Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

EPLEFPA Dijon Quetigny Plombières-lès-Dijon
Site de Quetigny (21) • LEGTA Olivier de Serres
Classe préparatoire ATS (Adaptation Technicien Supérieur) Biologie
Préparation des Concours agronomiques et vétérinaires (voie C)

ENSEIGNEMENT DE BIOLOGIE • COURS
Partie A. L'unité et la diversité du monde vivant
Sous-partie A.1. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle cellulaire

Chapitre 1

La cellule eucaryote

Étude comparative d'une cellule animale (cellule acineuse du pancréas de Mammifère) et d'une cellule végétale (cellule du parenchyme foliaire palissadique d'Angiosperme Eudicotylédone)

Inclus : Membranes biologiques (A.2.2)

Objectifs : extraits du programme

PARTIE A : L'UNITÉ ET LA DIVERSITÉ DU MONDE VIVANT	
Objectif : **montrer l'unité et la diversité du monde vivant, en s'appuyant sur un nombre limité de groupes d'organismes et d'exemples.** ***L'unité du vivant s'observe aux niveaux moléculaire, cellulaire, et au cours des processus de construction des individus.*** ***La diversité du vivant est envisagée en relation avec les niveaux d'organisation et les modes de vie des organismes. Des caractères sont utilisés pour identifier les organismes et établir des liens de parenté au sein de la diversité du vivant***	
1. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle cellulaire	**La cellule est l'unité de base de la constitution de tous les organismes vivants. Cette structure présente des particularités en relation avec des spécialisations fonctionnelles.**
La cellule, unité et diversité structurale et fonctionnelle du vivant	- Le modèle cellulaire Eucaryote est construit à partir de deux exemples de cellules avec une spécialisation fonctionnelle : - cellule acineuse pancréatique de Mammifère ; - cellule chlorophyllienne de parenchyme palissadique d'Angiosperme. **[TP A1]** **Mots-clés** [Membrane plasmique, matrice extracellulaire, compartiments, cytosquelette, chromosome, système endomembranaire, organites bimembranaires, origine endosymbiotique des plastes et des mitochondries] *Les relations structure/fonction sont établies sans développer les voies métaboliques.*

2. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle moléculaire **2.2 Le modèle de la mosaïque fluide des membranes biologiques**	- Le modèle unitaire de la membrane se fonde sur les propriétés des molécules constitutives. - Des membranes délimitant un ou des compartiments caractérisent le vivant. **[TP A1]** **Mots-clés** [*Lipides et protéines constitutifs, amphiphilie des constituants, fluidité, organisation asymétrique*] *La diversité fonctionnelle des membranes est construite tout au long du programme et non développée isolément dans cette partie.*

Introduction

La **cellule** est la ***plus petite unité de structure et de fonctionnement d'un être vivant*** (complément 1 : revoir les échelles de définition du vivant). On peut distinguer **deux grands types cellulaires** :

- La **cellule eucaryote** : ***cellule compartimentée dont l'ADN est enfermé dans un noyau et dont les compartiments présentent une spécialisation fonctionnelle***. On trouve aussi un peu de **matériel génétique** dans **certains compartiments** (mitochondries, plastes).
- La **cellule procaryote** : ***cellule souvent peu ou pas compartimentée*** (mais nous verrons la plus belle exception : celle des Cyanobactéries) ***dont l'ADN est situé dans une zone du cytoplasme nommée nucléoïde***. On trouve aussi un peu de matériel génétique dans les **plasmides**, ***petits morceaux circulaires d'ADN***.

Les organismes peuvent être **uni-** ou **pluricellulaires**. *La plupart des 'procaryotes' sont unicellulaires et non compartimentés, mais nous verrons que ces points peuvent être clairement nuancés au prochain chapitre.*

Au sein des **cellules eucaryotes**, le programme invite à distinguer le **type « animal »** et le **type « végétal (cholorophyllien) »** même si de nombreuses variations existent tant chez les Animaux que chez les 'plantes'. Le **premier type de cellule** sera examiné au travers de l'exemple de la **cellule acineuse exocrine du pancréas** de Mammifères alors que le **second** aura pour support la **cellule du parenchyme foliaire palissadique** d'Angiospermes Eudicotylédones.

Comment s'organise et fonctionne la cellule eucaryote ? Comment la spécialisation fonctionnelle s'articule-t-elle avec l'intégration dans un organisme ?
[Programme limité à deux types cellulaires comparés]
Quelques détours par d'autres types cellulaires contribueront à mieux construire les notions.

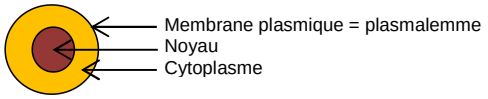
Important : ce chapitre est à mettre en lien permanent avec le TP A1 (Observation et organisation de quelques types cellulaires).
+ Voir compléments 3 (tissus animaux) et 4 (tissus végétaux)

Encadré A La cellule eucaryote : des points de repère pour débuter

Trois parties principales dans une cellule eucaryote

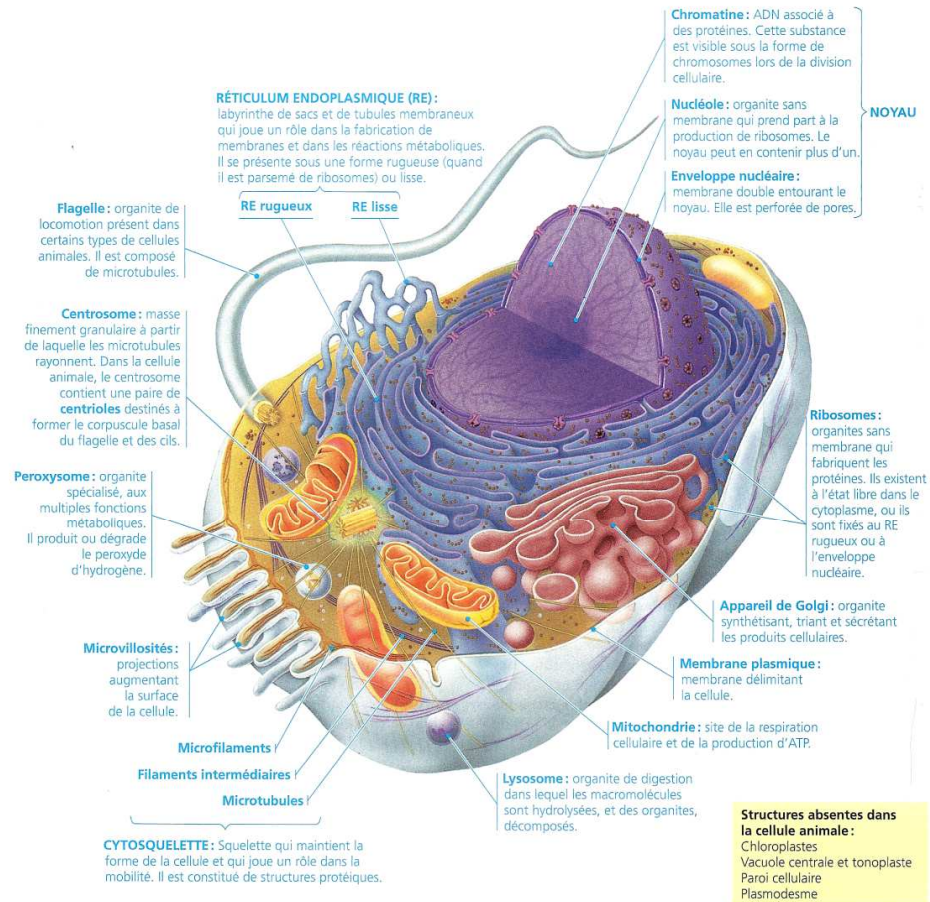
➢ Une **cellule eucaryote** comprend fondamentalement :

- un **noyau** : ***structure limitée par une enveloppe (= double membrane) qui contient l'information génétique de la cellule sous forme d'ADN***.
- un **cytoplasme** : ***comprend un liquide fondamental très riche en eau et solutés variés (cytosol = hyaloplasme) et d'autres compartiments séparés du hyaloplasme par une ou deux membranes regroupés en ensembles fonctionnels qu'on appelle organites***.
- une **membrane plasmique** = **membrane cellulaire** = **membrane cytoplasmique** = **plasmalemme** : ***structure qui délimite la cellule et assure les échanges entre la cellule et le milieu extracellulaire***.



Des cellules hautement compartimentées

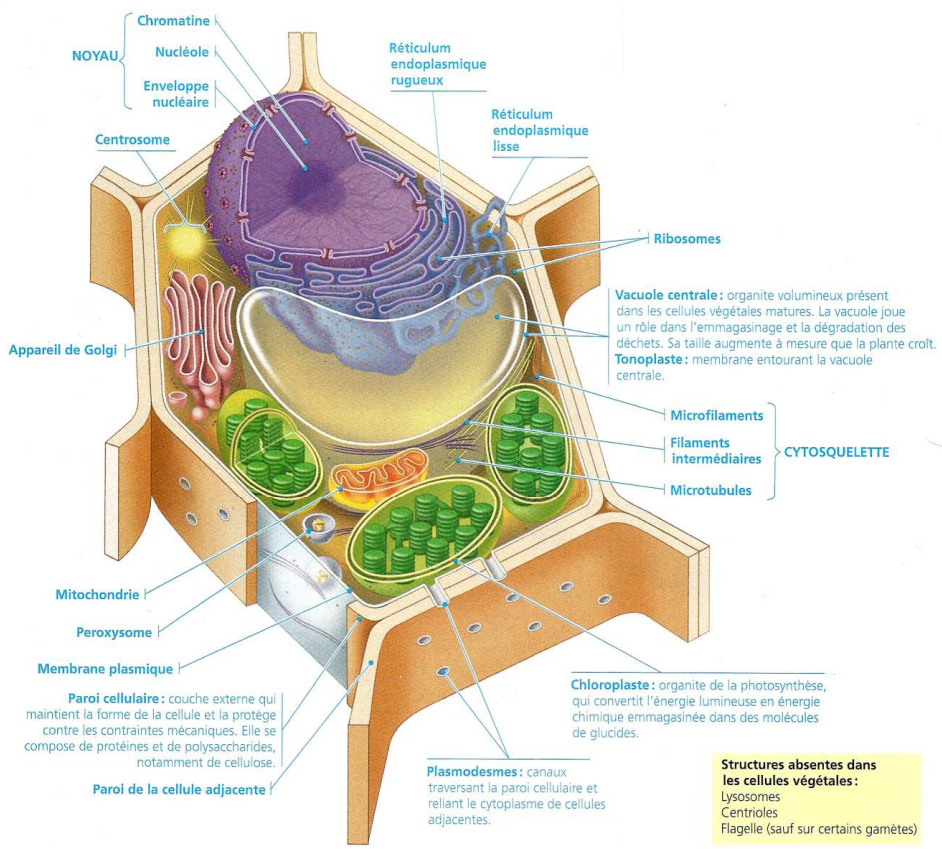
Vue globale d'une cellule animale



Vue d'ensemble de la cellule animale. Ce schéma représente les caractéristiques structurales les plus répandues dans les cellules animales (cette cellule est hypothétique). Chacune de celles-ci renferme divers organites (« petits organes ») dont certains sont délimités par une ou plusieurs membranes. L'organite le plus volumineux est généralement le noyau. La majeure partie des activités métaboliques de la cellule se déroule dans le cytoplasme. Ce dernier occupe toute la région comprise entre le noyau et la membrane plasmique. Il contient une grande quantité d'organites spécialisés en suspension dans un milieu semi-liquide appelé cytosol. Un peu partout dans le cytoplasme s'étend un labyrinthe de membranes, le réticulum endoplasmique (RE).

FIGURE a. Cellule animale schématique. D'après CAMPBELL & REECE (2004).
(!) Les microvillosités ou les flagelles ne se trouvent que dans certains types cellulaires précis.

Vue globale d'une cellule végétale



Vue d'ensemble d'une cellule végétale typique. Ce schéma met en relief les similarités et les différences entre la cellule végétale et la cellule animale. Outre les structures communes avec la cellule animale, la cellule végétale renferme des organites membraneux appelés plastes. Le chloroplaste est le plaste le plus important : il accomplit la photosynthèse. Beaucoup de cellules végétales contiennent une vacuole centrale volumineuse. Quant à la membrane plasmique, elle est entourée d'une paroi cellulaire épaisse transpercée de canaux appelés plasmodesmes.

FIGURE b. Cellule végétale schématique. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Encadré B — Organisation des deux types cellulaires à comparer

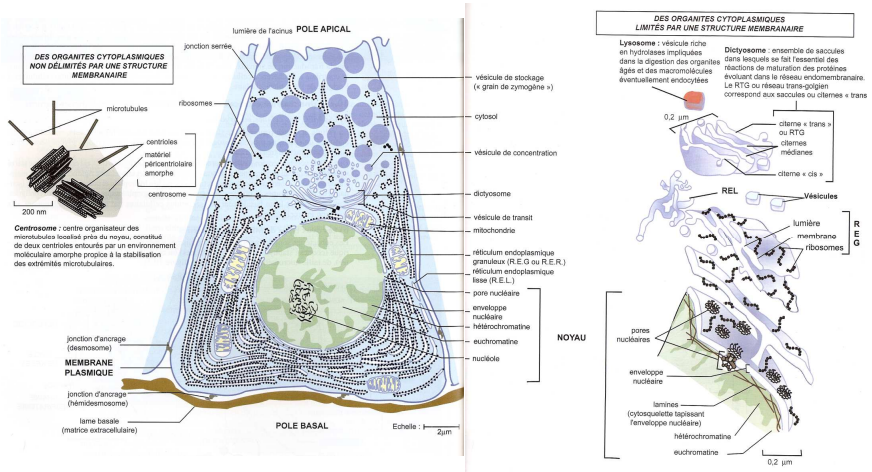


FIGURE a. Cellule acineuse pancréatique (CAP). D'après PEYCRU *et al.* (2013).

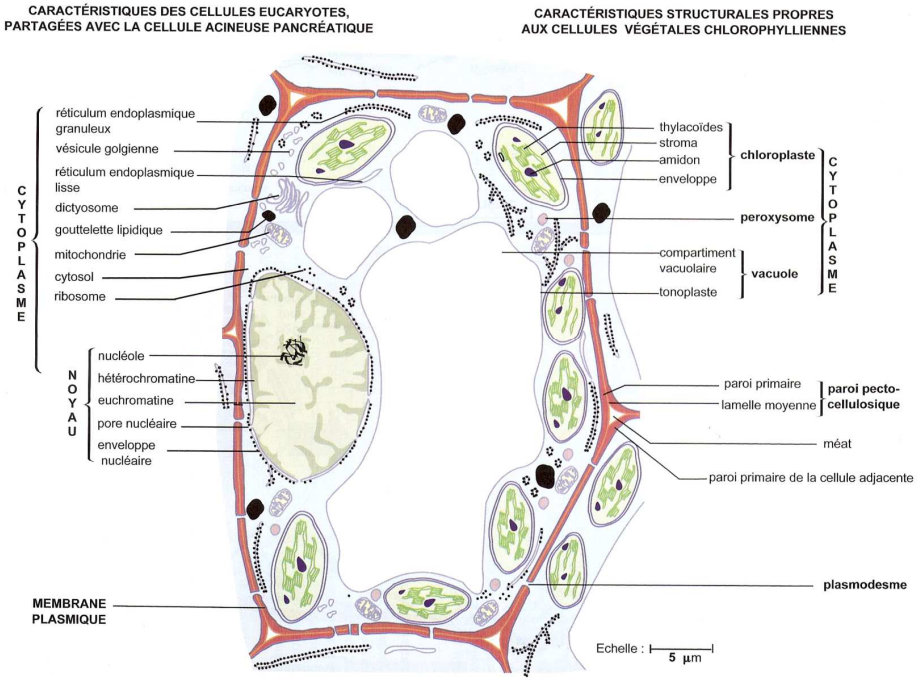


FIGURE b. Cellule du parenchyme palissadique (CPP). D'après PEYCRU *et al.* (2013).

I. Deux cellules compartimentées soutenues par un cytosquelette

A. Des compartiments partagés par les deux cellules

- Dans les deux types cellulaires, on note une **importante compartimentation** de la cellule et on peut trouver des **organites en commun** (encadré B).

1. Des organites « bimembranaires » (limités par une enveloppe)

- Un certain nombre d'organites est limité par ***plusieurs membranes (deux dans le cas des organites au programme)*** ou **enveloppe**.

a. Le noyau, lieu de stockage de l'information génétique (IG)

- Le **noyau** (figure 1) est le ***lieu de stockage de l'information génétique*** *(de taille moyenne env. 5 µm en moyenne)*. Il est particulièrement **volumineux** dans la CAP, ce qui montre une importante **expression génétique**.

> ***Une cellule sans noyau ne peut pas se reproduire ni synthétiser de protéines***. La majeure partie des cellules ne possèdent qu'un noyau, mais certaines sont **plurinucléées**.

