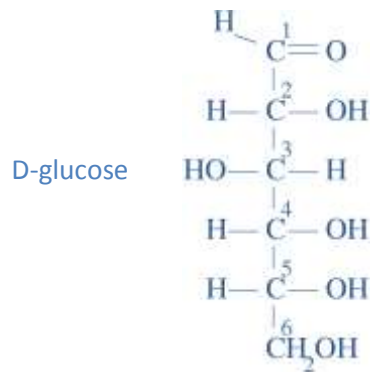
1 – Stéréoisomères



La stéréo-isomérisie a été découverte par Pasteur en 1828. Il s'est rendu compte qu'on peut avoir des molécules qui ont une composition chimique absolument identique mais des arrangements spatiaux (conformations) différentes. Ceci est dû au carbone asymétrique = c'est un carbone avec 4 substituants différents (ici H, OH, CH₂OH, CHO). Ces 4 substituants forment un tétraèdre ce qui fait qu'ils peuvent être dans des ordres différents. Fisher a créé une configuration spatiale, et par convention on appelle l'isomère D le sucre dont l'alcool le plus loin de la fonction aldéhyde ou cétone se trouve à droite, et l'isomère L à gauche.



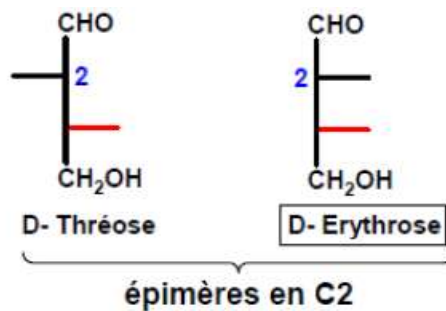
La nature est presque uniquement composée des isomères D. Les formes L sont très rares.



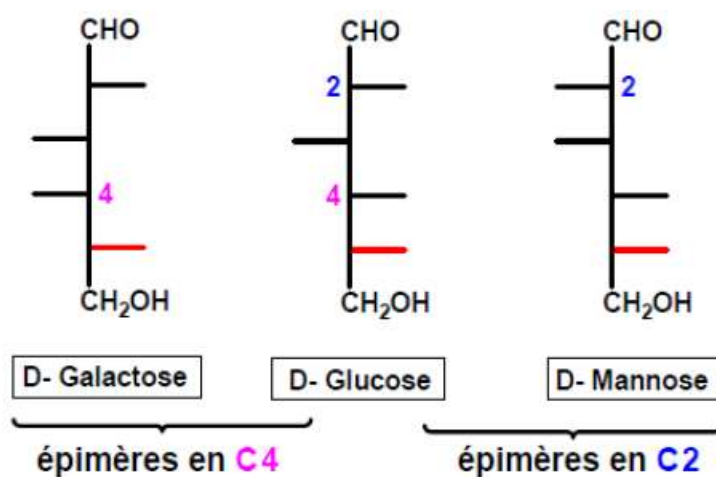
Le D-glucose a une fonction énergétique essentielle. Le L-glucose n'existe pas sur Terre.

2 – Epimérie

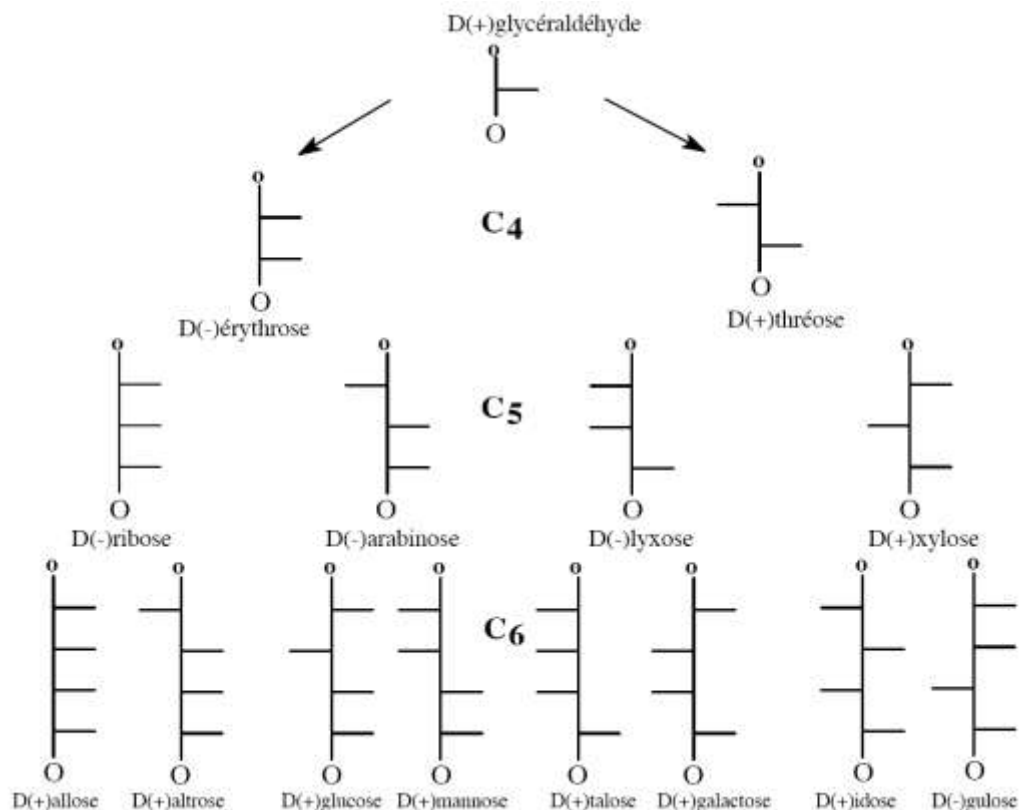
Quand on prend un tétrose, il peut y avoir 2 (2^1) conformations différentes sur un autre carbone asymétrique : ici le C₂. On les appelle des épimères.



