

6. VUE CAVALIÈRE DE L'ICOSAÈDRE inclus dans le cube, tirée du *Libellus de quinque corporibus regularibus* (Petit livre à propos des cinq corps réguliers) de Piero della Francesca. Le dessin est autographe, le texte d'un copiste inconnu. Piero explique minutieusement comment chacune des six faces du cube contient une arête de l'icosaèdre placée en situation médiane. Cette construction n'est pas dans le livre xv des *Éléments* d'Euclide (écrit en réalité bien après Euclide), et il est probable que Piero souhaite en souligner l'originalité : elle montre en particulier que six des arêtes de l'icosaèdre, bien choisies, sont orthogonales deux à deux. Piero della Francesca est le premier à fournir une visualisation de polyèdres en trois dimensions.

$$x = (\sqrt[4]{160\,000\,M/C} - 20) \text{ deniers.}$$

Cette généralisation n'est toutefois pas donnée par Piero. Au contraire, la formule est faussement présentée comme la résolution de l'équation générale $ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx = e$ (avec des coefficients quelconques), et le problème financier apparaît comme un simple exemple de sa validité. Il n'en reste pas moins qu'il a réussi à résoudre une équation particulière du quatrième degré, ainsi que d'autres du troisième et du cinquième degré qui peuvent être obtenues à partir du même problème si l'on applique la durée de trois et de cinq années. Certaines de ces formules ne se trouvent que dans les ouvrages de Piero et peuvent donc lui être attribuées. La découverte peu après, par d'autres mathématiciens, de la formule de résolution des équations du troisième degré vient sans doute de cette habileté dans la manipulation des coefficients, dont Piero a accéléré la mise en place, et de l'encouragement fourni par de tels succès partiels.



La notation algébrique utilisée par Piero est aussi originale ; on la retrouve, avec quelques variantes, chez plusieurs autres mathématiciens de l'époque, mais elle a rapidement disparu, ne laissant derrière elle qu'une trace de l'intérêt intense pour l'algèbre. Tout cela confirme la participation active de Piero au débat algébrique de la seconde moitié du XV^e siècle.

Piero della Francesca, peintre mathématicien, a été l'un des premiers techniciens qui surent devenir des scientifiques. Ce phénomène, conjointement avec l'intérêt des scientifiques pour les techniques, a été décisif dans la «révolution scientifique» de la Renaissance.

Enrico GAMBA est professeur d'histoire des mathématiques à l'Université catholique de Brescia. Vico MONTEBELLI est professeur de mathématiques appliquées.

Davis M. DALY, *Piero della Francesca's Mathematical Treatises*, Longo, Ravenna, 1977.

G.C. ARGAN et R. WITTKOWER, *Perspective et histoire au Quattrocento*, Éditions de la Passion, Paris 1990.

J.-P. LE GOFF, *Aux confins de l'art et de la science : le De prospectiva pingendi de Piero della Francesca*, in : D. Bessot, Y. Hellegouarch et J.-P. Le Goff (éditeurs), *Destin de l'art, desseins de la science*, Actes du colloque ADERHEM de Caen (octobre 1986) diffusion IREM de Basse-Normandie, Caen 1991.

P. COLMAR, *La perspective en jeu*, Éditions Gallimard, Paris, 1992.

D. BESSOT et J.-P. LE GOFF, *Mais où est donc passée la troisième dimension ?*, in *Histoires de problèmes, histoire des mathématiques*, Éditions Ellipses, Paris, 1993.

Piero della FRANCESCA, *Libellus de quinque corporibus regularibus*, Edizione nazionale, Giunti, Florence, 1995.

Les mathématiciens, Bibliothèque Pour la Science, 1996.

Thomas BANCHOFF, *La quatrième dimension*, collection Univers des sciences, Pour la Science, 1996.

L'ADN, ressort moléculaire

J.-F. ALLEMAND • A. BENSIMON • D. BENSIMON • F. CARON • D. CHATENAY
PH. CLUZEL • V. CROUETTE • CH. HELLER • R. LAVERY • A. LEBRUN
T. STRICK • J.-L. VIOVY

Les physiciens et les biologistes explorent les propriétés élastiques de l'ADN. Ils parviennent à manipuler des molécules d'ADN isolées et découvrent ainsi de nouvelles formes de la molécule.