> Il existe des **cellules plurinucléées chez les organismes** :
> - Chez les Métazoaires : cas des **fibres musculaires**, certaines cellules du foie, certains **globules blancs**…
> - Chez les Angiospermes : toutes les cellules à **organisation cœnocytique** (***cellules où plusieurs noyaux se partagent un même cytoplasme***).

- Le **noyau** comprend généralement **trois parties principales** :
  - L'**enveloppe nucléaire** : ***double membrane (membrane interne + membrane externe) percée de pores (trous formés par la fusion locale des deux membranes où l'on trouve des complexes protéiques) qui laissent passer les protéines et les ARN, mais pas l'ADN***.

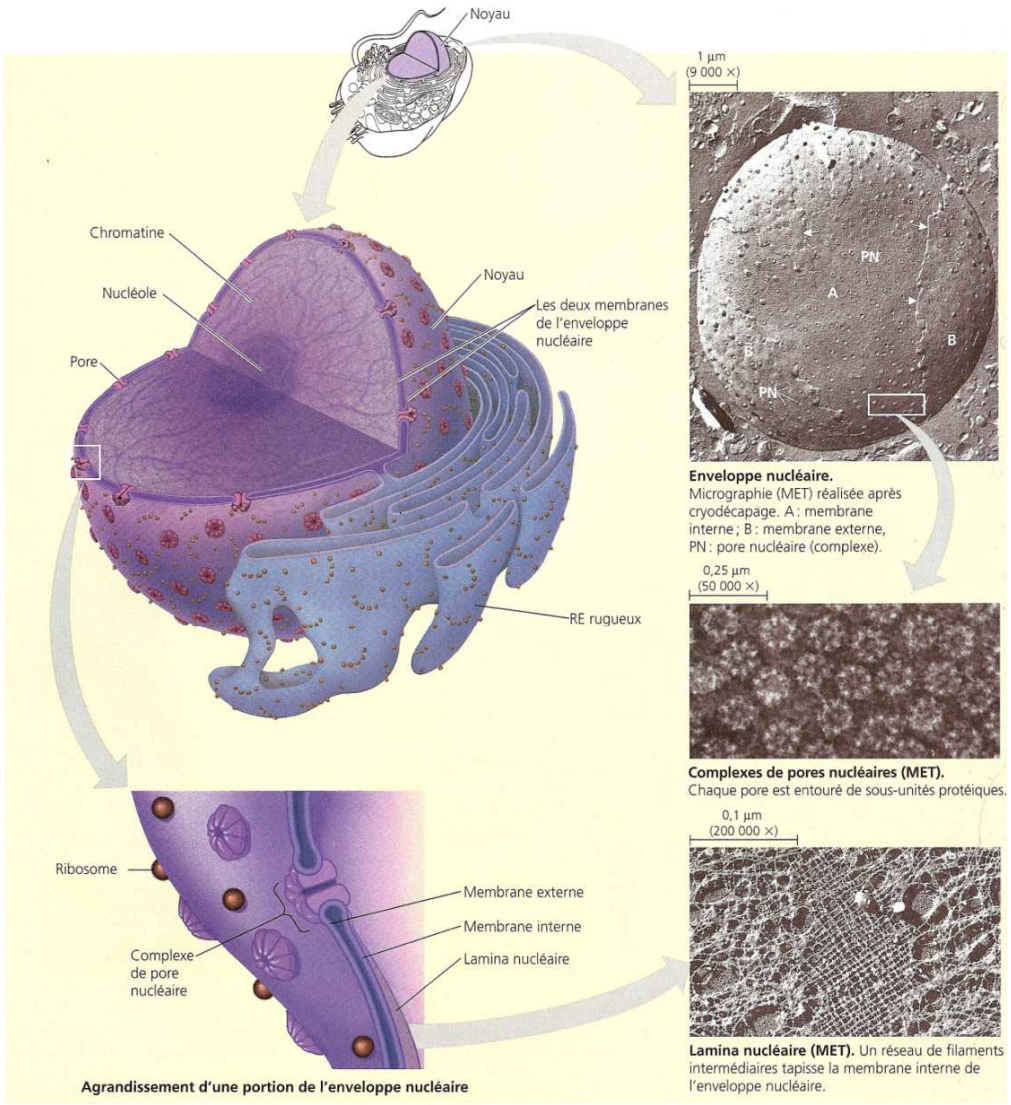
> Un réseau de ***filaments intermédiaires (cytosquelette) tapisse intérieurement la membrane interne du noyau*** : ce sont les **lamines nucléaires** dont l'ensemble forme la **lamina** nucléaire. Ce réseau participe à la **vésicularisation du noyau** lors des divisions cellulaires et à sa **reformation** après la division.

  - Le ou les **nucléoles** : ***souvent au nombre d'un ou de deux, ils comprennent beaucoup de protéines (85 %), un peu d'ADN et des ARN : c'est le lieu de synthèse des sous-unités de ribosomes***.
  - La **chromatine** : ***comprend le reste de l'ADN (support moléculaire de l'information génétique) associé à des protéines***. On peut y distinguer la ***chromatine fortement condensée*** ou **hétérochromatine** et la ***chromatine décondensée au niveau de laquelle s'exprime l'ADN*** ou **euchromatine**.

> Notez que ***le liquide fondamental du noyau*** s'appelle **nucléoplasme**.

b. Les organites semi-autonomes et leur origine endosymbiotique

- On appelle **organites semi-autonomes** les ***organites limités par une enveloppe qui possède leur propre ADN*** et dérivent d'anciennes cellules procaryotes.
- ***La plupart des polypeptides sont néanmoins codés par le génome nucléaire*** mais les organites semi-autonomes sont tout de même ***capables de synthèse protéique*** et possèdent ainsi des **ribosomes**.



Noyau et enveloppe nucléaire. La chromatine, constituée d'ADN et de protéines, se trouve à l'intérieur du noyau. Lorsque la division cellulaire débute, les chromosomes deviennent distincts et visibles à mesure que la chromatine se condense. Le nucléole est le lieu de synthèse des ribosomes. L'enveloppe nucléaire, formée de deux membranes séparées par un espace étroit, est percée de pores ; la membrane interne est tapissée de la lamina nucléaire.

La MET au coin supérieur droit est tirée de L. Orci et A. Perrelet, *Freeze-Etch Histology* (Heidelberg : Springer-Verlag, 1975). © 1975 Springer-Verlag. La MET à droite et au centre est tirée de C. Faberge, *Cell Tissue Res.* 151(1974) : 403. © 1975 Springer-Verlag.

FIGURE 1. Le noyau. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

α. Les mitochondries, organites respiratoires

i. Des organites responsables de la respiration cellulaire

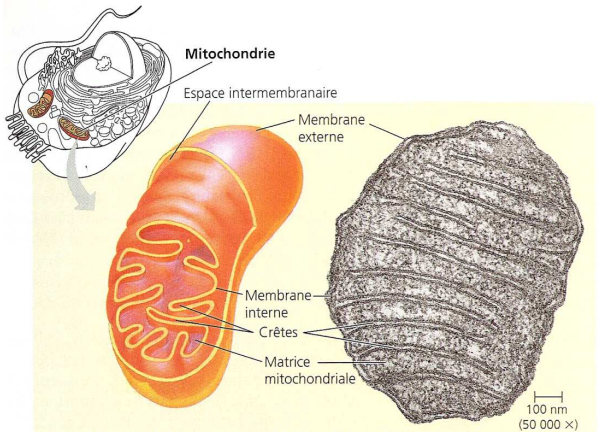
- Les **mitochondries** (figures 2-3) sont des ***organites limités par une enveloppe qui produisent l'essentiel de l'adénosine triphosphate (ATP) utilisée dans la plupart des activités cellulaires consommatrices d'énergie chimique***. Cette ATP est produite par une voie métabolique nommée **respiration cellulaire**.

Voir chapitre 20 (métabolisme)

- La mitochondrie intervient aussi dans l'anabolisme de certaines molécules.

Quelques caractéristiques

- ***La membrane interne présente de nombreux replis (crêtes mitochondriales)*** et une quantité importante ***d'ATP synthétases*** (enzymes qui produisent l'ATP) ;
- ***L'espace intermembranaire est très étroit, ce qui permet d'y concentrer facilement des protons H^+.***
- ***Le compartiment le plus interne*** s'appelle **matrice mitochondriale** ; elle contient des **inclusions** et des **ribosomes** ;
- ***Cet organite possède son propre ADN dans la matrice ainsi que des ribosomes*** (production de quelques protéines ou sous-unités de protéines : la plupart des polypeptides mitochondriaux sont toutefois codés par le génome nucléaire) ;
- ***Il y a d'autant plus de mitochondries dans une cellule que celle-ci est active*** (mobilité, production intense de protéines…).



Mitochondrie. La mitochondrie est le site de la respiration cellulaire. Sa double membrane apparaît clairement sur cette illustration et sur cette micrographie électronique (MET). Des crêtes sont formées par les replis de la membrane interne. Celle-ci délimite deux compartiments, comme le fait ressortir le schéma en trois dimensions : l'espace intermembranaire et la matrice mitochondriale.

FIGURE 2. Une mitochondrie. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

ii. Origine endosymbiotique des mitochondries

- Les scientifiques sont aujourd'hui d'accord pour affirmer que ***les mitochondries sont d'anciennes cellules eubactériennes*** (sans doute proches des Protéobactéries alpha) ***internalisées par endocytose qui sont devenues ensuite des structures cellulaires à part entière***, quoique conservant des caractéristiques procaryotes. C'est la **théorie endosymbiotique** de l'origine de ces organites.
- On peut énoncer les arguments suivants :
  - Structure et fonctionnement du **génome** de ces organites de type **procaryote** (la présence de ribosomes et de gènes dans ces organites permet une activité propre de synthèse protéique) ;
  - Division de ces organites par **scissiparité** (pas de processus mitotique) ;
  - Nombreux **gènes en commun** avec des Eubactéries ;

- **Phylogénies moléculaires** (ARNr et autres) attestant l'origine eubactérienne ;
- Présence de **composés bactériens** au niveau de l'**enveloppe** de certains organites semi-autonomes (exemple de la **cardiolipine** dans la membrane interne des mitochondries qui assure l'étanchéité aux protons et se retrouve chez les Eubactéries).
- *Etc*.

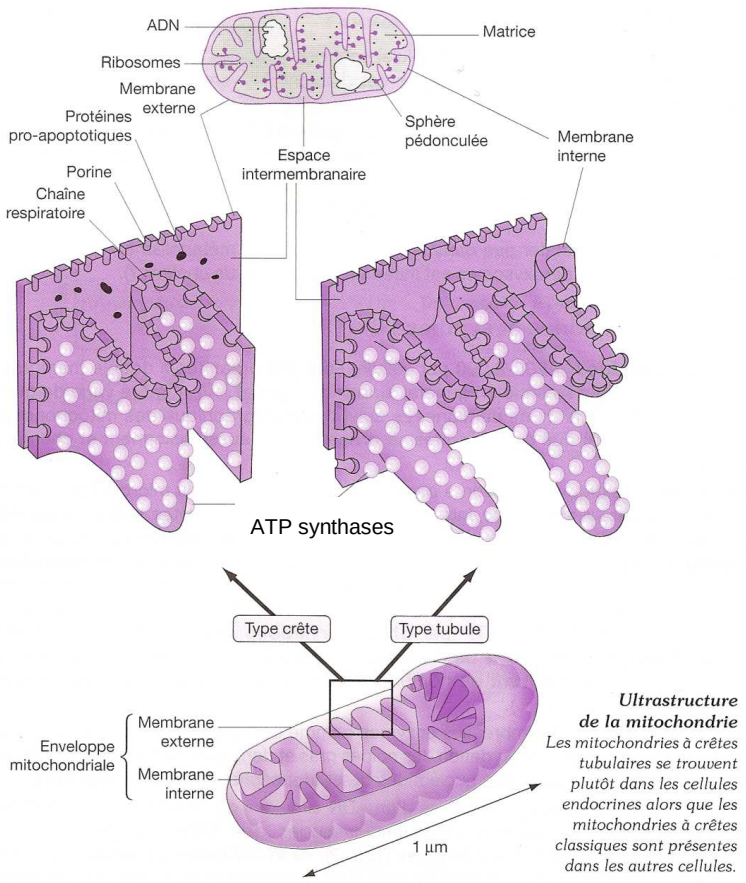


FIGURE 3. Ultrastructure de mitochondrie. D'après BREUIL (2007).

iii. Proposition d'un scénario

- L'**endosymbiose** (figure 4) s'est ***probablement réalisée à partir d'une cellule eucaryote « primitive » qui possédait déjà un noyau***. La **membrane interne** de la mitochondrie est un **vestige de la membrane bactérienne** et la **membrane externe** un **vestige de la vésicule d'endocytose**.

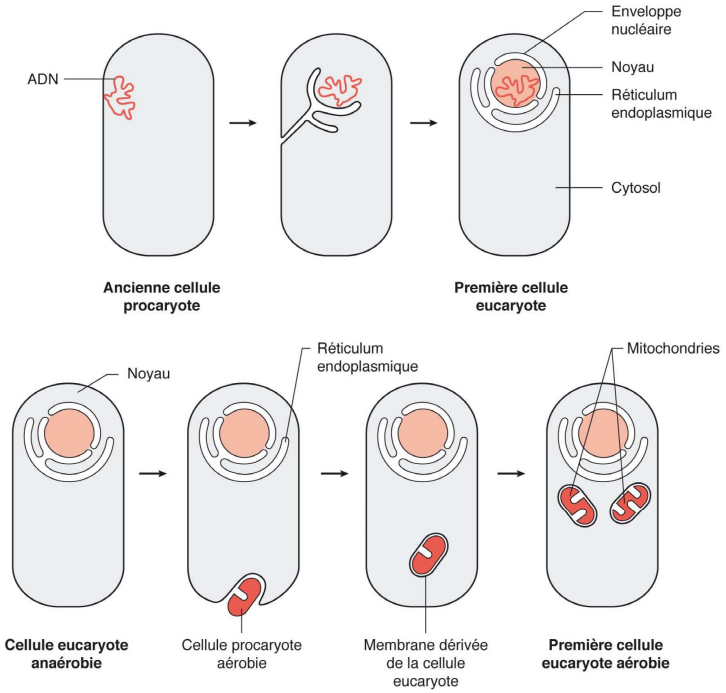


FIGURE 4. Endosymbiose mitochondriale : un scénario. D'après SEGARRA *et al.* (à paraître).

β. Les plastes, une particularité des cellules végétales

- Ce sont aussi des **organites semi-autonomes** limités par une **double membrane** mais on ne les trouve **que dans la cellule végétale** : *ils sont donc traités plus bas*.

2. Le cytosol ou hyaloplasme, milieu fondamental de la cellule contenant des ribosomes

- Le **cytosol** est le **compartiment principal** de la cellule : c'est le ***liquide fondamental de la cellule, riche en ions et protéines dissoutes (entre autres des enzymes), dans lequel se trouvent les ribosomes*** (autres que ceux des organites semi-autonomes).
- Les **ribosomes** (figure 5) sont des ***complexes ribonucléoprotéiques (composés d'ARN et de protéines) qui sont capables de synthétiser des protéines grâce à une activité catalytique permettant l'édification de liaisons peptidiques***.

Lorsqu'il est en train de lire un ARNm et de synthétiser une protéine, un ribosome ***comprend deux sous-unités*** *mais, en dehors de ses moments d'activité, le ribosome n'existe pas intégralement et les deux sous-unités sont séparées.*

On appelle **polysome** ou **polyribosome** ***l'ensemble des ribosomes reliés entre eux par un ARNm qu'ils traduisent simultanément*** ; on trouve de nombreux polysomes à proximité du REG. Au MET, ces structures ont une allure en « collier de perles ».