C'est la même chose pour les hexoses, sauf qu'il peut y avoir jusqu'à 8 épimères (2^3).

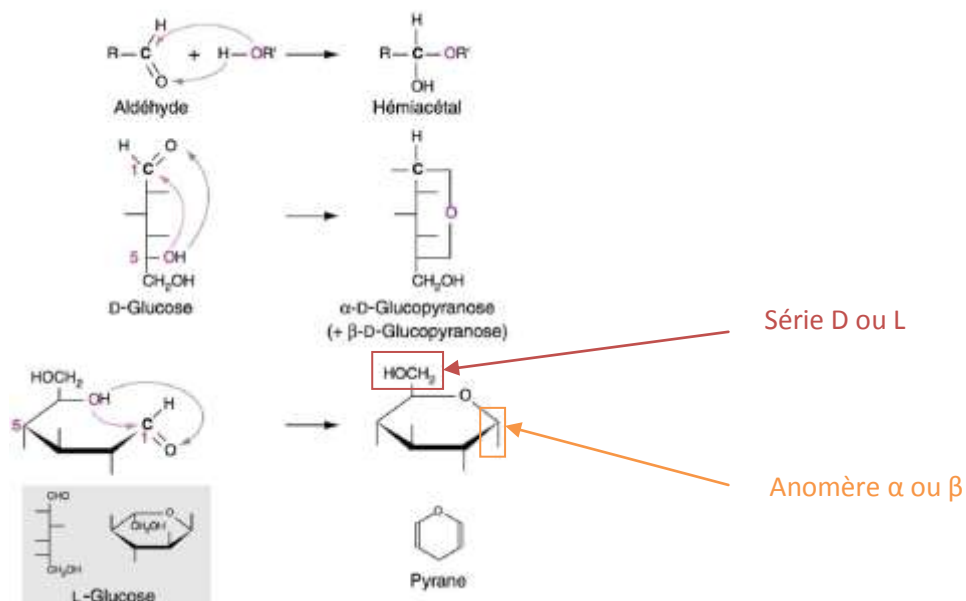


La présence de nombreux carbones asymétriques dans les sucres forme une multiplicité de conformations différentes, que l'on nomme les épimères. Les épimères portent tous des noms différents, et ont tous des propriétés biologiques différentes.



C – Cyclisation et formation des anomères

En solution à pH neutre, un sucre ne reste pas sous forme linéaire. 999/1000 sucres se transforment en forme circulaire. Un aldéhyde qui réagit avec un alcool forme un hémiacétal. On crée une liaison covalente entre la fonction aldéhyde et une fonction alcool.

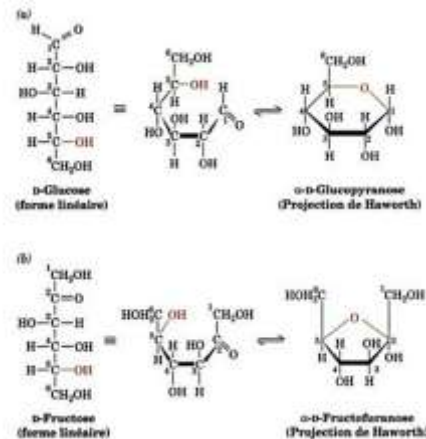


Le D glucose devient le α -D-Glucopyranose :

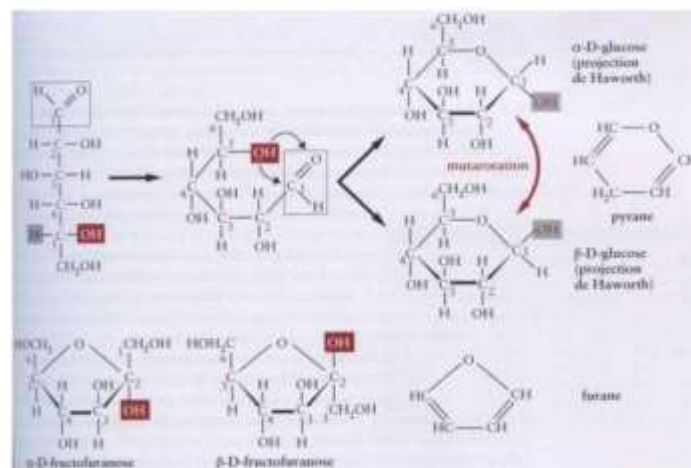
- α car on crée un nouveau carbone asymétrique, (α vers le bas et β vers le haut),
- pyranose car le cycle formé est un pyrane.