Les biologistes savent depuis longtemps que l'hérédité est contenue dans la cellule, essentiellement sous la forme d'une longue molécule : l'ADN. L'information génétique est enregistrée dans cette molécule par un codage chimique, fondé sur quatre sous-unités, ou nucléotides ; chaque nucléotide est composé d'un groupe sucre, d'un groupe phosphate et d'une des quatre bases : l'adénine (A), la thymine (T), la guanine (G) et la cytosine (C). L'ADN existe normalement sous la forme d'une double hélice qui permet aux bases des deux brins de s'apparier en paires A-T et G-C. Ainsi les deux brins de la molécule portent des copies complémentaires du même message génétique.

Il était alors tentant de comparer cette longue molécule (ou polymère) à une bande magnétique sur laquelle était inscrit le programme de la vie. Dans cette analogie, les chromosomes sont, en quelque sorte, des bobines permettant d'enrouler proprement une molécule d'ADN de dix centimètres de long (pour l'espèce humaine) dans un volume de l'ordre d'un micromètre (ou millionième de mètre) au cube. Cependant, depuis quelques années, cette description semble simpliste : si l'information génétique reste fondamentale, les propriétés mécaniques (dynamiques et statiques) du support de cette information (la molécule d'ADN) se révèlent d'une importance cruciale pour le fonctionnement des cellules.

C'est une surprise, car la monotonie de la structure chimique, avec la répétition de quatre types de sous-unités seulement, n'encourageait pas des explorations chimiques approfondies.

Contrairement aux protéines, dont les chaînes latérales des 20 sortes d'acides aminés permettent de savants repliements et des propriétés catalytiques remarquables, l'ADN semble «cacher» ses bases au centre d'une structure hélicoïdale monotone.

Torsions et entortillements

Tout d'abord, on a observé que la séquence des bases engendrait des modulations de la structure hélicoïdale de l'ADN et de ses propriétés mécaniques : la séquence des bases induit des changements du pas de la double hélice, des courbures locales de la molécule et des variations des distances et des angles de liaisons entre les paires de bases. Un exemple est donné par l'étude du mode d'action de l'enzyme nommée désoxyribonucléase I. Cette protéine coupe les brins d'ADN ; on a longtemps cru qu'elle agissait en des points aléatoires de la séquence, mais une étude fine a révélé que l'enzyme agit en coupant l'ADN en des sites préférentiels où la molécule d'ADN est plus flexible.

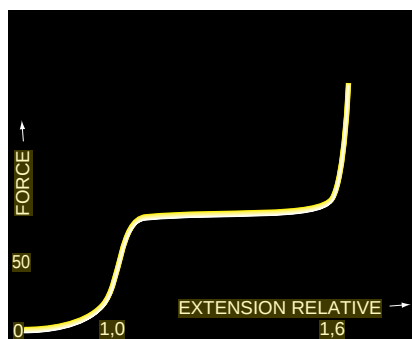
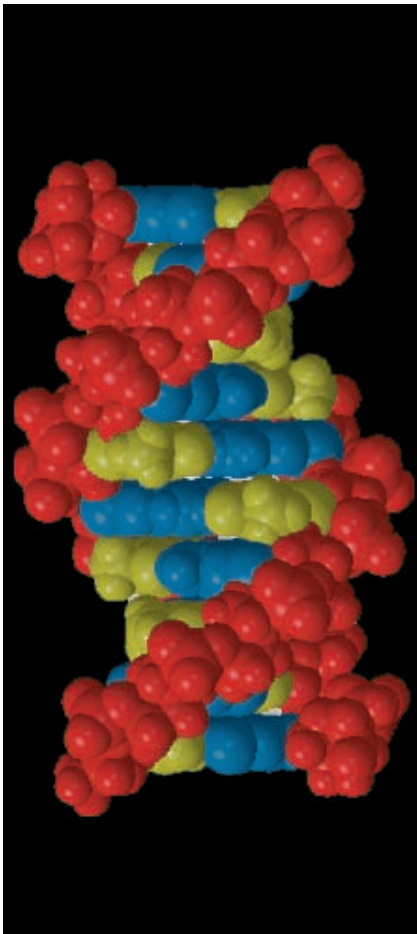
Plus récemment, l'étude des phénomènes de recombinaison dans le micro-organisme *Escherichia coli* a montré qu'une autre enzyme, nommée Rec A, assure la formation de triples brins d'ADN stables : dans ces structures, un troisième brin identique à l'un des deux brins de la double hélice, vient se loger parallèlement au brin de même séquence, dans le grand sillon de la double hélice initiale. Sontanément, une triple hélice ne se forme pas quand on mélange une double hélice d'ADN avec l'un des deux brins, et le nouveau mode d'appariement

résulte d'un étirement de la double hélice, à la suite de son interaction avec l'enzyme Rec A. Autrement dit, l'extensibilité de l'ADN pourrait jouer un rôle dans les mécanismes cellulaires de reconnaissance par la séquence.