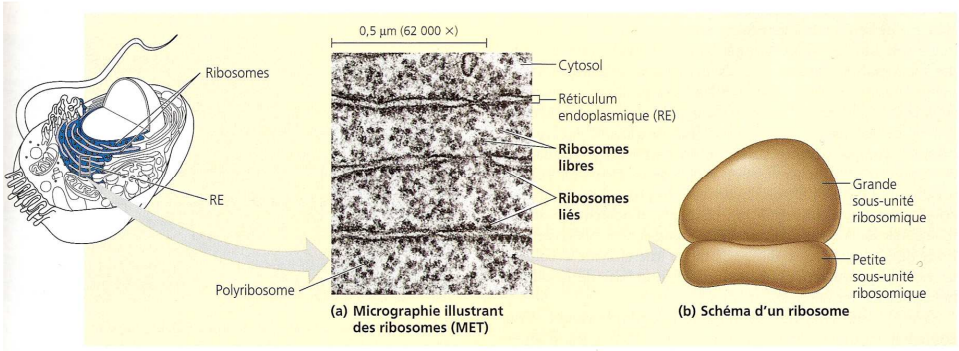


FIGURE 5. Les ribosomes. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

3. Les organites limités par une seule membrane

- Un certain nombre de compartiments n'est **limité que par une seule membrane** ; un **organite** peut être ***constitué d'un ou plusieurs compartiments regroupés structuralement et fonctionnement***.

a. Le réticulum endoplasmique rugueux (RER) = réticulum endoplasmique granuleux (REG), lieu de repliement des protéines sécrétées ou membranaires

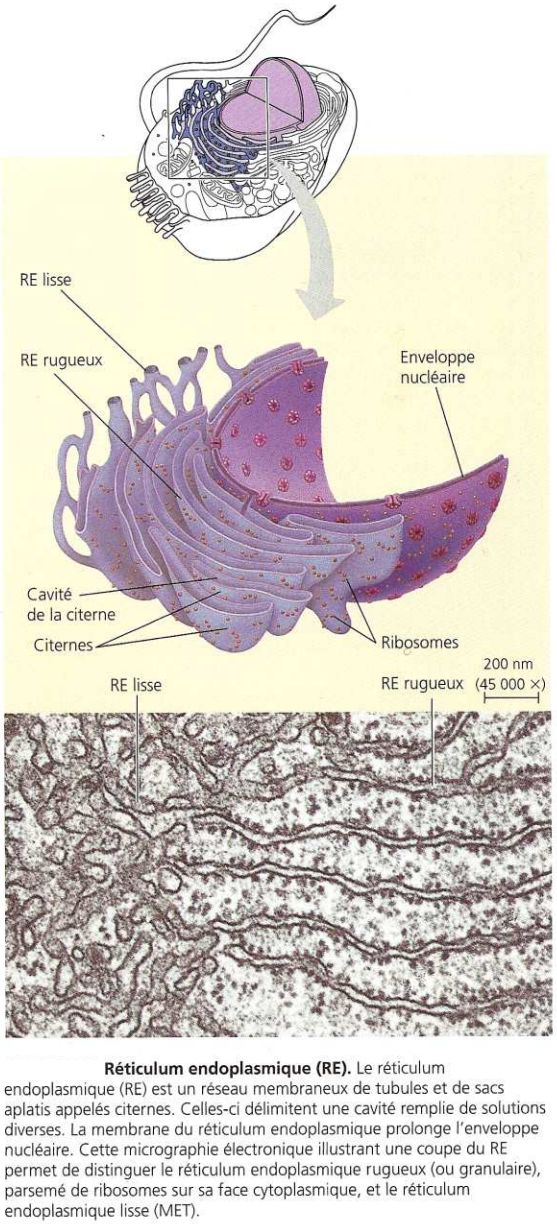
- Structure (figure 6) : ***ensemble de citernes (= saccules) (consistant en des replis membranaires) possédant à leur surface de nombreux ribosomes (d'où l'aspect rugueux).***

Les ribosomes fabriquent des protéines qui sont immédiatement injectées dans le RER.
Voir chapitre sur la synthèse des protéines (chapitre 21)

Les citernes (ou saccules) du REG sont **disposées à intervalles d'espaces réguliers (quelques dizaines de nm) et communiquent entre elles par des ponts**. Le REG se place en prolongement de l'enveloppe nucléaire.

*Pour information, les mots en « -ule » en cytologie désignent souvent des **petites structures cellulaires limitées par une membrane** :*
- Les **saccules** sont des ***petits sacs membraneux, d'épaisseur généralement constante***
- Les **tubules** sont des ***petits tubes membraneux***
- Les **vésicules** sont des ***structures sphériques limitées par une membrane qui peuvent se déplacer dans la cellule***.

- Fonction : ***lieu de maturation* (en l'occurrence surtout repliement) des protéines membranaires et des protéines destinées à la sécrétion****.
  * **Maturation d'une protéine** = ***ensemble des transformations que subit une chaîne polypeptidique juste après sa synthèse jusqu'à devenir une protéine fonctionnelle (repliement, modifications chimiques d'AA, glycosylations, etc.)***.
  * **Sécrétion** = ***éjection d'une substance produite par une cellule ou un ensemble de cellules dans le milieu extracellulaire***.



Réticulum endoplasmique (RE). Le réticulum endoplasmique (RE) est un réseau membraneux de tubules et de sacs aplatis appelés citernes. Celles-ci délimitent une cavité remplie de solutions diverses. La membrane du réticulum endoplasmique prolonge l'enveloppe nucléaire. Cette micrographie électronique illustrant une coupe du RE permet de distinguer le réticulum endoplasmique rugueux (ou granulaire), parsemé de ribosomes sur sa face cytoplasmique, et le réticulum endoplasmique lisse (MET).

FIGURE 6. Le réticulum endoplasmique : REG (granuleux) et REL (lisse).
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

b. Le réticulum endoplasmique lisse (REL), lieu de synthèse de lipides

- Structure (figure 6) : ***ensemble de tubules (tubes membraneux) dépourvus de ribosomes (d'où l'aspect lisse).***
- Fonction : ***lieu de synthèse de nombreux lipides, notamment la plupart des constituants de la membrane plasmique*** (ou encore les hormones stéroïdes pour les cellules animales concernées).

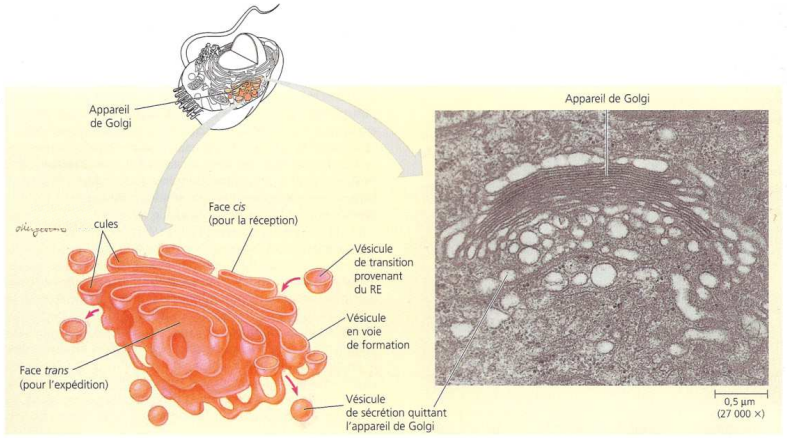
Le REL stocke aussi une **importante quantité de calcium Ca^{2+}**, intervenant donc dans les ***processus faisant appel à cet ion***. Quand cette fonction est dominante, on peut parler de « **calciosome** ».
Dans les **cellules musculaires**, ce rôle est prépondérant ; on y appelle le **REL réticulum sarcoplasmique**.

c. Les dictyosomes ou appareil de GOLGI, lieu de modifications et de tri protéiques

- Un **dictyosome** (figures 7-9) est un ***ensemble de saccules (très étroits et rapprochés) et vésicules qui permettent d'emballer, isoler, trier et modifier (nouveaux AA, glycosylations…) les protéines destinées à la sécrétion ou destinées aux membranes.*** Il agit aussi sur les ***lipides ayant même destination***.
- La plupart des **cellules végétales** présentent **plusieurs dictyosomes** alors que les **cellules animales** n'en comprennent souvent **qu'un seul** : l'ensemble des dictyosomes d'une cellule forme son **appareil de GOLGI** (ou simplement « **GOLGI** »).

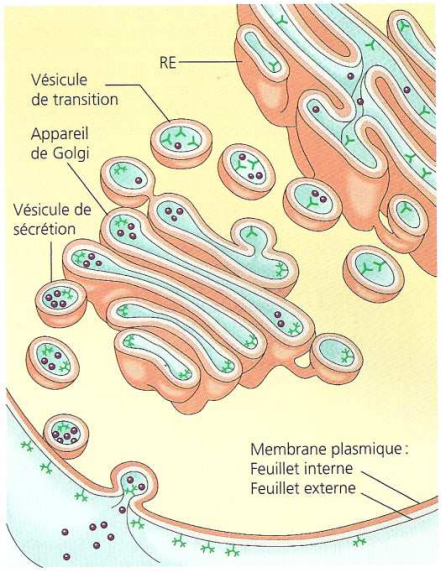
Les **vésicules d'exocytose** (comme celles de la CAP) sont produites par **l'appareil de GOLGI**.

Un dictyosome est composé d'un **saccule *cis* (proche du REG), de saccules intermédiaires et d'un saccule *trans*** (plus près du **plasmalemme**). Les **migrations entre saccules**, de même que **l'ensemble du trafic vésiculaire depuis le RER**, se font par des ***vésicules qui bourgeonnent du compartiment précédent et fusionnent avec le compartiment ultérieur***.



Appareil de Golgi. L'appareil de Golgi est formé de piles de saccules membraneux et aplatis qui ne sont pas reliés en réseau, contrairement aux citernes du RE. Il reçoit les vésicules de transition provenant du réticulum endoplasmique, modifie les matières qu'elles contiennent et les emmagasine en attendant leur exportation vers la membrane plasmique ou d'autres organites. Remarquez les vésicules qui commencent à se former aux extrémités des citernes, ainsi que les vésicules de sécrétion qui se sont détachées de l'organite. L'appareil de Golgi présente une polarité structurale et fonctionnelle : il comporte une face *cis*, qui reçoit les vésicules de transition, et une face *trans*, qui libère des vésicules de sécrétion (à droite, MET).

FIGURE 7. Un dictyosome. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



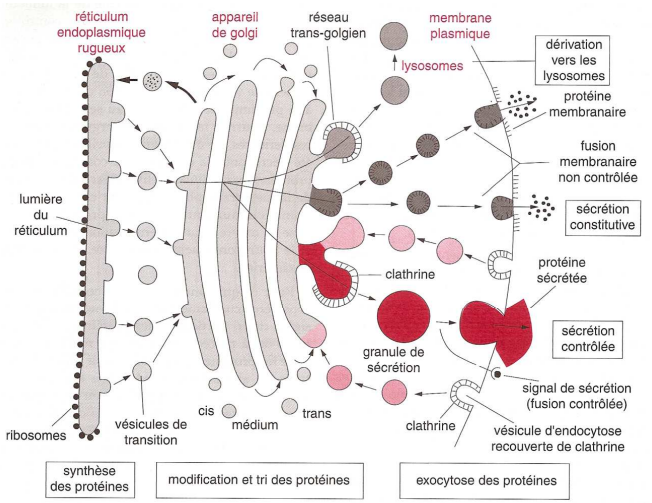
Lien de l'appareil de Golgi avec le REG et les vésicules d'exocytose

Des **vésicules** se forment par **bourgeonnement** à la fin du **RER** et **fusionnent** alors avec **l'appareil de GOLGI**. Cela permet aux protéines de **passer du RER à l'appareil de GOLGI**. On appelle ces vésicules des **vésicules de transition** dont l'ensemble forme le **réseau *cis*-golgien**.

Le **passage** d'un saccule d'un dictyosome à un autre se fait par des **vésicules** également.

D'autres **vésicules** se forment enfin dans la **partie terminale (côté trans) du GOLGI** et leur contenu est sécrété hors de la cellule par **exocytose**. La ***zone de formation des vésicules de sécrétion*** est appelée **réseau *trans*-golgien**.

FIGURE 8. Trafic vésiculaire du REG jusqu'au plasmalemme en passant par le GOLGI.
*Les **protéines sécrétées** sont représentées par les **boules** et les **arbuscules** symbolisent les **protéines membranaires**.* D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Diverses voies suivies par les protéines à travers l'appareil de Golgi
Trois voies sont identifiées, qui conduisent les protéines vers les lysosomes, la membrane plasmique ou le milieu extracellulaire. Deux modes de sécrétion doivent être distingués : le mode contrôlé, qui concerne les cellules sécrétrices spécialisées, et le mode constitutif, qui concerne toutes les cellules. Le transport rétrograde des protéines du réticulum (protéines résidentes et récepteurs associés) est mentionné.
Noter la présence ou non de clathrine sur certaines des vésicules impliquées dans ces processus.

FIGURE 9. Appareil de Golgi et flux vésiculaire. D'après CALLEN (2005).

- En réalité, les **protéines transitant par l'appareil de Golgi** peuvent (figure 9) :
  - Soit migrer (par vésicules) ***vers la membrane plasmique***, ce qui permet la ***sécrétion*** de certaines protéines et l'intégration membranaire des autres.
  - Soit migrer (par vésicules) ***vers des lysosomes*** où elles seront digérées.

Au sein de la **sécrétion**, on peut distinguer deux processus (figure 9) :
- La **sécrétion constitutive** est ***spontanée et régulière***, ***compensée par une endocytose constitutive*** (on rajoute de la membrane à un endroit, on en enlève à un autre, ce qui équilibre les deux processus).
- La **sécrétion contrôlée** ***répond à un stimulus extérieur (hormonal, nerveux…)***. C'est le cas par exemple dans la **CAP** où les **enzymes** ne sont **sécrétées qu'à la digestion**.

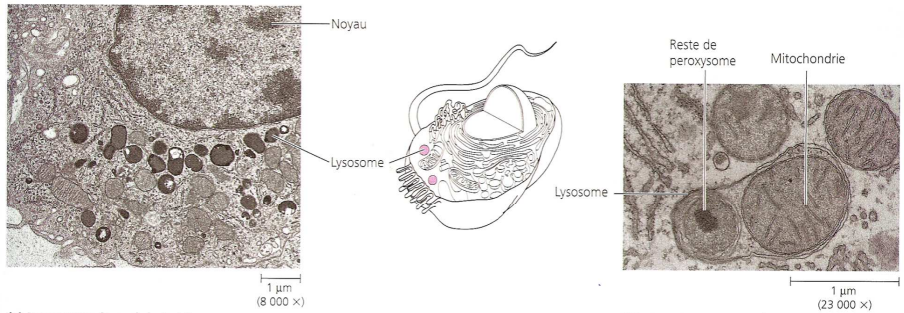
d. Les péroxysomes

- Les **péroxysomes** sont des ***organites très petits*** (de la taille d'une vésicule, voire plus petits) qui permettent de ***détoxifier la cellule en dégradant certaines molécules (les acides gras très longs, l'alcool…)***. On y trouve des **espèces toxiques d'oxygène**, notamment le **peroxyde d'hydrogène H_20_2**. Les péroxysomes interviennent également dans la **photorespiration** (chapitre 20).

Chez les 'plantes', on trouve dans certaines cellules des **glyoxysomes** qui sont des ***péroxysomes particuliers***. S'y déroule le **cycle glyoxylique** ou **cycle du glycolate**, une ***variante du cycle de Krebs impliquée dans la production anabolique de glucose néoformé à partir d'acides gras*** ; on rencontre cela notamment dans les **graines à réserves lipidiques**.

B. Les lysosomes, compartiments propres à la cellule animale

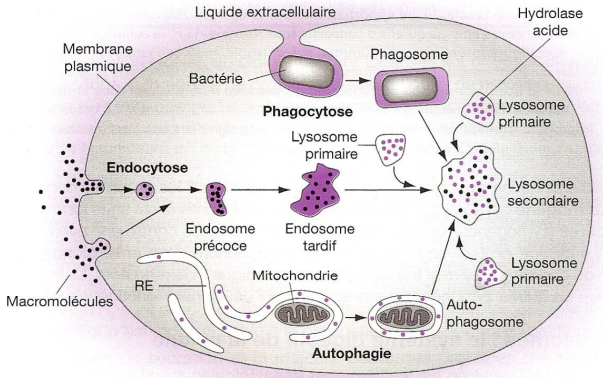
- Les **lysosomes** (figure 10) sont des ***petits organites au pH acide (env. 5 – contre env. 7 dans le cytosol) présents dans les cellules animales et contenant des enzymes hydrolytiques, c'est-à-dire des protéines capables de dégrader les molécules biologiques.***



Lysosomes. (a) Les lysosomes de ce globule blanc de rat sont très sombres, parce que le colorant utilisé réagit avec l'un des produits de la digestion qu'ils contiennent (MET). Ce genre de globule blanc ingère les agresseurs bactériens ou viraux et les détruit dans ses lysosomes. **(b)** Dans le cytoplasme de cette cellule hépatique, on peut voir un lysosome autophagique qui a englobé deux organites défectueux, en l'occurrence une mitochondrie et un peroxysome (MET).

FIGURE 11. Lysosomes et digestion des endosomes. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Les **lysosomes** permettent la **digestion du contenu des vésicules d'endocytose** (figure 11), **détruisent certains déchets** ainsi que **certaines molécules toxiques** ou encore des **organites endommagés** (figure 11) (*dans ce dernier cas, l'organiste est d'abord entouré par un saccule de REG et englobé dedans, avant que l'ensemble ne fusionne avec un lysosome*).



Rôles des lysosomes

*L'endocytose par récepteurs interposés (**p. 357**) conduit à un endosome qui fusionne avec un lysosome primaire (I). De la même manière, des particules ou des cellules sont phagocytées et le phagosome fusionne avec un lysosome I. Des organites vieillissants (peroxysomes, mitochondries) ou des volumes de cytoplasme sont entourés dans une citerne d'origine non établie qui fusionnent avec un lysosome I. Dans tous les cas, les enzymes digèrent les macromolécules ingérées.*

FIGURE 11. Lysosomes et digestion des endosomes. D'après BREUIL (2007).