Pour bien nommer un sucre il faut savoir:

- si c'est un aldose ou une cétose
- s'il est linéaire ou circulaire
- s'il est de série L ou D
- s'il est de série α ou β (anométrie)



En solution, il y a un phénomène de **mutarotation** : on peut passer d'un anomère α ou β en revenant à la structure linéaire (il faut ouvrir le cycle).

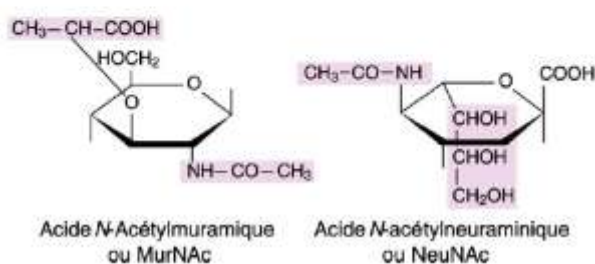
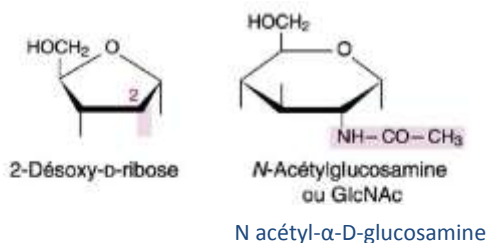


Les atomes qui composent ces cycles ne sont pas dans un même plan : on obtient 2 conformations, chaise ou bateau. On choisit la conformation la plus stable en thermodynamique, c'est la conformation chaise en β , celle où tous les substituants sont le plus écartés.



D – Fonctions chimiques des oses simples

Sur la base d'un sucre (aldohexose ou cétopentose par exemple), on peut ajouter des nombreux autres groupements. Souvent sur le carbone 2 il y a une amine, un phosphate, un sulfate... qui portent tous des charges négatives.

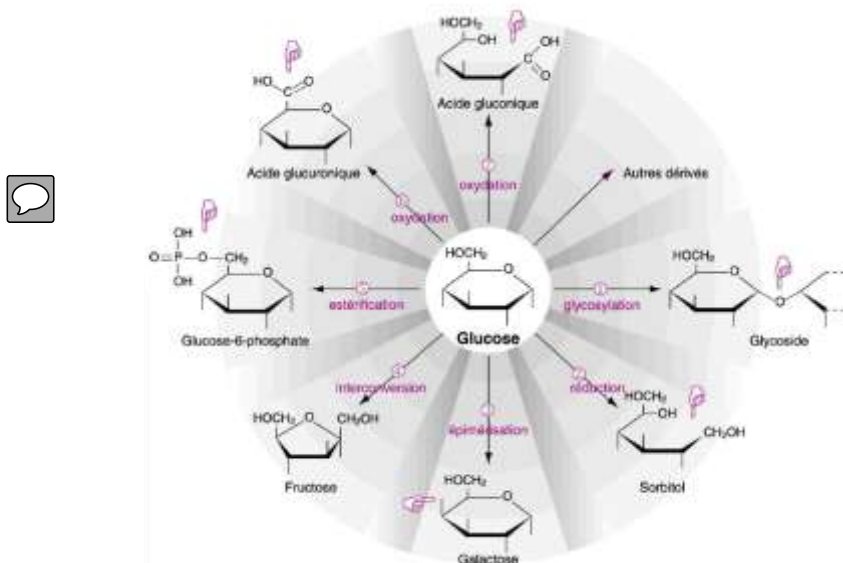


- L'acide *N*-acétylmuramique ou MurNAc est très important dans les constituants des peptidoglycanes (dans les parois) des bactéries.
- L'acide *N* acétylneuraminique est très important dans la reconnaissance et l'interaction cellulaire, on l'appelle aussi l'acide sialique.