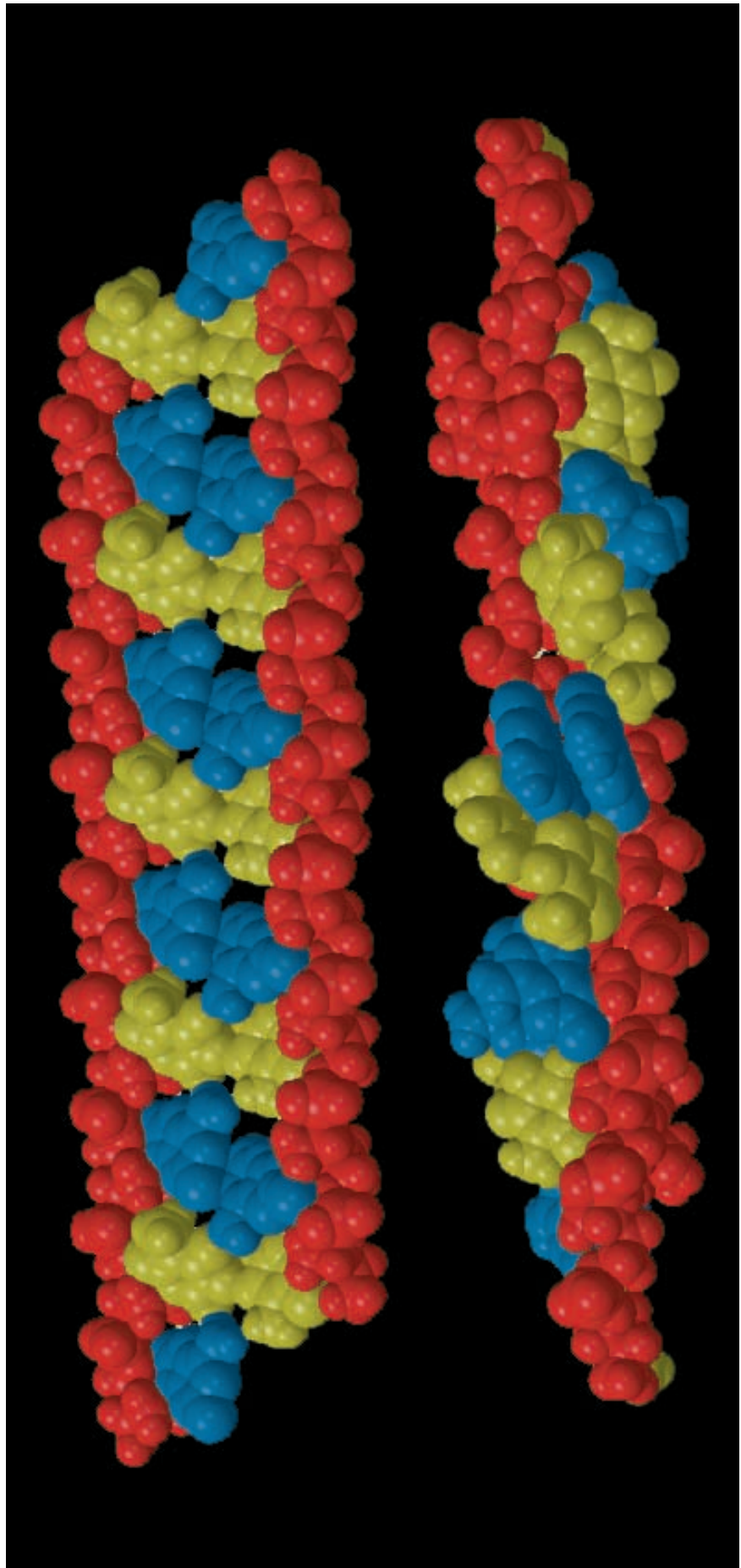
Depuis une dizaine d'années, on comprend que l'ADN peut également être surenroulé ou sous-enroulé : la double hélice peut être comme un cordon de téléphone qui a été tourné sur lui-même, soit dans le sens de l'enroulement de base, soit dans le sens contraire. On a compris que les propriétés de torsion et de superhélicité sont de deux types : locales ou à longue distance. Dans les effets locaux, la superhélicité négative (sous-enroulement) peut induire ou faciliter la séparation des deux brins d'une double hélice (cette séparation joue un rôle dans le démarrage de la transcription et de la réplication). La superhélicité peut aussi déclencher des changements de structure, la double hélice adoptant une forme de croix ou s'enroulant dans le sens inverse du sens habituel.