- *Dans les **cellules végétales**, la **fonction des lysosomes** est assurée par la **vacuole**.*

*Certains auteurs affirment toutefois que les cellules végétales possèdent des lysosomes, d'autres non… L'option retenue dans les ouvrages universitaires qui font référence est plutôt en faveur de **l'absence de lysosomes dans les cellules végétales**.*

C. Des compartiments propres à la cellule végétale

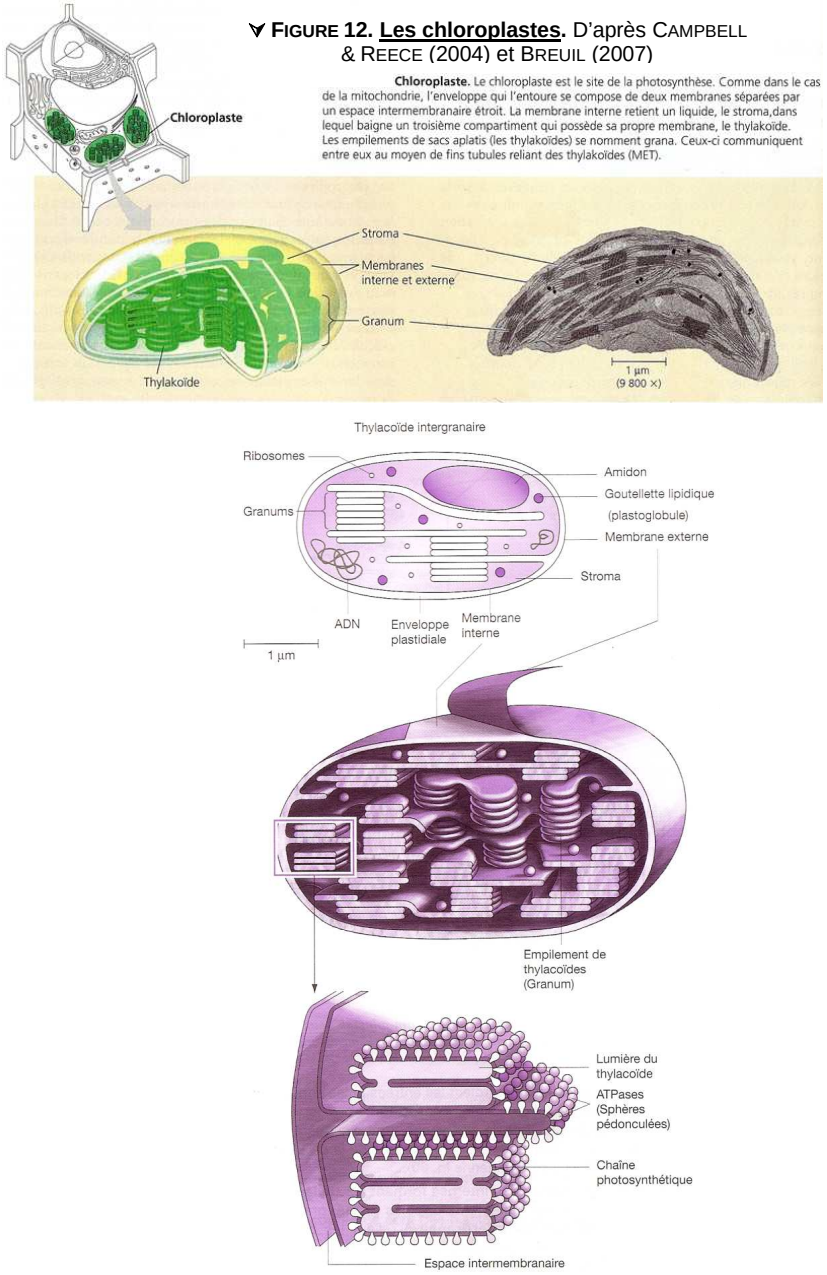
1. Les chloroplastes, organites semi-autonomes et « bimembranaires » réalisant notamment la photosynthèse

a. Structure et fonction

- Les **chloroplastes** (figure 12) sont des ***organites semi-autonomes dans lesquels se réalisent la photosynthèse et de nombreuses réactions anaboliques.***

Voir chapitre 20 (métabolisme)

- Ils présentent fondamentalement :
  - Une ***double membrane*** ou **enveloppe plastidiale**,
  - Des ***compartiments allongés*** (où s'établit le **gradient de protons**) nommés **thylakoïdes** et qui ***peuvent s'empiler*** en **grana** (singulier : **granum**). Les thylakoïdes sont ***tapissés de sphères pédonculées ou ATP synthétases***.
  - Une matrice nommée **stroma** ***contenant de l'ADN, des ribosomes*** (il y a donc synthèse de quelques polypeptides, comme dans la mitochondrie) ***et des inclusions*** (amidon, gouttelettes lipidiques).



⩛ FIGURE 12. Les chloroplastes. D'après CAMPBELL & REECE (2004) et BREUIL (2007)

b. Origine endosymbiotique

- À partir d'**arguments semblables à ceux évoqués pour les mitochondries** et d'**autres arguments** (encadré C), on sait que ***les plastes des Embryophytes (ou Plantes terrestres) sont en fait des plastes acquis par l'ancêtre de la Lignée verte par endosymbiose primaire d'une Cyanobactérie*** (encadré C).
- Il existe de ***nombreux types de plastes parmi les Eucaryotes*** (avec 2 membranes, 3 membranes, 4 membranes) ***acquis de manière convergente par plusieurs lignées***, souvent par **endosymbioses secondaires** (encadré D) : l'endosymbiose a donc porté sur un Eucaryote déjà photosynthétique (dont le plaste était issu d'une endosymbiose primaire).

Encadré C — Endosymbiose primaire d'une Cyanobactérie par la Lignée verte : apports de l'étude des Glaucophytes

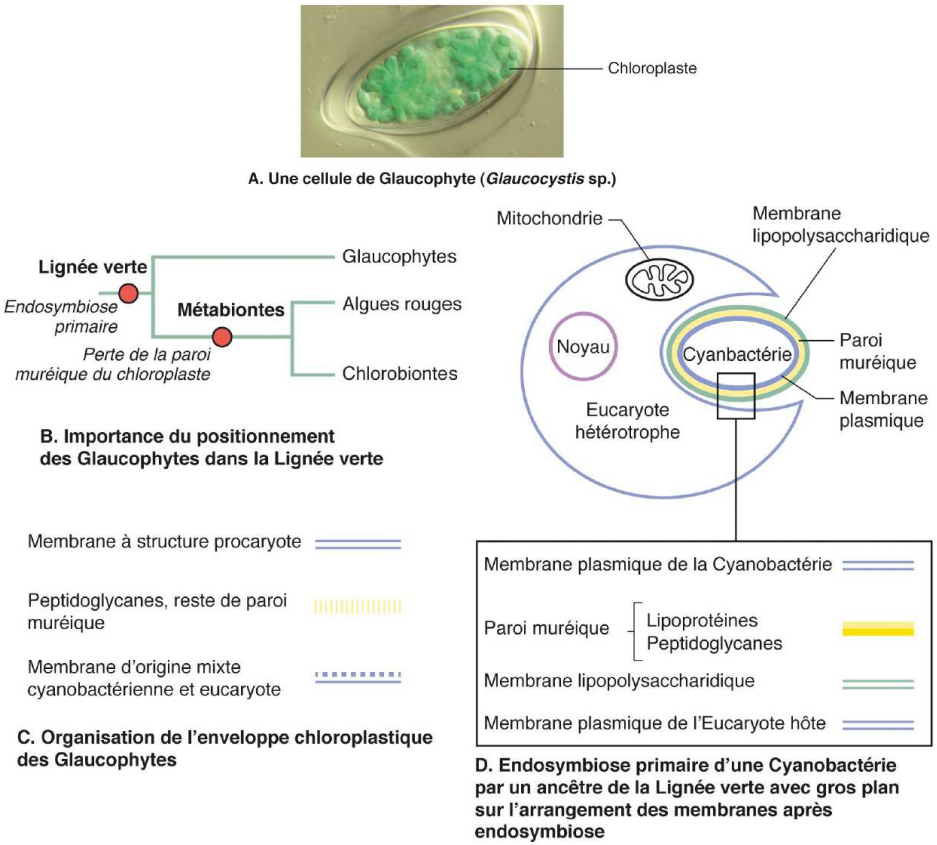


FIGURE a. Glaucophytes et endosymbiose primaire dans la Lignée verte.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

➢ Les **chloroplastes à 2 membranes** de la Lignée verte résultent d'une **endosymbiose primaire** d'une **Cyanobactérie** par une **cellule eucaryote** possédant déjà la compartimentation et des mitochondries. La membrane interne du plaste serait le témoin de la membrane bactérienne et la membrane externe serait le témoin de la vésicule d'endocytose. L'étude des **Glaucophytes** ou **Glaucocystophytes**, un petit groupe d'algues unicellulaires (14 espèces) situées en position basale sur l'arbre de la Lignée verte, corrobore cette assertion (figure a). Les Glaucophytes possèdent en effet des restes de **peptidoglycanes cyanobactériens** et une **composition** en partie bactérienne de leur **membrane interne**. Notons que la **Lignée verte** ne présente **pas de nouvelle endosymbiose de plaste ni de perte ultérieure de ces organites**. Les plastes ont néanmoins pu évoluer de multiples façons dans certains groupes (principalement les Embryophytes), acquérant d'autres **rôles biologiques** que leur fonction ancestrale de photosynthèse (proplastes, amyloplastes, chromoplastes…).

Encadré D — Les plastes, une convergence chez les Eucaryotes

(Au-delà du programme : pour information)

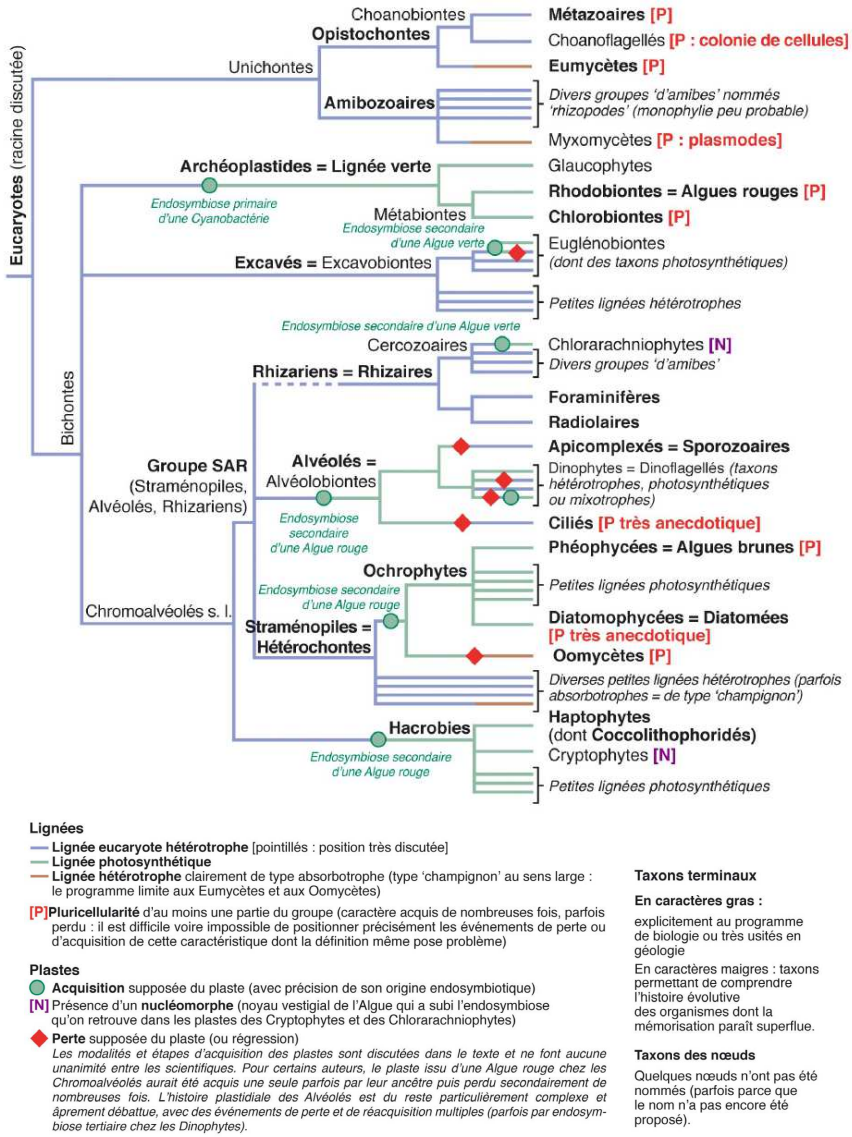


FIGURE a. Arbre phylogénétique des Eucaryotes avec positionnement des événements de plastidisation. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

➢ Contrairement aux **mitochondries** qui n'ont été acquises qu'une seule fois dans l'histoire évolutive des Eucaryotes, ***les plastes ont été acquis par des événements multiples et nombreux d'endosymbioses primaires ou secondaires*** (figure c)**, *voire tertiaires*** chez certains **Dinoflagellés** (figure a). Nous avons traité de la Lignée verte mais d'autres événements endosymbiotiques sont à l'origine des plastes des Euglènes ou Euglénobiontes, des Haptophytes, des Dinophytes, des Ochrophytes… On peut citer le cas très intéressant de deux petits groupes, les **Cryptophytes** et les **Chlorarachniophytes**, dont les plastes à **quatre membranes** présentent un **nucléomorphe**, noyau vestigial de type eucaryote situé entre les paires interne et externe de membranes chloroplastiques qui atteste de la réalité de l'endosymbiose secondaire (figure b) ; comprenant peu de gènes dont la fonctionnalité n'a pas été établie, le rôle de cette structure reste mal compris. *Il à noter que certains* ***Animaux*** *présentent des* ***symbioses*** *avec des* ***'algues' unicellulaires*** *ou leurs* ***chloroplastes*** *; cela peut parfois suggérer une sorte d'endosymbiose en cours, fournissant d'intéressants modèles pour comprendre ce processus évolutif.*

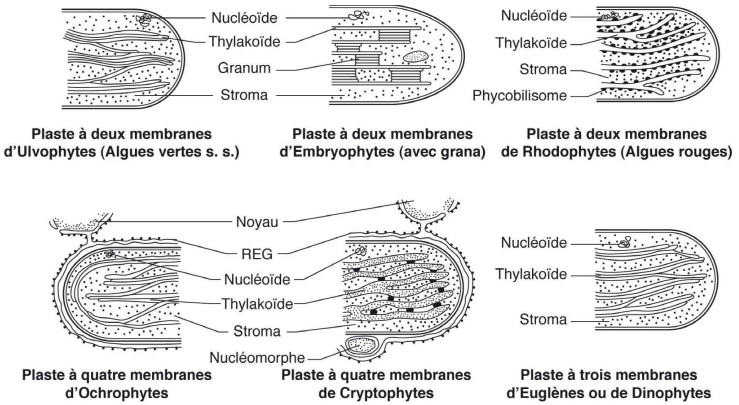


FIGURE b. Ultrastructures simplifiées de plastes. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

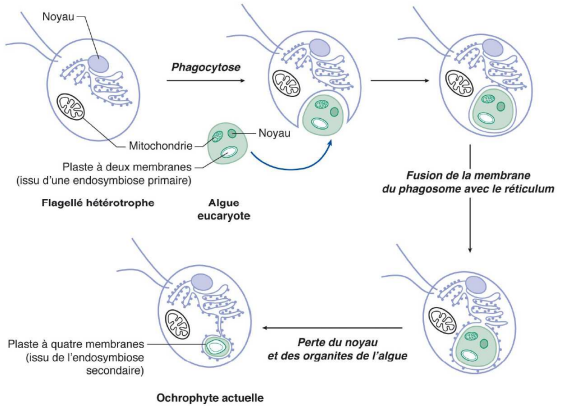
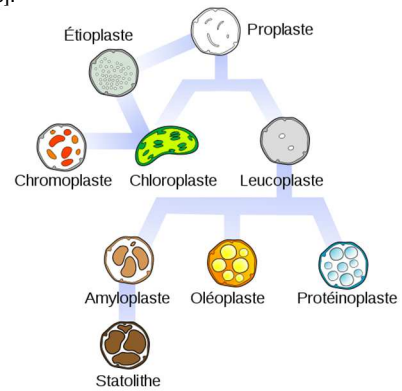


FIGURE c. Une endosymbiose secondaire : cas des Ochrophytes. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

c. Existence d'autres types fonctionnels de plastes dans des cellules autres que la CPP

- Il existe **d'autres types de plastes** (proplastes, amyloplastes, chromoplastes…). Si fondamentalement les **plastes** ont un rôle de **photosynthèse** (on parle de **chloroplaste**, même si ce terme est *réservé par certains auteurs aux plastes de la Lignée verte*), divers groupes ont acquis des **plastes qui se sont éloignés de leur fonction initiale**. On peut citer les **principaux plastes suivants** :
  - Les **chloroplastes** : ***plastes différenciés (dont la structure rappelle les plastes ancestraux tels qu'ils devaient être suite à l'endosymbiose primaire) et qui ont pour rôle principal la photosynthèse***, même si on y trouve aussi des réserves d'amidon chez les Chlorobiontes (alors que ces réserves sont plutôt extraplastidiales dans les autres groupes) [présents chez les tous organismes photosynthétiques].
  - Les **amyloplastes** : ***plastes dépourvus de chlorophylles où s'accumulent des réserves d'amidon et qui sont surtout rencontrés dans les cellules-puits (tissus hétérotrophes)*** [présents chez les Chlorobiontes uniquement].
  - Les **chromoplastes** : ***plastes contenant des pigments orangés ou jaunes (souvent des caroténoïdes) qui peuvent être situés dans des globules lipidiques intraplastidiaux, des tubules dérivant des thylakoïdes ou encore des structures cristallisées.*** Ces plastes auraient essentiellement un **rôle d'attraction des Animaux** (prédateurs pour les fruits, pollinisateurs pour les fleurs…) [présents chez les Spermatophytes, surtout les Angiospermes].
  - Les **oléoplastes** : ***plastes stockant des lipides sous forme d'importants globules lipidiques (oléosomes), surtout rencontrés dans les semences*** [Spermatophytes].
  - Les **protéoplastes (= protéinoplastes)** : ***plastes stockant des protéines sous forme généralement dissoute ou cristalline, surtout dans les semences*** [Spermatophytes].
  - Les **étioplastes** : ***chloroplastes dégénérés, souvent dépourvus de chlorophylles, qui se mettent en place suite à une période prolongée d'obscurité*** [surtout cités chez les Angiospermes où ils ont été étudiés].
  - Les **proplastes** (à ne pas confondre avec ***protoplaste***, cellule chlorophyllienne sans paroi) : ***plastes indifférenciés, présentant peu ou pas de thylakoïdes, que l'on rencontre dans les cellules indifférenciées*** (zygote, cellules méristématiques…) [Présents chez les Embryophytes, notamment les Plantes vasculaires].