Abréviations des oses et dérivés :

Xylose	Xyl	Acide aldonique	A
Galactose	Gal	Acide uronique	UA
Glucose	Glc	Amine	N
Mannose	Man	Acétylamine	NAc
Fructose	Fru	Acide muramique	Mur
Idose	Ido	Acide neuraminique	Neu
Fucose	Fuc	Acides sialiques	Sia
galactosamine	GalN		
acide galacturonique	GalUA		
<i>N</i> -acétylglucosamine	GlcNAc		
<i>N</i> -acétylgalactosamine	GalNAc		
acide <i>N</i> -acétylmuramique	MurNAc		

E – Principales réactions des monosaccharides



1 – Glycosylation

Grâce au OH hémiacétalique, on peut faire un lien O-glycosidique ou N-glycosidique avec les bases nucléiques.

2 – Réduction

On ajoute un réducteur (hydrogène) et on réduit le carbone anomérique ce qui produit un alcool (exemple : sorbitol, glycérol).

3 – Epimérisation

On peut transformer du D-glucose en D-galactose.

4 – Interconversions

On peut passer d'un cycle à 6C à un cycle à 5C (transformation d'un aldose en cétose).

5 – Estérification

Un groupement OH (alcool) porté par le C6 d'un glucose (ou par exemple C5 d'un pentose) réagit avec un acide ce qui forme un ester, ici phosphorique car la réaction se fait avec un acide phosphorique. Le glucose-6-phosphate démarre la glycolyse. On peut aussi former l'ATP par ajout d'esters phosphoriques (3) sur un ribose.

Le fructose 1,6-bisphosphate est estérifié sur le C1 et le C6.

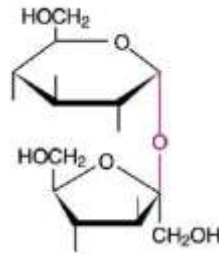
6 – Oxydation

Elle peut se faire sur le premier ou sur le dernier carbone :

- En C6, cela forme les **acides uroniques** (on les a d'abord découverts dans l'urine). Tous les **médicaments** ont beaucoup de **substances liposolubles**. Le **foie fait des réactions de glucuronoconjugaison pour rendre les médicaments glycosolubles**.
- En C1, on oxyde le carbone anomérique et l'aldose est transformé en **acide aldonique**. Les sucres s'oxydent sous forme linéaire, et ces sucres se cyclisent pour former un gluconolactone. Cette réaction se fait grâce à la glucose-oxydase, qui utilise de l'oxygène et qui libère du peroxyde d'oxygène. Pour doser les sucres, les labos dosent donc ce peroxyde d'oxygène.

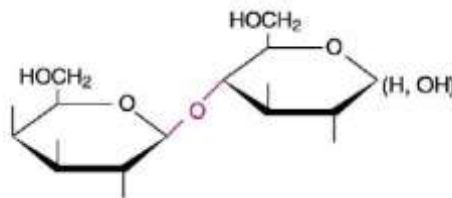


III – Disaccharides : liaison de 2 oses simples



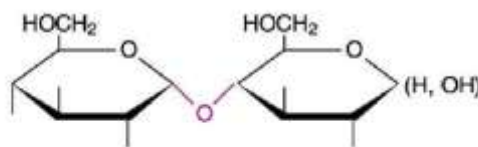
Saccharose
ou α -D-glucopyranosyl-(1 \rightarrow 2)- β -D-fructofuranose
ou Glc(α 1 \rightarrow 2) β Fru

- Le **saccharose** (de la betterave ou de la canne à sucre) est le sucre de table. C'est l'**association du glucose et du fructose**. C'est un sucre **non-réducteur**.



Lactose
ou β -D-galactopyranosyl-(1 \rightarrow 4)-D-glucopyranose
ou Gal(β 1 \rightarrow 4)Glc

- Le **lactose** (présent dans le lait) est **composé d'un galactose et d'un glucose**. Certaines populations (notamment asiatiques) sont intolérantes au lait car il y a une faiblesse de la lactase, enzyme du tube digestif qui coupe les 2 oses qui composent le lactose. C'est dû à une déficience génétique.



Maltose
ou α -D-glucopyranosyl-(1 \rightarrow 4)-D-glucopyranose
ou Glc(α 1 \rightarrow 4)Glc

- Le **maltose** (sucre de malt, présent dans la bière) issu de l'amidon de germe de blé, est **composé de 2 glucoses**.

Le **maltose** et le **lactose** sont **réducteurs**.

Dans les dissaccharides (ou diosides), il y a une liaison O-glycosidique (violet) entre le OH anomérique (α ou β) de l'un et un OH de l'autre (qui peut être anomérique ou pas).

Dans le corps, on a des enzymes qui peuvent dégrader les dissaccharides (comme le saccharose) : ce sont **les hydrolases**. Elles **coupent la liaison glycosidique**.