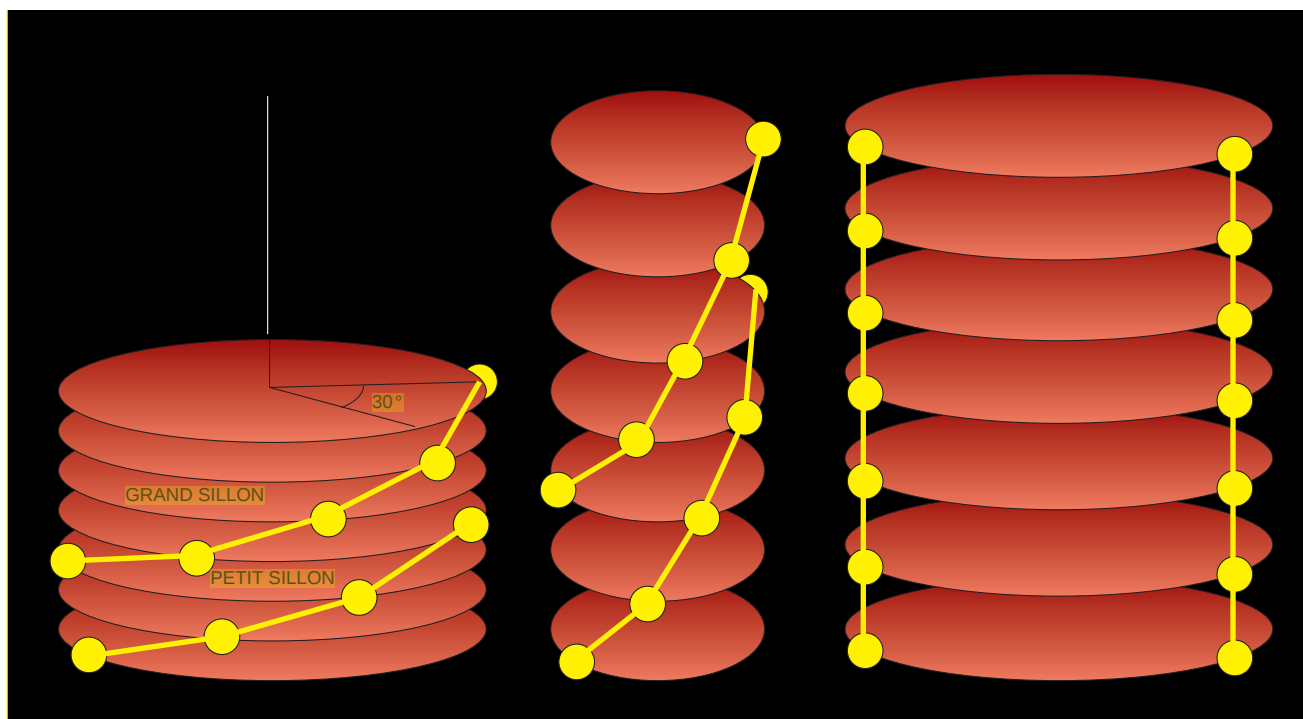
D'une manière plus subtile, un changement de torsion de la molécule provoque des entortillements de l'axe de la double hélice en des structures dites «plectonémiques» ou «solénoïdales», à la façon d'un cordon de téléphone (voir la figure 3). Ces repliements qui rapprochent des séquences éloignées permettent ainsi l'interaction de gènes distants sur l'ADN. Ils créent aussi des courbures locales qui favorisent l'action de certaines enzymes.

Les effets à longue distance sont faciles à imaginer : une contrainte de torsion locale peut se propager ou se diluer par relaxation le long d'une



1. L'ADN est une molécule en forme de double hélice dont les physiciens explorent l'élasticité. Quand ils tirent sur les extrémités d'un ADN sous la forme B, ou forme normale (*ci-dessus*), ils observent des comportements différents (*ci-contre*) selon les extrémités des brins sur lesquelles ils tirent. Le brusque allongement observé, quand la force de traction augmente progressivement (*courbe ci-dessus*), correspond à une modification de structure de l'ADN : les modélisations par ordinateur révèlent que la forme normale, ou forme B, se transforme en une structure allongée (*à droite*), dont le diamètre est inférieur à celui de la molécule initiale. Sur les modèles moléculaires, les brins composés des groupes phosphate et des groupes sucre sont en rouge, et les bases sont en bleu et en jaune.