⮙ **FIGURE 13. Diversité fonctionnelle des plastes chez les Angiospermes.** *Wikipédia* (septembre 2015). Le terme de **leucoplaste** (du gr. *leucos*, blanc) renvoie à tous les plastes non pigmentés.

2. La vacuole, compartiment aux multiples fonctions

- La vacuole (figure 14) est un ***compartiment volumineux généralement unique se trouvant dans la plupart des cellules végétales et limité par une membrane nommée tonoplaste*.**

Dans les cellules peu différenciées comme les **cellules méristématiques**, le vacuome ***se compose de nombreuses petites vacuoles qui fusionneront lors de la différenciation***.

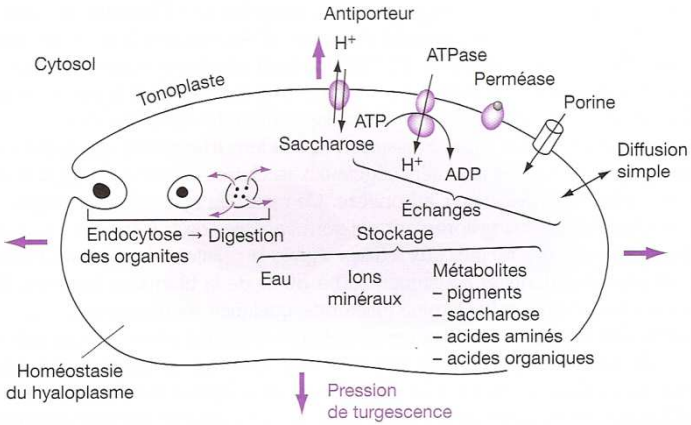


FIGURE 14. La vacuole. D'après BREUIL (2007)

- La vacuole d'une CPP occupe ***jusqu'à 95 % du volume cellulaire*** et intervient dans diverses fonctions :
  - **Gestion des déchets cellulaires** : *les macromolécules ou les organites à éliminer le sont par la vacuole* qui pallie l'absence de système d'excrétion chez les végétaux ou l'absence de lysosomes en son sein.
  - **Turgescence** : *l'eau vacuolaire exerce une* ***pression de turgescence*** *contre la paroi*, ce qui :
    - Maintient la ***forme de la cellule*** mais aussi plus généralement ***du végétal*** (l'eau forme un hydrosquelette et on qualifie souvent la paroi pectocellulosique de « **paroi squelettique** »).
    - Assure la ***croissance en longueur*** des cellules qui peuvent encore croître (sans paroi secondaire).
    - ***Structure la cellule*** et organise le cytoplasme, rejetant les organites en périphérie.

- **Turgescence** : ***se dit d'une cellule dont le cytoplasme est plaqué contre la paroi par la vacuole qui exerce une pression (dite de turgescence)*** ; **l'eau a tendance à rentrer par osmose** dans la vacuole, ***milieu hypertonique par rapport au cytosol*** ou à la paroi. C'est l'état naturel « normal ».
- **Plasmolyse** : ***se dit d'une cellule dont le cytoplasme est résorbé et n'exerce de contacts avec la paroi guère qu'au niveau des plasmodesmes*** ; **l'eau a tendance à sortir par osmose** de la vacuole, ***milieu alors hypotonique par rapport au cytosol*** et à la paroi. C'est un état anormal. À l'échelle macroscopique, la plante subit un **flétrissement**.
- **Milieu hypertonique** : se dit d'une **solution plus concentrée qu'une autre** (par comparaison).
- **Milieu hypotonique** : se dit d'une **solution moins concentrée qu'une autre** (par comparaison).
- **Milieu isotonique** : se dit d'une **solution aussi concentrée qu'une autre** (par comparaison).

Voir osmose plus loin dans ce cours + voir TP A1

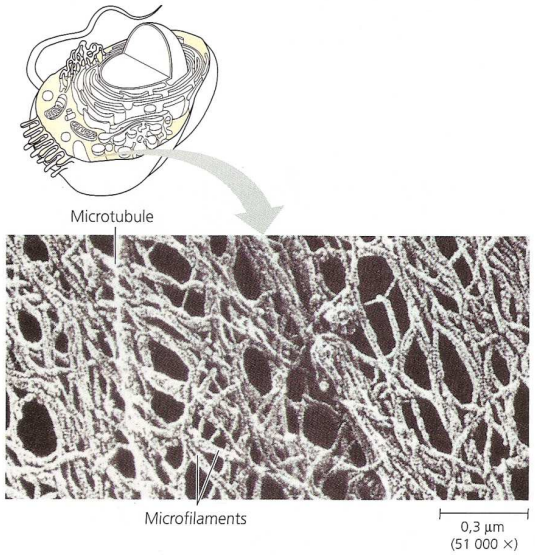
- **Homéostasie cellulaire et tampon ionique** : la vacuole stocke et libère de l'eau et des solutés en fonction des conditions cellulaires.
- **Stockage de pigments hydrophiles** (anthocyanes, flavonoïdes…)
- **Stockage de métabolites variés** : saccharose, acide malique…

TABLEAU I. Compartimentation et structures de la cellule eucaryote.
D'après PEYCRU *et al.* (2009)

RÉGIONS CELLULAIRES		PRINCIPALES FONCTIONS ASSURÉES
MEMBRANE PLASMIQUE (bicouche phospholipidique munie de protéines)		Limite externe et barrière Adhésion intercellulaire Transport de substances Réception et transfert de messages – Identité cellulaire
NOYAU	Enveloppe nucléaire poreuse	Sépare le nucléoplasme du cytoplasme Contrôle les échanges entre noyau et cytoplasme (protéines, ARN)
	Chromatine	Conservation et duplication de l'information génétique Transcription de cette information en ARNm, ARNt
	Nucléole et organisateur chromosomique nucléolaire	Siège de la synthèse des ARNr et de l'assemblage des sous-unités ribosomales
CYTOPLASME (cytosol + inclusions + organites + cytosquelette)	Ribosomes	Siège de la synthèse des protéines intrinsèques et extrinsèques
	Réticulum Endoplasmique Granulaire (REG)	Synthèse et maturation des protéines destinées à la sécrétion et à la membrane plasmique
	Réticulum Endoplasmique Lisse (REL)	Synthèse de lipides, du cholestérol et de ses dérivés (hormones stéroïdes) Production des peroxysomes Stockage du calcium
	Appareil de Golgi (dictyosomes et réseau transgolgien)	Emballe, modifie et isole les protéines destinées à la sécrétion Produit les lysosomes (remplacés par la vacuole dans les cellules végétales) et les vésicules d'exocytose
	Lysosomes	Siège de la digestion intracellulaire par des hydrolases acides
	Peroxysomes	Oxydation brutale produisant du peroxyde d'hydrogène et détoxification par la catalase. Oxydation des acides gras Siège de la photorespiration chez les plantes en C3
	Mitochondries	Siège de l'oxydation phosphorylante à l'origine d'ATP pour la cellule Production de divers précurseurs de la biosynthèse de petites molécules (acides aminés, acides gras, nucléotides…) Synthèse de quelques protéines mitochondriales
	Chloroplastes (cellules végétales chlorophylliennes uniquement)	Siège de la photophosphorylation servant à la réduction du CO_2 en oses Stockage temporaire d'amidon Synthèse d'acides aminés et de protéines chloroplastiques
	Centrioles (absents dans les cellules végétales)	Produisent cils et flagelles Organisent le réseau de microtubules dont le fuseau mitotique
	Microtubules (cytosquelette)	Soutien et mobilité cellulaire Support du trafic intracellulaire
	Microfilaments (cytosquelette)	Contribution à la forme des cellules Participation au système contractile intracellulaire
	Filaments intermediaires (cytosquelette)	Résistance mécanique de la cellule et cohésion intercellulaire Forme du noyau

D. Le cytosquelette, armature protéique de la cellule

- Le **cytosquelette** (figure 15) est un ***réseau hyaloplasmique de protéines fibreuses qui constitue l'armature des cellules animales mais aussi organise la forme des cellules végétales*** (même si, dans le cas des **cellules végétales**, c'est la paroi qui a le principal rôle **squelettique**).



Cytosquelette. Cette micrographie électronique, réalisée après ombrage de l'échantillon, montre deux constituants du cytosquelette : les microtubules et les microfilaments. Les troisièmes constituants, les filaments intermédiaires, n'apparaissent pas ici.

FIGURE 15. Le cytosquelette (MEB). D'après CAMPBELL & REECE (2004).

1. Des constituants variés

- Le **cytosquelette** se compose de **trois types de constituants** dont le tableau I résume les caractéristiques :
  - **Microtubules** : ***dimères de tubuline – une tubuline α et une tubuline β – répétés longitudinalement (ce qui forme un protofilament) et associés en treize rangées formant le tube (ce qui forme le microtubule, de longueur très variable)***. **Épais** (diamètre 25 nm) et **résistants à la compression**, ils forment **l'ossature de la cellule**.

On trouve dans les cellules un **centre organisateur des microtubules (COMT)** ***vers lequel convergent les microtubules et composé de protéines variées***. Dans les **cellules animales**, le COMT est un **centrosome** (figure 16) (*attention, certains auteurs utilisent aussi le mot « centrosome » pour le COMT des cellules végétales*) composé de deux **centrioles**, ***courts ensembles de 9 triplets de microtubules***, et de ***matériel dense*** souvent nommé **matériel péricentriolaire**. L'organisation du **COMT** est **plus diffuse** et **moins bien connue** pour les **cellules végétales** mais certaines protéines sont connues.

Les **microtubules** possèdent **deux extrémités** : ***l'une ne comprend que des tubulines alpha*** (**extrémité –**) et ***l'autre que des tubulines bêta*** (**extrémité +**). Les **microtubules** sont donc des structures **orientées** et **polarisées**. L'**extrémité –** est au contact du **COMT**.

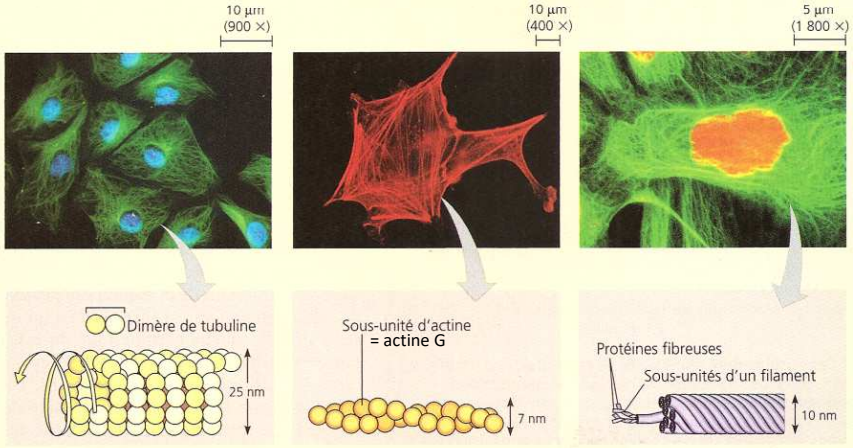
  - **Filaments intermédiaires** : ***filaments de taille intermédiaire (8-12 nm) et de composition variée (lamines, kératines…)***.

Les filaments intermédiaires sont **peu présents chez les 'plantes'** à l'exception des lamines nucléaires.

  - **Microfilaments d'actine** : ***actine globulaire (= actine G) polymérisée en filaments (= actine filamenteuse ou actine F) souvent associés par deux***. Ces éléments **supportent la tension**.

TABLEAU II. Le cytosquelette : structure et fonction (à connaître !).
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

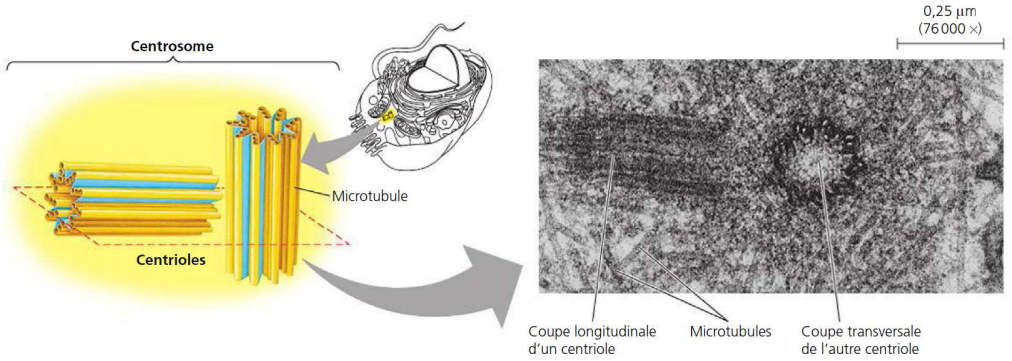
Propriétés	Microtubules	Microfilaments	Filaments intermédiaires
Structure	Cylindres creux ; paroi formée de 13 colonnes de tubuline	Deux brins d'actine entortillés	Diverses protéines fibreuses enroulées de façon à former un gros câble (ou une superhélice)
Diamètre	25 nm hors tout dont 15 nm de diamètre intérieur	7 nm environ	8 à 12 nm
Sous-unités protéiques	Tubulines α et β	Actine	Selon le type cellulaire, une ou plusieurs protéines de la famille des kératines
Fonctions principales	Maintien de la forme cellulaire (charpente résistant à la compression) Mobilité cellulaire (ils sont l'une des composantes des cils et des flagelles) Mouvements des chromosomes lors de la division cellulaire Mouvements des organites	Maintien de la forme cellulaire (éléments supportant la tension) Modification de la forme cellulaire Contraction musculaire Cyclose Mobilité cellulaire (des microfilaments d'actine aidés de filaments de myosine poussent le cytoplasme contre la membrane plasmique et déplacent ainsi la cellule) Formation du sillon de division cellulaire	Maintien de la forme cellulaire (éléments supportant la tension) Fixation du noyau et de certains organites Formation de la lamina nucléaire



Source : Adapté de W. M. Becker L. J. Keinsmith et J. Hardin, *The World of the Cell*, 4e éd., San Francisco, Californie, Benjamin/Cummings, 2000, p. 753.