IV – Polysaccharides ou polysides

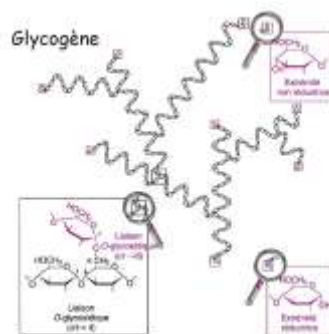
Ces molécules sont **formées de nombreuses unités monosaccharidiques** (de quelques dizaines à plusieurs centaines de milliers). Elles sont **toutes unies par des liaisons O-glycosidiques**. On les classe selon leur structure, ils sont formés :

- soit d'**un seul type d'unités : homopolysaccharides**
 - cellulose
 - glycogène
 - amidon
 - polymère de N-acétylglucosamine (chitine, ce qui donne la dureté des crustacés ou des insectes)
- soit de **différents types d'unités : hétéropolysaccharides**
 - glycosaminoglycanes des protéoglycanes
 - gommages et mucilages des végétaux

Les polysaccharides sont classés soit selon le fait qu'ils sont linéaires ou ramifiés, soit selon leur rôle de réserve (glycogène, amidon) ou de structure (cellulose, chitine).

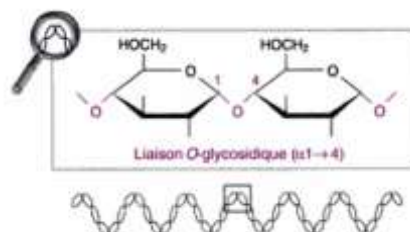
I – Homopolysaccharides

1 – Glycogène



Le **glycogène** est un **homopolymère d' α -glucose**, tout comme l'amidon, et contrairement à la cellulose qui est un polymère du β -glucose. Ses **branchements sont du type $\alpha(1\rightarrow4)$ intrachâînes**. Il peut y avoir 50 000 unités de glucose. Il y a des **ramifications toutes les 10 unités de type $\alpha(1\rightarrow6)$ interchâînes**. Ces **liaisons sont O-glycosidiques**. Il y a des **extrémités réductrices et des extrémités non-réductrices**.

2 – Amidon

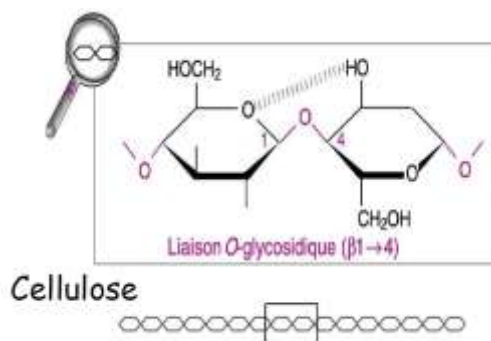


L'**amidon** est un homopolysaccharide mais un **mélange de 2 polysaccharides** :

- l'**amylose (20%)**
- l'**amylopectine (80%)**

- L'amylose est formée d'unités de D-glucose unies par des liaisons O-glycosidiques $\alpha(1\rightarrow4)$ ce qui crée une structure linéaire en hélice, stabilisée par des liaisons hydrogènes entre résidus pour stabiliser la formation hélicoïdale. Un tour d'hélice fait 6 résidus.
- L'amylopectine est une structure qui ressemble beaucoup au glycogène (10 000 unités). Les branchements sont tous les 20 à 30 résidus selon une liaison O-glycosidique $\alpha(1\rightarrow6)$.

3 – La cellulose



La cellulose est formée par des liaisons non pas $\alpha(1\rightarrow4)$ mais $\beta(1\rightarrow4)$, qui n'est pas coupée par l'homme par manque d'enzyme. Chaque glucose est liée à la suivante par une rotation de 180° . Cela forme des grandes chaînes de plusieurs milliers de D-glucoses reliées par des liaisons glycosidiques $\beta(1\rightarrow4)$.

La configuration β permet aux molécules de former de très longues chaînes rectilignes et parallèles qui s'assemblent par des liaisons hydrogène en microfibrilles, elles-mêmes s'associant entre-elles pour former les fibres de cellulose. C'est ce qui donne sa rigidité aux parois des cellules végétales.

La grande majorité des mammifères sont dépourvus de cellulase, sauf les ruminants qui possèdent des bactéries de leur panse qui en fabrique. La cellulose est présente dans :

- les habits
- le bois, le papier
- la photographie
- les jouets
- les explosifs
- ...

4 – La chitine

Les crabes possèdent une carapace de chitine qui contient des homosaccharides linéaires composés de N-acétylglucosamine. Ils sont liés par des liaisons $\beta(1\rightarrow4)$. Les carapaces des insectes ou les squelettes d'insectes sont très rigides.



II – Hétéropolysaccharides : plusieurs types d'oses

L'agarose est un hétéropolysaccharide linéaire qui résulte de la condensation d'unités disaccharidiques formées de D et de L-galactose irrégulièrement sulfatés (rajoute une charge négative). L'agarose est présente dans les algues, et dans les labos pour faire des boîtes d'agar (boîtes de pétri). Quand on le chauffe il est liquide, puis il devient solide en refroidissant. On l'utilise aussi pour les électrophorèses : on fait passer un courant électrique dans le gel d'agarose et on peut faire une séparation des macromolécules en fonction de leur taille.