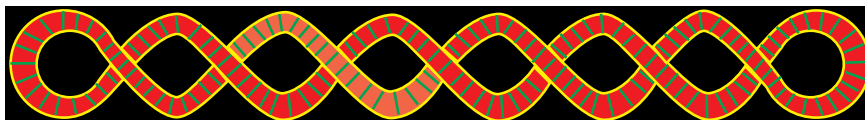
2. L'ÉTIREMENT DE L'ADN (en jaune) peut, selon les cas, conduire à deux types de structures : soit le diamètre de la molécule est réduit, soit la molécule se déroule. Le type de déformation effectivement

observé dépend des extrémités de la molécule sur lesquelles les forces de traction sont exercées. Sur cette figure, on a représenté par des sphères jaunes les points d'attache des bases.

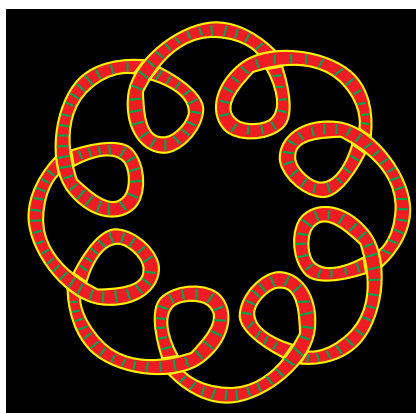
double hélice. Un exemple très révélateur a été la découverte des vagues de superhélicité positives et négatives engendrées par le déplacement de l'enzyme nommée ARN polymérase (voir la figure 5) : cette dernière, qui synthétise l'ARN à partir de l'ADN, forme un gros complexe de forte inertie avec la chaîne naissante d'ARN sur laquelle des structures nommées ribosomes commencent à se fixer afin de fabriquer les protéines codées par les gènes. Cette inertie peut même être renforcée par un attachement à des membranes,

comme dans le cas de la synthèse de protéines qui sont excrétées par les cellules ou qui vont se loger dans les membranes. Lorsque le complexe formé autour de l'ARN polymérase se déplace le long de la molécule d'ADN, afin de transcrire l'ADN en ARN, il conserve son orientation, en raison de sa liaison à la membrane, de sorte que c'est la double hélice qui tourne autour de son axe. Toutefois, la double hélice ayant également une forte inertie, le déplacement de l'ARN polymérase augmente la torsion (suren-

roulement) en avant du complexe de transcription et la diminue (désenroulement) en arrière. Ces modifications devraient ralentir considérablement la progression de l'ARN polymérase, qui aurait à dérouler une hélice excessivement tordue. Cependant des enzymes cellulaires nommées topo-isomérases relaxent ces tensions de surenroulement ou de désenroulement en coupant un des brins et en laissant les deux brins tourner l'un autour de l'autre jusqu'à ce que la torsion soit nulle. Ces actions enzymatiques ont un délai d'action, de sorte que la propagation et l'interaction de ces contraintes locales peut favoriser ou inhiber l'expression des gènes voisins.



3. LA DOUBLE HÉLICE d'ADN est généralement sous-enroulée d'environ cinq pour cent, ce qui la conduit à présenter des entortillements analogues à ceux des cordons de téléphone. Ces structures qui se nomment plectonèmes sont, selon les conditions, linéaires (en haut) ou solénoïdales (en bas). Ces entortillements engendrent des zones de forte courbure et des zones de courbures réduites (respectivement les extrémités et la partie centrale de la structure ci-dessus), que diverses enzymes peuvent modifier. Les biologistes découvrent aujourd'hui que ces parties de courbure différente de la courbure moyenne résultent de la séquence particulière de l'ADN, c'est-à-dire de la nature des sous-unités dont l'enchaînement constitue l'ADN.



Les deux élasticités de l'ADN

Dans cet article, nous examinerons l'importance des techniques de physique dans l'étude des propriétés d'élasticité de l'ADN. Nous envisagerons successivement les propriétés d'extensibilité et de superhélicité.

Pour étudier l'élasticité d'une molécule telle que l'ADN, il faut pouvoir l'attraper par les deux bouts. C'est possible avec l'ADN, car les biologistes maîtrisent l'utilisation des enzymes qui coupent, qui réparent, qui acco-