2. Principales fonctions du cytosquelette

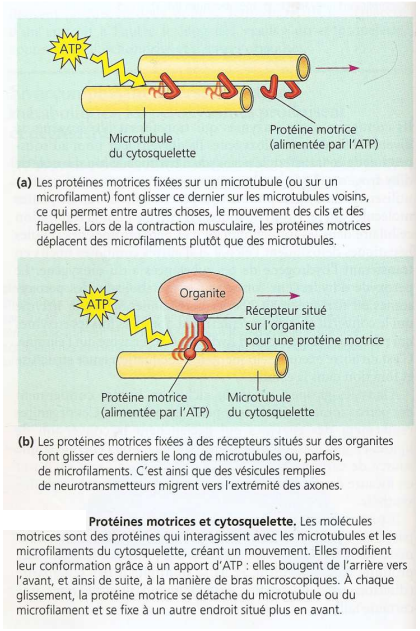
- Maintien de la **forme** des cellules.
- Maintien de la **cohésion des tissus** grâce à des **liens** étroits avec les **jonctions intercellulaires** et la **matrice extracellulaire** (voir plus loin).
- **Mobilité** de la cellule (figure 17) : *les structures impliquées dans la mise en mouvement des **cellules flagellées** (comme le spermatozoïde), des **cellules amiboïdes** ou des **cellules musculaires** sont des structures cytosquelettiques.*
- **Transport vésiculaire** (figure 17) :



Le centrosome et sa paire de centrioles. La plupart des cellules animales possèdent un centrosome, une zone près du noyau où se forment les microtubules. Ce centrosome contient une paire de centrioles, chacun d'un diamètre d'environ 250 nm (0,25 µm), disposés à angle droit l'un par rapport à l'autre et se composant chacun de neuf triplets de microtubules. Les parties bleues du schéma représentent les protéines autres que la tubuline qui relient les triplets (MET).

FIGURE 16. Le centrosome des cellules animales. D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

  - *Les **organites** et les **vésicules** qui se déplacent dans la cellule utilisent les **microtubules** (voire les filaments d'actine) comme des « **rails** » sur lesquels ils avancent.*
  - *Les transports s'effectuent grâce au **glissement ATP-dépendant sur le cytosquelette** de **protéines motrices** **(dynéine, kinésine…)** attachées au compartiment transporté.*
  - ***Endocytose** et **exocytose** impliquent également de manière étroite le cytosquelette.*
- Intervention dans les **divisions cellulaires** (mitose, méiose) (figure 18).



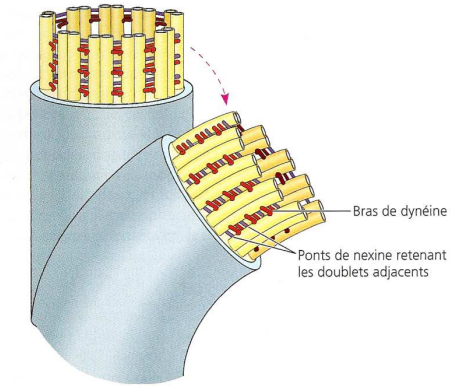
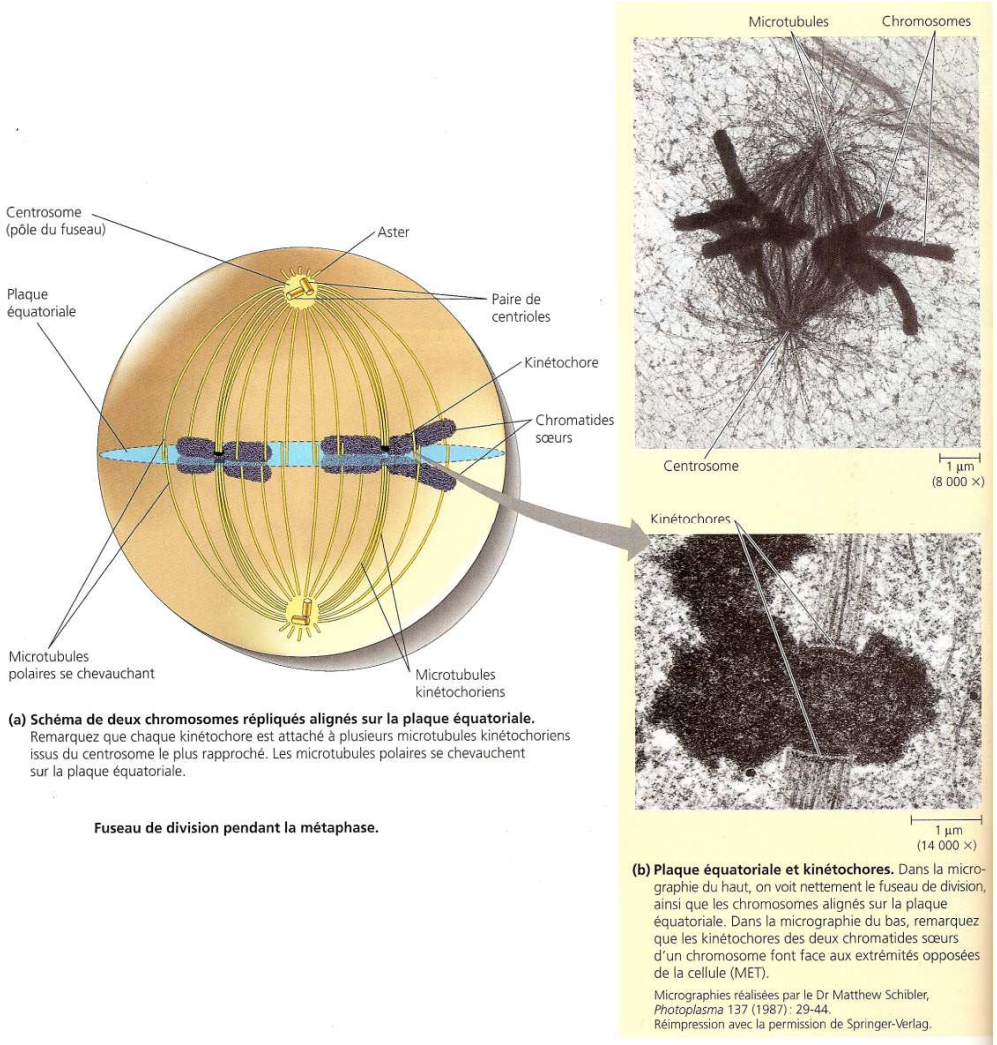


FIGURE 17. Cytosquelette et mobilité. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



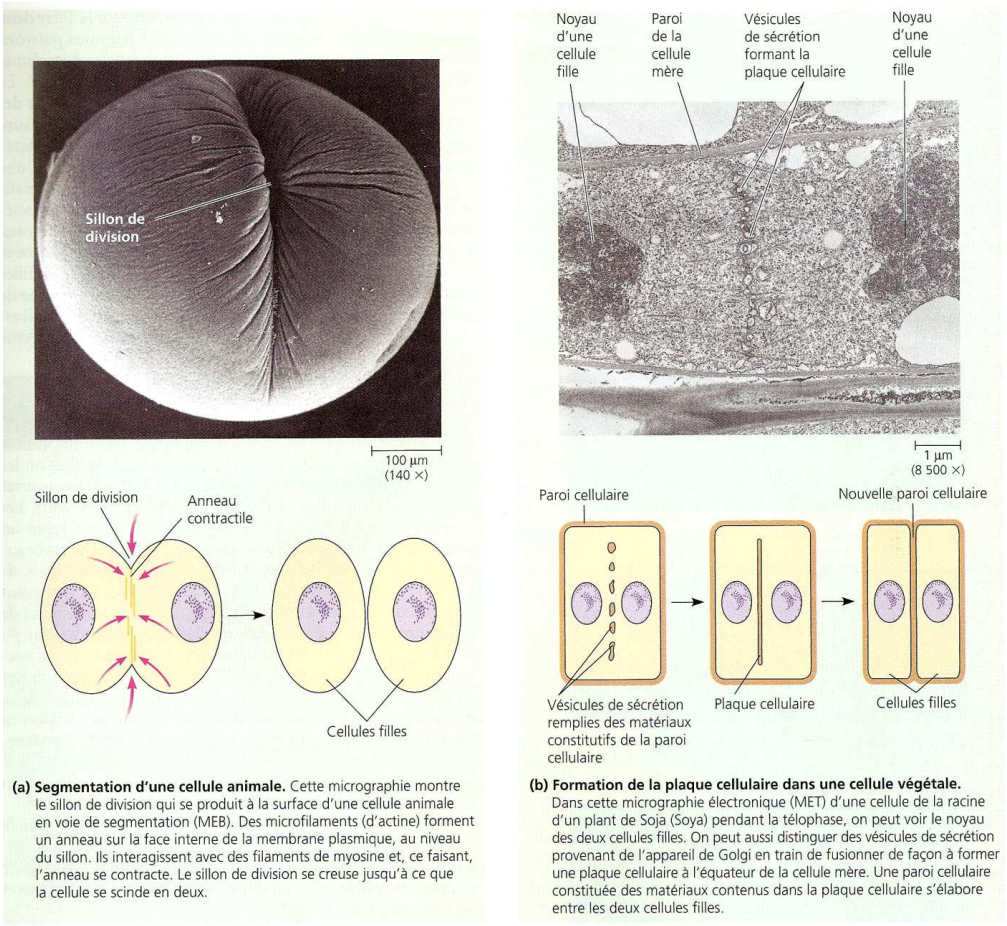
(a) Schéma de deux chromosomes répliqués alignés sur la plaque équatoriale. Remarquez que chaque kinétochore est attaché à plusieurs microtubules kinétochoriens issus du centrosome le plus rapproché. Les microtubules polaires se chevauchent sur la plaque équatoriale.

Fuseau de division pendant la métaphase.

(b) Plaque équatoriale et kinétochores. Dans la micrographie du haut, on voit nettement le fuseau de division, ainsi que les chromosomes alignés sur la plaque équatoriale. Dans la micrographie du bas, remarquez que les kinétochores des deux chromatides sœurs d'un chromosome font face aux extrémités opposées de la cellule (MET).

Micrographies réalisées par le Dr Matthew Schibler, *Photoplasma* 137 (1987) : 29-44.
Réimpression avec la permission de Springer-Verlag.

FIGURE 18 (1/2). <u>Cytosquelette et division cellulaire</u>. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



(a) Segmentation d'une cellule animale. Cette micrographie montre le sillon de division qui se produit à la surface d'une cellule animale en voie de segmentation (MEB). Des microfilaments (d'actine) forment un anneau sur la face interne de la membrane plasmique, au niveau du sillon. Ils interagissent avec des filaments de myosine et, ce faisant, l'anneau se contracte. Le sillon de division se creuse jusqu'à ce que la cellule se scinde en deux.

(b) Formation de la plaque cellulaire dans une cellule végétale. Dans cette micrographie électronique (MET) d'une cellule de la racine d'un plant de Soja (Soya) pendant la télophase, on peut voir le noyau des deux cellules filles. On peut aussi distinguer des vésicules de sécrétion provenant de l'appareil de Golgi en train de fusionner de façon à former une plaque cellulaire à l'équateur de la cellule mère. Une paroi cellulaire constituée des matériaux contenus dans la plaque cellulaire s'élabore entre les deux cellules filles.

Cytocinèse dans la cellule animale et dans la cellule végétale.

FIGURE 18 (2/2). <u>Cytosquelette et division cellulaire</u>. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

II. Une compartimentation dynamique qui autorise les échanges : deux cellules traversées par des flux

- Les **compartiments** ou les **cellules** ne sont ***pas des entités closes et hermétiques vis-à-vis de leur environnement***. La compartimentation autorise donc aussi les **flux** et les **échanges**.

A. Des flux de matière

1. Mise en évidence du flux sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique : les expériences de PALADE (1960)

À vous de jouer !	Comment la compartimentation de la cellule acineuse pancréatique autorise-t-elle les flux de matière ?	
Savoirs à construire	Flux sécrétoire dans la CAP	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner les informations utiles dans un support	
	▪ Analyser, observer et raisonner	
Pistes de réflexion et d'exploitation des figures 19-21		
▪ *À partir des données disponibles, **proposez** une explication du **devenir des acides aminés** dans la **cellule acineuse pancréatique**.*		

Dans les années 1960, les expériences conduites sous la direction du biologiste d'origine roumaine George PALADE (1912-2008) ont conduit à mettre en évidence dans les cellules acineuses pancréatiques l'existence d'un **flux sécrétoire** parfois aussi appelé **cycle sécrétoire**. Plusieurs manipulations ont été réalisées mais le principe général est exposé dans l'encart technique (figure 19) : on a **soumis des coupes de pancréas à un « *pulse* » (soumission brève) de leucine tritiée avant lavage puis on s'intéresse au devenir de cette leucine tritiée (c'est-à-dire sa localisation au cours du temps dans les cellules) (« *chase* »)** ; c'est la technique du ***pulse-chase***. Pour connaître ce devenir après différents temps, trois méthodes sont employées pour :

1. Méthode qualitative : on réalise des **clichés par autoradiographie** et on regarde où se localise la **radioactivité** (figure 20).
2. Méthode quantitative : on évalue le **nombre de grains d'argents** sur l'**autoradiographie** de manière à **doser la radioactivité** (figure 21).
3. Méthode quantitative : on sépare les **constituants cellulaires** (compartiments) par **ultracentrifugation** et on **dose la radioactivité** de chaque type de compartiments par **compteur GEIGER** (figure 21).

Revoir le **TP A1** où sont exposés :
° le principe du **marquage radioactif**,
° le principe de l'**autoradiographie**,
° le principe de l'**ultracentriguation** et de la **séparation** des constituants cellulaires.

ENCART TECHNIQUE

Analyse cellulaire du processus sécrétoire

Ce processus a été analysé par une expérience de type ***pulse-chase***, de la façon suivante :
– de fines tranches de tissu pancréatique frais sont mises en survie dans un milieu de culture permettant aux cellules de vivre et de fonctionner pendant quelques heures ;
– de la leucine tritiée (radioactive) est ajoutée au milieu ; celle-ci étant un précurseur des protéines, elle s'y incorpore au cours de l'expérience ;
– une incubation courte (moins de 5 minutes) est suivie d'un rinçage soigneux des cellules, pour éliminer toute radioactivité soluble, et de leur remise dans un milieu normal ;
– des échantillons de tissus sont ensuite prélevés régulièrement (toutes les 20 minutes environ) pendant deux heures, puis fixés et traités pour la microscopie électronique ;
– les coupes obtenues sont traitées pour l'autoradiographie à haute résolution, les grains d'argent observés révélant la présence de protéines radioactives au sein des ultrastructures.

FIGURE 19. Principe du *pulse-chase* dans les expériences de PALADE. D'après CALLEN (2005).

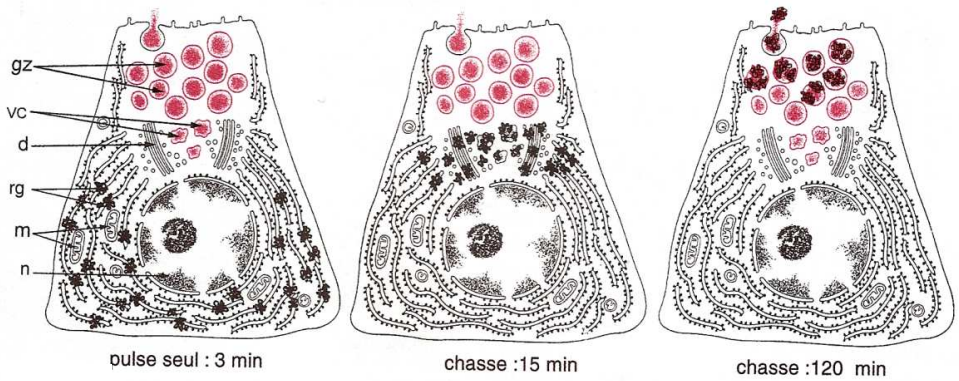


Figure 9.4
Expériences historiques sur la sécrétion des protéines par les cellules pancréatiques
Le phénomène sécrétoire est étudié au moyen d'expériences d'incorporation de leucine tritiée (de type *pulse-chase*), suivies d'autoradiographie. La radioactivité se déplace, au cours du temps, successivement dans les compartiments mis en jeu dans ce processus : réticulum endoplasmique rugueux (rg) ; appareil de Golgi (d) ; vésicules de concentration (vc) et grains de zymogène (gz) ; m : mitochondries ; n : noyau. (D'après J. Jamieson).

FIGURE 20. Localisation des grains d'argent en fonction du temps : déplacement des acides aminés radioactifs dans la cellule. D'après CALLEN (2005).

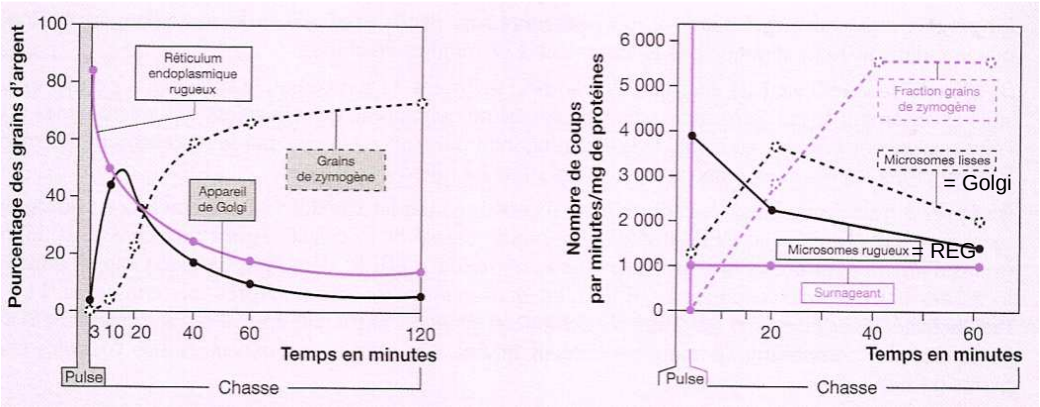


FIGURE 21. Localisation de la radioactivité par compartiments (à gauche par comptage de grains d'argent : à droite par dosage de radioactivité après ultracentriguation).
Les microsomes correspondent au RE et les grains de zymogènes sont les vésicules de sécrétion contenant les précurseurs d'enzymes pancréatiques. D'après BREUIL (2007).