V – Glycosaminoglycanes de structure et de sécrétion

Les GAG de structure ont un rôle dans le tissu de soutien et la matrice extracellulaire car elles sont étirées et rigides grâce aux liaisons hydrogènes entre les résidus sucrés. Elles sont poly-anioniques (charges négatives) et fixent des cations. Elles ont un pouvoir osmotique : elles attirent l'eau, ce qui donne un tissu extracellulaire extrêmement riche en eau. Dans les cartilages ou les tendons, le fait qu'il y a des protéines qui donnent une structure élastique, cela évite les phénomènes de tension ou de problèmes à cause des frottements. Elles peuvent fixer 10 000 fois leur volume en eau.

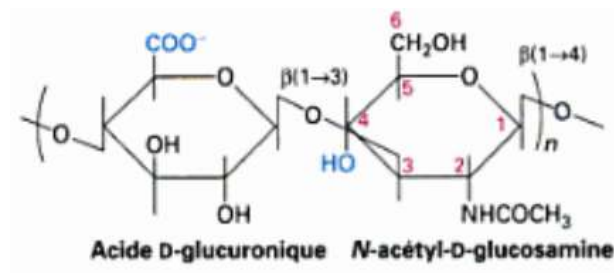


I – GAGs de structure

1 - L'acide hyaluronique

Formule :

GlcUA $\beta(1-3)$ GlcNAc $\beta(1-4)$ = acide glucuronique $\beta(1-3)$ N-acétyl-glucosamine $\beta(1-4)$ 



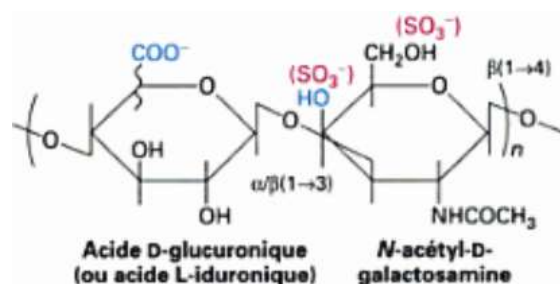
Il peut être répété 50 000 fois. La partie protéique est beaucoup plus importante que la partie sucrée. Tous les tissus conjonctifs contiennent de l'acide hyaluronique. Chaque ovule est entouré d'acide hyaluronique et le spermatozoïde a des hyaluronidases pour pouvoir rentrer dedans.



2 – Les chondroïtines sulfate

Formule :

GlcUA $\beta(1-3)$ GalNAc-6-sulfate $\beta(1-4)$ = acide glucuronique $\beta(1-3)$ N-acétyl-galactosamine $\beta(1-4)$ 



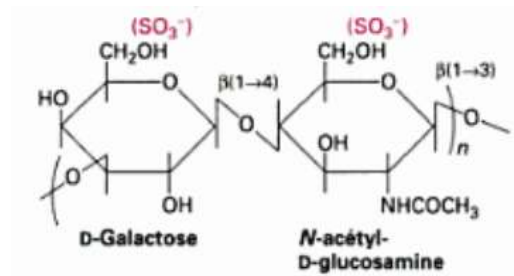
Les groupements en position C4 ou C6 peuvent être sulfatés sur les galactosamines ce qui rajoute des charges négatives. Il y en a beaucoup dans la cornée et dans les cartilages.



3 – Les kératanes sulfate

Formule :

Gal $\beta(1-4)$ GlcNAc-6-sulfate $\beta(1-3)$ = galactose $\beta(1-4)$ N-acétyl-glucosamine-6-sulfate $\beta(1-3)$ 




Plusieurs milliers ou dizaines de milliers d'unités. Ces 2 oses sont sulfatés en position 6. Il peut y avoir des liaisons O-glycosidiques avec des sérines ou thréonines (avec fonctions alcool) qui représentent des fractions mineures de ces GAGs. Ils se trouvent dans les **tissus conjonctifs lâches**. On peut aussi les relier avec des liaisons N-glycosidiques avec l'asparagine au niveau de la **cornée**.

4 – Les dermatanes sulfate

Formule :

GlcUA ou IdUA $\beta(1-3)$ GalNAc-4-sulfate $\beta(1-4)$

= acide glucuronique ou iduronique $\beta(1-3)$ N-acétyl-galactosamine-4-sulfate $\beta(1-4)$ 

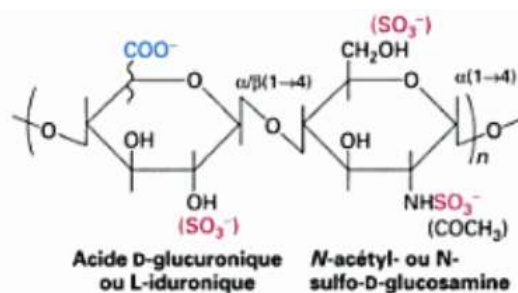
Il y a des groupements sulfate en positions C2 et C4. Ils se trouvent dans la **peau** et les **tendons**.

5 – Les héparanes sulfate

Formule :

GlcUA-2-sulfate ou IdUA $\beta(1-4)$ GlcN-6-sulfate $\alpha(1-4)$

= acide glucuronique-2-sulfate ou iduronique $\beta(1-4)$ N-acétyl-glucosamine-6-sulfate $\alpha(1-4)$ 



Les 2 oses sont sulfatés en position C2 et C6 ce qui apporte des charges négatives. On les trouve **dans la peau**, c'est ce qui permet d'attirer l'eau et qui **donne à la peau ses propriétés élastiques et hydraté**.

II – GAG de sécrétions

1 – L'héparine [*hepar* : foie] 🔑

Formule :

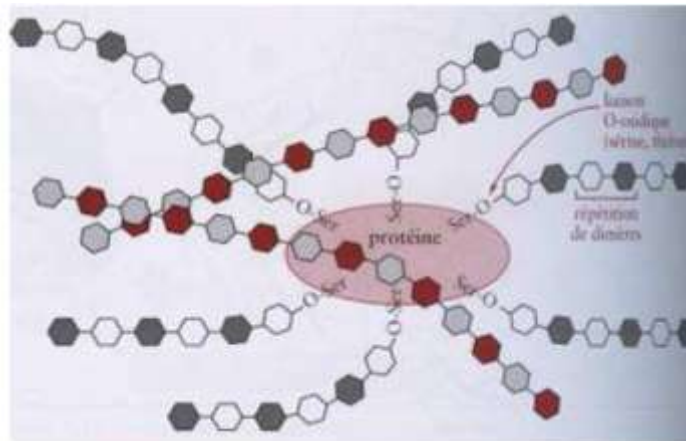
IdUA-2-O-sulfate $\alpha(1-4)$ D-GlcN-N-sulfate, 6-O-sulfate $\alpha(1-4)$

= acide iduronique-2-O-sulfate $\alpha(1-4)$ N-acétyl-glucosamine-N-sulfate & 6-O-sulfate $\alpha(1-4)$

C'est un **anticoagulant sécrété par des mastocytes**. Par rapport aux héparanes sulfate, dans ce cas là, l'héparine est beaucoup plus sulfatée et l'acide iduronique l'emporte sur l'acide glucuronique, et ça c'est lié à une protéine qui contient des lipides et des glucides. 💬

VI – Protéoglycanes

Il y a **systématiquement une protéine qui représente une fraction très faible (5% de l'ensemble)**. Souvent, il y a un « squelette » sur lequel de **très longues chaînes polysaccharidiques s'assemblent par liaisons covalentes à la protéine ou non (elles peuvent aussi se balader à côté)**. 💬



Les sucres se succèdent par :

- **une hexosamine** (ex : N acétylglucosamine reliée en β avec un acide glucuronique) **en $\beta 1 \rightarrow 4$**
- **un acide uronique en $\beta 1 \rightarrow 3$**

Protéoglycanes se trouvent beaucoup **dans les cartilages**, cela permet d'avoir des **propriétés élastiques et antifrictions pour que les articulations fonctionnent bien**. Cela est dû à la structure : l'acide hyaluronique est au centre et les protéines associées à cet acide sont reliées grâce à des protéines de liaison. Sur les protéines associées, il y a d'autres GAG comme la chondroïtine-sulfate et la kératane-sulfate.

VII – Peptidoglycane

Très important dans le règne bactérien (qu'elles soient gram + ou gram -) surtout les eubactéries, ont besoin d'être protégées de l'extérieur. Cette barrière est constituée de longues chaînes polysaccharidiques **constituées de 2 unités : l'acide Nacétylmuramique (ANAM) et la NAG (N acétylglucosamine) par des liaisons $\beta(1-4)$** . Ces chaînes ont des acides aminés, qui peuvent être L ou D (sauf la glycine) et la plupart du temps ils sont L. Sauf chez les bactéries où il y a l'énantiomérisation L et D. Ce peptidoglycane s'appelle la **muréine**. 💬

Entre les chaînes protéiques (tétrapeptides), il peut y avoir des ponts (pentapeptide de glycine). Ce qui forme des structures bidimensionnelles pour des bactéries à gram – et en 3 dimensions pour les gram +. L'acide lipotéichoïque fait que les gram + se colorent car ces acides se positionnent dans les parois.

Les gram + ont jusqu'à 50% du poids composé de ce peptidoglycane.

Il y a toute une série d'antibiotiques comme la pénicilline qui empêchent que la paroi soit faite correctement.

VIII – Glycoprotéines

Une partie protéique importante (+90%) et par liaison covalentes de 3 à plusieurs unités glucidiques qui sont associés après la synthèse de la protéine (modifications post-traductionnelles). Souvent les glucides associés sont assez complexes et donnent des propriétés très particulières aux protéines.