Éléments de réponse et bilan :

- *Les méthodes de marquage radioactif permettent de **suivre le déplacement de molécules d'intérêt** dans les cellules au cours du temps. On voit par les trois méthodes que **les acides aminés radioactifs se concentrent initialement dans le réticulum endoplasmique granuleux (quelques min après** **pulse)**, puis **l'appareil de Golgi (15 min environ)** puis sont finalement **stockés dans les grains de zymogènes** qui correspondent aux **vésicules de sécrétion** de la CAP. D'après nos connaissances, le REG est le lieu de **synthèse des protéines** destinées à la sécrétion (et aux membranes), ce qui tend à montrer que les **AA** servent de support à la production de **protéines**. Ensuite, l'appareil de Golgi est un lieu de **modification et de stockage des protéines destinées à la sécrétion** (et aux membranes) et c'est aussi le second lieu de passage des AA probablement déjà intégrés en protéines (puisque provenant vraisemblablement du REG). Enfin, les grains de zymogènes sont le lieu d'**accumulation des protéines en attente de sécrétion** : ce sont des vésicules de sécrétion et on y retrouve naturellement l'essentiel des AA radioactifs donnés à la cellule lors du* pulse.

2. Importance de la polarité cellulaire dans le flux sécrétoire

- On notera que la cellule acineuse pancréatique présente une **organisation polarisée** : on distingue le **pôle basal** ***du côté de la lame basale*** et le **pôle apical** ***du côté de la lumière de l'acinus***.
- Une ***répartition polaire des organites et des tâches*** s'observe dans la cellule :
  - ***Incorporation des AA dans les protéines au pôle basal*** : il se trouve que c'est là qu'on trouve les **ribosomes** et le **REG** qui permettent la synthèse et le repliement des protéines sécrétées.
    - À l'extérieur de la cellule, les **capillaires sanguins** peuvent amener la matière nécessaire au fonctionnement des cellules (O_2, **nutriments** variés… dont les **acides aminés** !).
    - **Au pôle basal** : on trouve le **noyau** (**volumineux**, signe d'une **intense expression génétique**) qui produit les **ARNm** ensuite **traduits** par les **ribosomes** dans le **cytosol** mais aussi les **ribosomes** eux-mêmes.
    - **Toujours au pôle basal** : on trouve de nombreuses **mitochondries** produisant de ***l'ATP nécessaire à la formation de complexes AA-ARNt*** et nécessaire à ***la production de la GTP employée dans la traduction***.
  - ***Tri, adressage et modification des protéines*** par l'**appareil de Golgi** en **partie centrale** **de la cellule**.
  - ***Stockage et exocytose des vésicules de sécrétion*** au **pôle apical** au niveau duquel les **grains de zymogènes** participeront à la formation du **suc pancréatique** qui pourra s'écouler par la lumière.

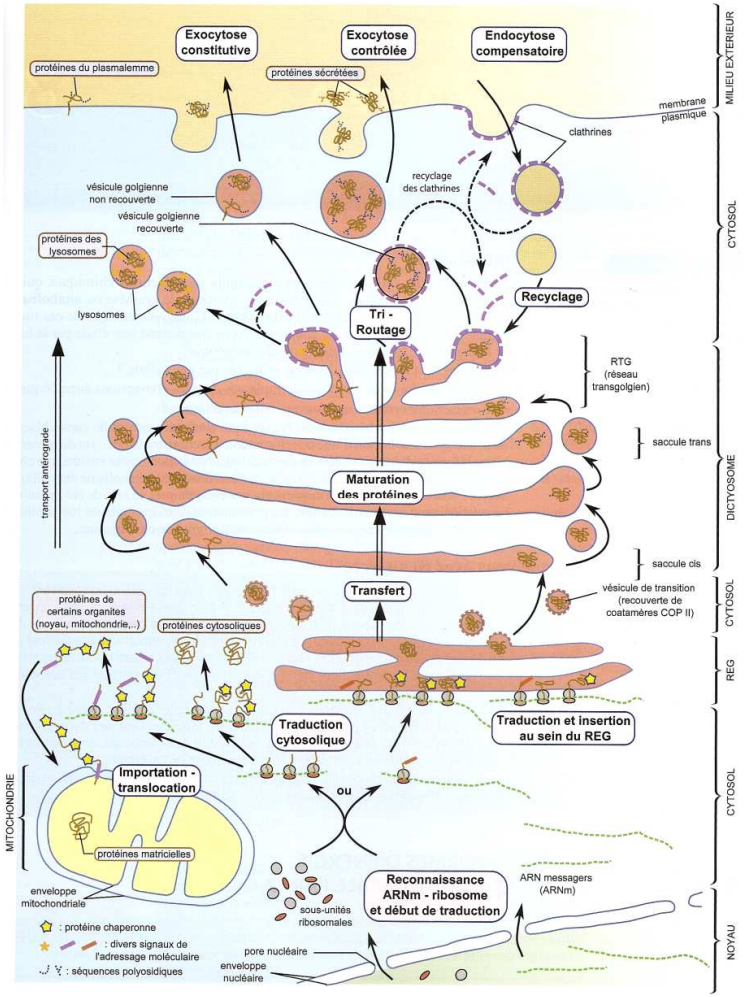


FIGURE 22. Compartimentation et fonctionnement polarisés de la cellule acineuse pancréatique. *Ce schéma est centré sur le trajet et l'adressage des protéines.*
D'après PEYCRU *et al.* (2013).

3. Un contrôle des flux de matière : le contrôle de l'activité sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique [flux d'information !]

- Dans la plupart des cellules eucaryotes, on trouve des **processus d'endocytose et d'exocytose spontanés** qui se compensent (exocytose constitutive, endocytose compensatoire) (figures 9 et 22-23), ce qui assure une **surface stable** de **membrane plasmique**.
- Les cellules à **fonction sécrétrice importante** sont en outre capables de ***sécréter certaines substances en réponse à des stimuli internes ou externes*** ; c'est la **sécrétion contrôlée** ou **sécrétion déclenchée**. Dans le cas de la CAP, cela permet de **produire du suc pancréatique lors du passage des aliments à digérer** (et non en continu, ce qui serait un gaspillage d'énergie).

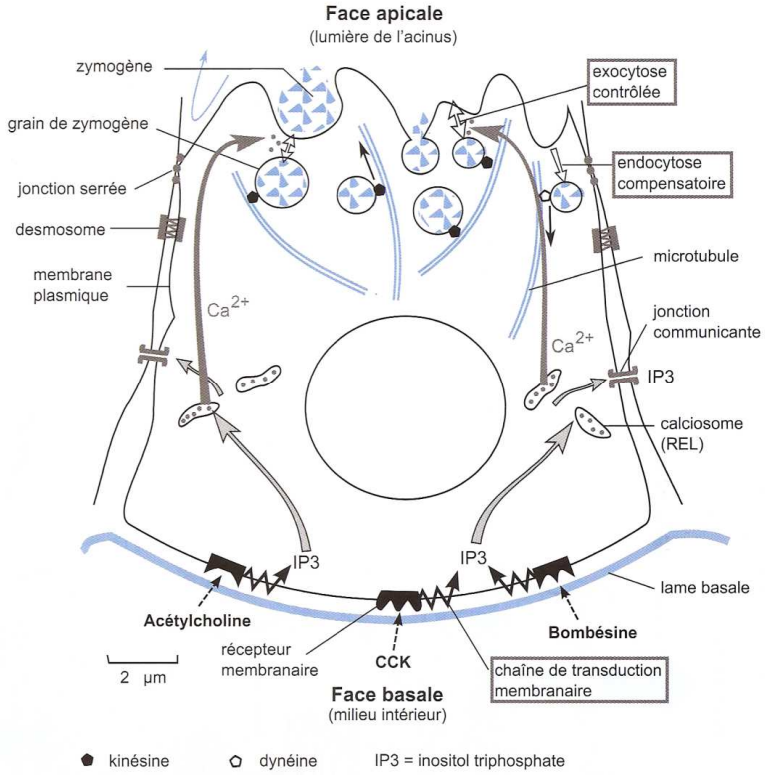


FIGURE 23. Contrôle « externe » de l'activité de la cellule acineuse pancréatique. D'après PEYCRU *et al.* (2010*a*). On trouvera aussi la représentation des **protéines motrices** impliquées dans le **déplacement des vésicules**, les **seconds messagers** impliqués dans la **transduction des messages** ou encore les types de **jonctions intercellulaires** existant entre ces **cellules épithéliales**.

- La CAP (figure 23) est ainsi, par le biais de **récepteurs membranaires** situés au **pôle basal** de la cellule, capable de répondre aux **stimuli suivants** :
  - **Stimuli hormonaux** :
    - la **cholécystokinine-pancréozymine** **(CCK-PZ)** est une ***hormone peptidique produite par le duodénum*** (début de l'intestin grêle) qui ***déclenche l'activité sécrétoire*** des **cellules pancréatiques** mais aussi des **cellules hépatiques**.
  - **Stimuli nerveux** :
    - La **bombésine** ou **GRP** (*Gastrin Releasing Peptid*, peptide stimulateur de la gastrine) est un ***neurotransmetteur peptidique*** par lequel le nerf vague agit sur les **cellules gastriques** (stimulant la **sécrétion de gastrine** qui agit ensuite sur les **cellules intestinales**) et sur les **cellules pancréatiques**.
    - L'**acétylcholine ACh** est un ***neurotransmetteur courant dans le système nerveux périphérique***.
- L'activation d'une cellule induit une **voie de transduction à IP3 (inositol triphosphate)** qui conduit à la **libération de calcium** du réticulum dans le **cytosol**. **IP3** et **calcium** sont des **seconds messagers**, c'est-à-dire des ***molécules qui prennent le relai à l'intérieur de la cellule de l'information portée par l'hormone ou le NT resté(e) à l'extérieur de la cellule*** (constituant en quelque sorte le « premier messager », même si ce terme n'est pas employé).
- Ce calcium ***déclenche la sécrétion***. Il peut en outre passer au travers des **jonctions gap** existant entre les cellules acineuses, ce qui permet une ***coopération*** et une ***inter-activation des cellules d'un même tissu entre elles***.

4. Généralisation : flux de matière dans les cellules

- ***Principaux flux de matière de la cellule acineuse pancréatique*** **:**
  - **Apport de nutriments au pôle basal** (glucose, acides aminés, acides gras), d'**eau**, de **dioxygène**…
  - **Export au pôle basal de dioxyde de carbone**, **autres déchets métaboliques**, eau…
  - **Export au pôle apical des zymogènes exocytés**
  - **Au sein de la cellule** : **transformations cataboliques et anaboliques** (associées à une spécialisation des compartiments)
- ***Principaux flux de matière de la cellule du parenchyme palissadique*** :
  - **Apport et export des gaz respiratoires ou photosynthétiques au niveau des méats (dioxygène, dioxyde de carbone)**
  - **Export d'eau au niveau des méats (évapotranspiration)** puis des stomates
  - **Apport de nutriments minéraux (nitrates, eau…) au niveau des faisceaux conducteurs**
  - **Export de métabolites vers les cellules-puits par les faisceaux conducteurs**
  - **Au sein de la cellule** : **transformations cataboliques et anaboliques** (associées à une spécialisation des compartiments)
  - **Au sein de la cellule** : **stockage** (**amidon** dans le chloroplaste, **saccharose**, **acides aminés** ou encore **déchets** dans la **vacuole**…)
- Dans les deux cas, ***le passage de la matière s'effectue soit par échanges transmembranaires, soit par cytoses (endo- / exocytose)***.

Voir plus loin dans ce chapitre

- Pour un bilan : voir les figures 27-28.

B. Des flux d'énergie

1. Une production catabolique d'ATP dans les deux types de cellules

- Dans les deux types de cellules, il y a réalisation de la **glycolyse** dans le **hyaloplasme** et de la **respiration cellulaire** dans les **mitochondries**. Cela permet la **production d'ATP** qui assure la réalisation de la **plupart des activités cellulaires** (figure 24).

Voir partie B : chapitre 20

- Il y a donc **déplacement de l'ATP** dans l'ensemble de la cellule. L'ATP, molécule à demi-vie très courte (1 à quelques secondes), permet alors les **travaux mécaniques** (déplacement de compartiments, contraction…), **chimiques** (synthèses de composés, polymérisation…), **osmotiques** (déplacements de substances au travers des membranes)…

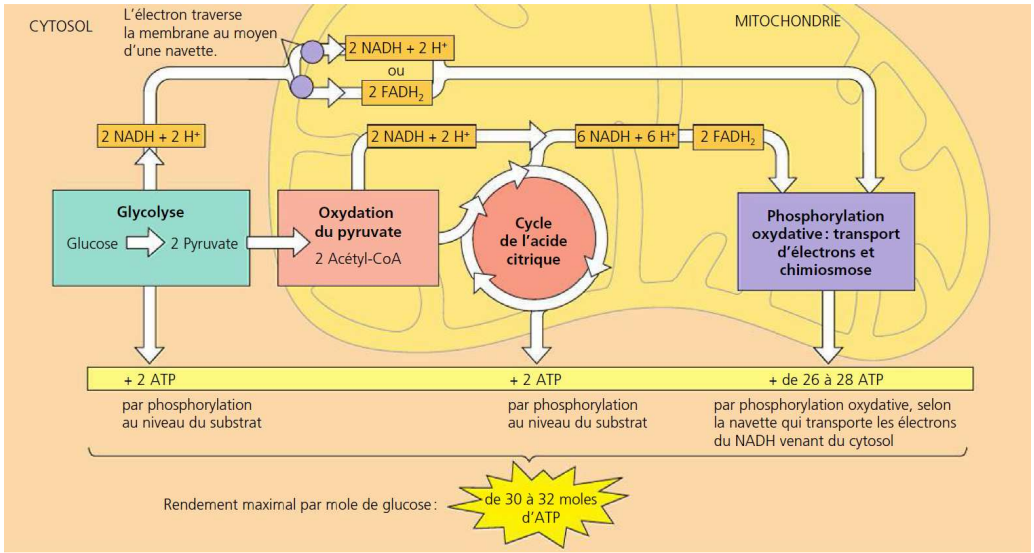


FIGURE 24. Une vision simplifiée du catabolisme.
D'après CAMPBELL *et al.* (2012). Voir chapitre 20.

2. Une production photosynthétique de métabolites dans la CPP

- Dans la **cellule végétale chlorophyllienne**, ***l'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique*** (couplage photochimique), ce qui permet la **production de matière organique** par **photosynthèse** (figure 25). La matière organique peut ensuite servir au **catabolisme** ou à l'**anabolisme** aussi bien de la **cellule elle-même** que des **cellules hétérotrophes** de la plante vers lesquelles elle peut être exportée.

Voir partie B : chapitre 20

De nombreuses cellules végétales chlorophylliennes sont capables de **cyclose** : il s'agit d'un ***phénomène de rotation des organites (par utilisation du cytosquelette) qui facilite la distribution de métabolites, l'exposition des plastes au soleil, etc.***

Vue d'ensemble de la photosynthèse : intégration des réactions photochimiques et des réactions du cycle de Calvin. Les réactions photochimiques se déroulent dans la membrane des thylakoïdes, formant les grana, tandis que le cycle de Calvin a lieu dans le stroma. Les réactions photochimiques utilisent l'énergie solaire pour produire de l'ATP et du NADPH + H^+, qui servent respectivement de source d'énergie chimique et de potentiel réducteur dans le cycle de Calvin. Au cours de celui-ci, le dioxyde de carbone sert à produire des molécules organiques qui seront ultérieurement transformées en glucides. (Souvenez-vous que la formule de la majorité des sucres simples est un multiple de $[CH_2O]$.)