Ces oligosaccharides sont fixés sur la chaîne polypeptidique par une liaison O-glycosidique avec le OH hémiacétalique et des acides aminés alcools comme hydroxyllysine, sérine et thréonine. Ou par une liaison N-glycosidique avec une Asparagine et le C hémiacétalique. C'est par cette dernière que sont reliées les bases. C'est presque toujours la N-acétylglucosamine qui forme ces liaisons glycosidiques.

Donc généralement les protéines sont des hétéroprotéines (lipides ou glucides). Ces chaînes oligosaccharidiques des protéines peuvent être courtes ou longues mais sont souvent ramifiées (forment comme des antennes ce qui va être très important pour la reconnaissance intercellulaire ou intermoléculaire).

Les glucides aident à rendre les protéines hydrosolubles car les glucides sont extrêmement solubles dans l'eau.

Ca peut aussi être impliqué dans le repliement conformationnel de la protéine.

Ca peut induire une dissymétrie membranaire (la membrane plasmique va être dissymétrique, ce qui s'appelle des antennes glucidiques sur le toit de la cellule ou marqueurs de surface, comme les antigènes qui seront reconnus par le système immunitaire comme les virus ou les bactéries qui en ont).

Mais leurs rôles sont souvent inconnus.

Les sucres associés aux protéines :

- pentoses (xyloses) ou hexoses (galactoses et mannose, et glucose juste dans le collagène)
- 6-désoxyoses
- hexosamines
- acide sialique (N ou O acétylés)

IX – Glycolipides

Ce sont les composants majeurs des membranes cellulaires. On rajoute des sucres à des lipides, greffés de manière covalente. Ces radicaux sucrés sont souvent vers l'extérieur. Le but est de donner une information spécifique soit pour une reconnaissance, soit pour donner une appartenance comme les groupes sanguins.

O : donneur universel. AB : receveur universel.

Si on donne du sang A à un receveur B : il va y avoir une hémolyse massive des globules du donneur.

Groupe O : motif de 5 hexoses commun aux trois groupes qu'on appelle la substance H. Du coup l'organisme receveur, qu'il soit A B ou O, possède ce motif donc il ne l'éliminera pas.

Mais le groupe A possède un motif sucré en plus, ainsi que le groupe B qui en a un différent.

Les **gangliosides** sont des **composants du SNC**. Ils sont importants : ils représentent **6% des lipides membranaires de la matière grise**. Il y a différents sucres associés à des bicouches lipidiques qui sont associés par des glycosyltransférases qui se trouvent en particulier sur les neurones. Il y a 3 grands types :

- GM1
- GM2
- GM3

Des enzymes coupent ces sucres pour que cela fonctionne, quand il manque des enzymes il peut y avoir des maladies comme les gangliosidoses, les maladies de Tay-Sachs. Ces GM servent à faire des connexions correctes et de bien communiquer entre les cellules nerveuses.

X – Importance biologique des glucides

A quoi ça sert un glucide ?

- un **rôle extracellulaire**
 - **rôle structural** : forme un gel car les glucides soutiennent (par exemple la MEC) et protègent comme :
 - la cellulose qui forme des microfibrilles qui s'assemblent en macrofibrilles et les hexamères de ces dernières forment les fibres de cellulose
 - la chitine qui forme l'exosquelette des crustacés et des insectes
 - la muréine qui forme la paroi des bactéries
 - les GAGs du cartilage et des tendons
- un **rôle intracellulaire**
 - **rôle énergétique** : l'oxydation des glucides via la phosphorylation oxydative dans les mitochondries, la glycolyse et le cycle de Krebs produite l'énergie de toute cellule non photosynthétique
 - **rôle métabolique** :
 - production d'énergie ou stockage
 - transformation en autre chose : acide aminé, lipide...
- un **rôle intercellulaire**
 - les glucides sont capables de faire de la **communication inter ou intracellulaire** : il y a beaucoup de signalisation dans les cellules, qui font souvent intervenir les sucres qui créent une cascade réactionnelle qui modifie l'expression des gènes
 - les **sélectines** : quand on se coupe, il y a une inflammation avec pus et sang. Puis ça gonfle : cela est dû à une glycoprotéine transmembranaire = sélectine. Elles peuvent être reconnues par d'autres glycoprotéines réceptrices.
 - les polynucléaires peuvent s'extravaser par reconnaissance de cellules endothéliales grâce aux glycoprotéines (sélectines E sur cellules endothéliales et L sur leucocytes). La protéine ne sert qu'à créer une architecture sur laquelle se fixent les glucides.
 - le **transport** : les glycoprotéines peuvent transporter des molécules pour les donner aux autres tissus
 - les **sélectines inhibent** la croissance des cellules ██████████ en participant à l'adhérence.