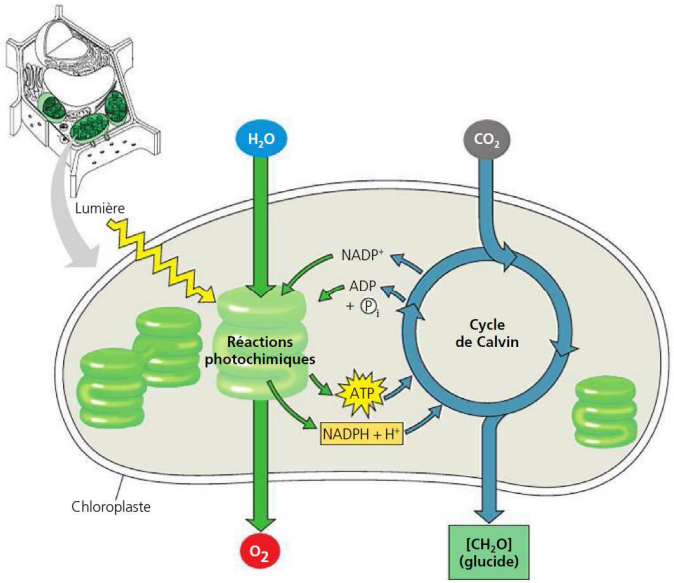


FIGURE 25. Une vision synthétique de la photosynthèse végétale.
D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

C. Des flux d'information

1. Un flux génétique

- L'**ADN** est **enfermé dans le noyau** ; sa **transcription** permet la production des **ARNm**, **ARNt**, **ARNr**… qui coopèrent dans le **cytosol** où ils permettent la traduction (= ***synthèse des protéines***). Il y a donc un **flux d'information génétique** depuis le noyau vers le cytosol (figure 26).

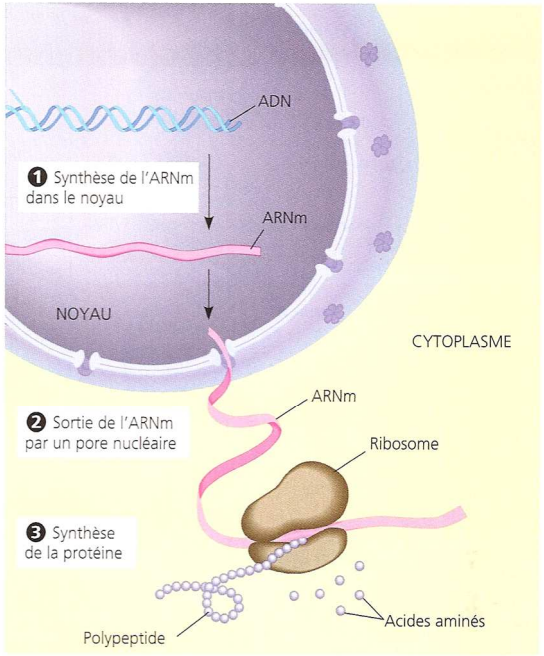
Voir les chapitres de génétique

2. Un flux d'informations issues de stimuli extérieurs à la cellule

- La cellule peut percevoir des **stimuli en provenance d'autres parties de l'organisme** : messages hormonaux, paracrines, nerveux…
- Ces messages sont ***convertis en signal intracellulaire*** qui ***modifie l'activité de la cellule*** (*cf.* plus haut dans le cas de la CAP).

Certaines cellules peuvent capter des **stimuli extérieurs à l'organisme**, ce qui permet une **réponse des cellules et des organismes à l'environnement extérieur**. Citons par exemple :
- Les **récepteurs sensoriels** (visuels, mécaniques…) chez les Animaux
- De **nombreuses cellules végétales** où l'on trouve des molécules captant des paramètres du milieu extérieur, par exemple le **phytochrome** qui capte les **variations de luminosité**.

Voir plus loin dans ce cours (partie IV) et surtout les parties du programme où ces aspects sont développés.



ADN ⟶ ARN ⟶ protéine : schéma de la circulation de l'information dans une cellule. Dans une cellule eucaryote, l'ADN nucléaire programme la production de protéines en dictant la synthèse de l'ARN messager (ARNm). Celui-ci se déplace vers les ribosomes situés dans le cytoplasme et s'y fixe. Lorsqu'un ribosome (très grossi sur ce dessin) rencontre l'ARNm, le message génétique est traduit, et un polypeptide ayant une séquence spécifique d'acides aminés est formé.

FIGURE 26. Expression de l'information génétique dans la cellule eucaryote.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

D. Bilan

- Les figures 27 et 28 proposent une vision synthétique des flux traversant les cellules eucaryotes proposées à notre étude.

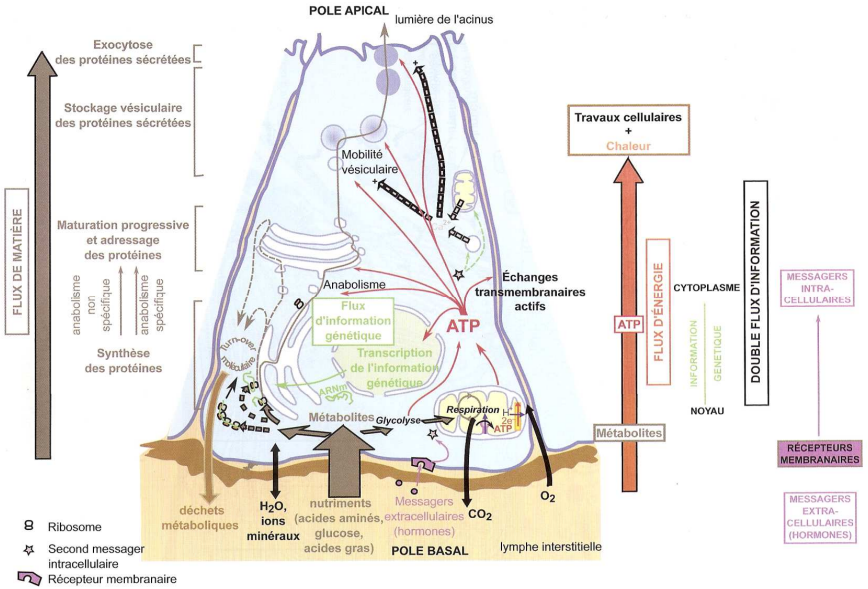


FIGURE 27. Les flux dans la cellule acineuse pancréatique.
D'après PEYCRU *et al.* (2013).

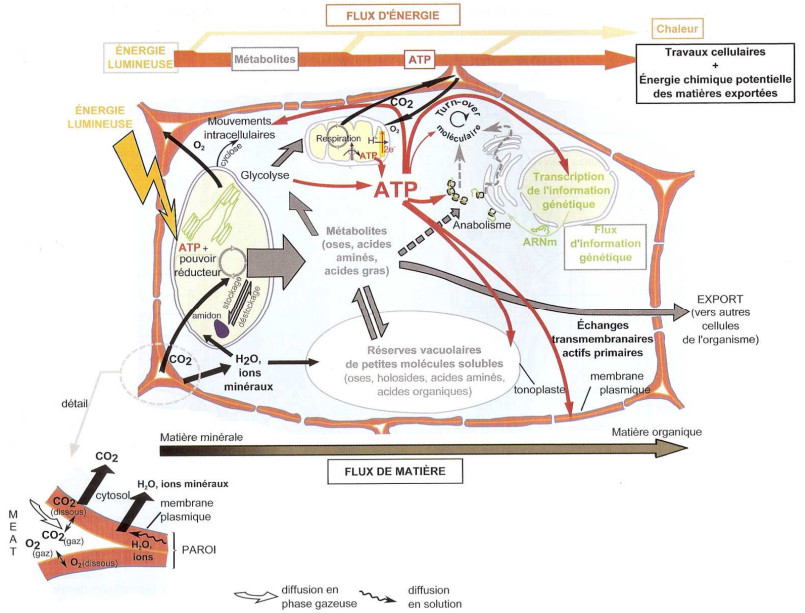


FIGURE 28. Les flux dans la cellule parenchymateuse palissadique.
D'après PEYCRU *et al.* (2013).

III. Une compartimentation et des échanges permis par les membranes biologiques

- Les **membranes biologiques** présentent une **fonction duale** :
  - Ce sont des ***frontières qui limitent les compartiments (ou les cellules)*** et ***contrôlent leur composition***.
  - Ce sont en outre des ***interfaces d'échanges de matière, d'énergie et d'information***.

A. Les membranes, des mosaïques fluides qui délimitent cellules et compartiments

- Le ***modèle actuellement retenu de structure et d'organisation des membranes*** est celui de la « **mosaïque fluide** » proposé par SINGER & NICHOLSON en 1972.

1. La structure en mosaïque des membranes

a. Mise en évidence de la structure en mosaïque des membranes par cryofracture-cryodécapage

- *Les analyses de composition des membranes ont, depuis la première moitié du XXe siècle, révélé que* ***les membranes sont majoritairement composées de phospholipides et de protéines****. Mais leur organisation est longtemps restée une question : on a longtemps* ***pensé qu'une bicouche de phospholipides était prise en sandwich par deux couches continues de protéines réparties de chaque côté du niveau phospholipidique*** *: c'était le* ***modèle trilamellaire*** *notamment défendu par DAVSON & DANIELLI (1935).*

- En **1972**, des travaux expérimentaux conduisent SINGER & NICHOLSON à proposer un **nouveau modèle**. Ils réalisent les manipulations suivantes (figure 29) :
  - ***Congélation de cellules dans l'azote liquide.***
  - ***Découpage du bloc gelé avec une lame réfrigérée*** qui permet de réaliser une incision de la cellule suivant le plan hydrophobe de la membrane plasmique, *entre les deux feuillets phospholipidiques*. C'est la **cryofracture**.
  - Sous vide et à basse température : ***sublimation de la glace superficielle qui pourrait gêner les observations***. C'est le **cryodécapage**.
  - ***Réalisation d'une empreinte métallique en vaporisant obliquement un métal lourd (par exemple : platine, argent) qui s'accumule contre les aspérités***. Ce métal n'est pas traversable par les électrons. C'est l'**ombrage métallique** (figure 30).
  - ***Fixation de l'ensemble par une pulvérisation perpendiculaire de carbone*** qui permettra de former une matrice continue.
  - ***Observation au MET***.

Exceptionnellement, les clichés obtenus au MET ont une ***allure en trois dimensions***, à cause de **l'ombrage métallique** réalisé.

- Les électronographies obtenues montrent des **taches métalliques réparties dans une matrice carbonée** que l'on interprète comme des **protéines enchâssées dans une matrice de phospholipides**. On a donc une ***mosaïque hétérogène*** de composants.

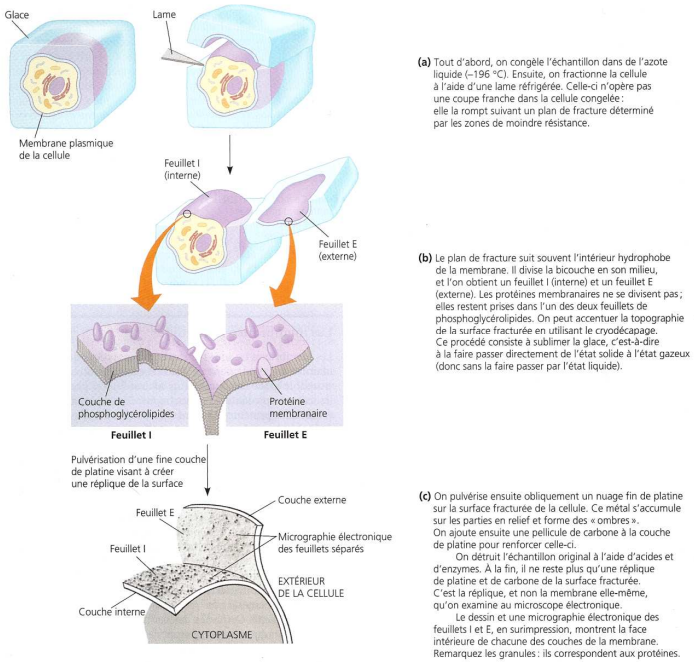


FIGURE 29. Cryofracture et cryodécapage. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

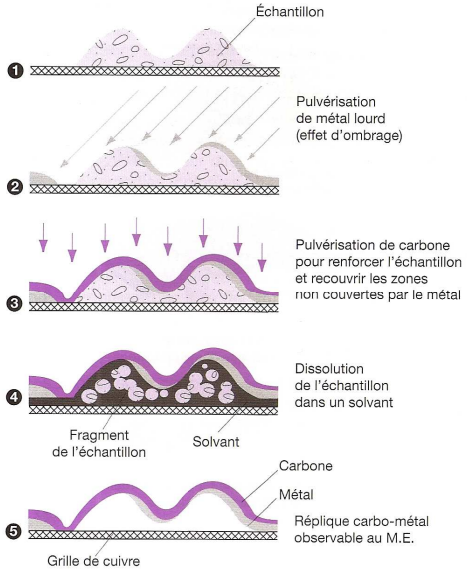


FIGURE 30. Technique de l'ombrage métallique. D'après BREUIL (2007).

b. Organisation et composition des membranes biologiques

Revoir le complément 2 et sa fiche (savoir représenter les molécules !)

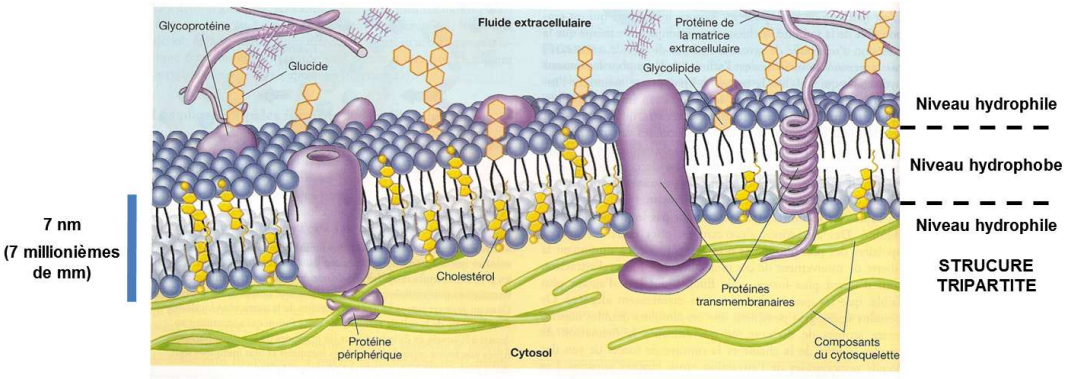


FIGURE 31. Une membrane biologique : la membrane plasmique. D'après RAVEN *et al.* (2007).

TABLEAU III. Composition de diverses membranes. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

Structure tripartite : ***la membrane comprend deux niveaux hydrophiles (au contact des milieux aqueux) prenant en sandwich un niveau hydrophobe***.

Glycocalyx = *cell coat* (*manteau cellulaire*) : ***ensemble des petits glucides portés par certaines protéines et certains lipides du côté externe de la membrane plasmique***

(ne se trouve pas sur les autres membranes !).

Membranes	Épaisseur en nm	Structure	Composition en lipides totaux	Composition en protéines totales
Plasmalemme	7,5 *	tripartite et glycocalyx en plus	42 %	58 %
Réticulum endoplasmique	5 à 6	tripartite	30 %	70 %
Appareil de Golgi	6 à 7	tripartite	35 %	65 %
Enveloppe plastidiale	6 **	tripartite	60 %	40 %
Thylacoïdes	7 ***	tripartite	50 % dont 12 % de pigments	50 %
Membrane mitochondriale externe	6	tripartite	40 %	60 %
Membrane mitochondriale interne	6 ***	tripartite	20 %	80 %
Plasmalemme bactérien	6 ***	tripartite	30 %	70 %

* : sans tenir compte du glycocalyx ; ** : épaisseur de chaque membrane de l'enveloppe ; *** : sans tenir compte des sphères pédonculées ; compositions moyennes exprimées en % de la masse totale de la fraction.

- Les membranes (figure 31, tableau III) comprennent les constituants suivants :
  - **Des lipides**
    - Des **phospholipides** : ils forment une **double couche** (on parle de **bicouche phospholipidique**). Il en existe de nombreux types (**glycérophospholipides** formés à partir du **glycérol** : phosphatidyléthanolamine, phosphatidylsérine, phosphatidylcholine … ; **sphingolipides** formés à partir de la **sphingosine**). *Ce sont des molécules amphiphiles : les **queues hydrophobes** (qui fuient l'eau) s'opposent. Les **têtes hydrophiles** (qui ont une forte affinité pour l'eau) sont en contact avec le milieu extérieur ou le cytosol.*
    - **Cholestérol** dans les cellules animales ou **phytostérols** dans les cellules végétales **:** molécules **amphiphiles** qui s'insèrent **entre les phospholipides**.
      *Les stérols une influence sur la **fluidité des membranes** (plus il présent, moins la membrane est fluide… mais paradoxalement sa présence abaisse également le point de congélation des membranes, ce qui en fait un élément antigel de certaines membranes).* [cholestérol = molécule à savoir représenter !]

Les **lipides membranaires** entretiennent des **interactions hydrophobes** entre eux et avec les **parties transmembranaires** des protéines.

  - **Des protéines** que l'on peut classer **structuralement** en **deux catégories :**
    - Les **protéines intrinsèques = protéines transmembranaires** : ***protéines qui s'intègrent dans la membrane en la traversant***.

Lorsqu'***un seul feuillet est traversé par la protéine***, certains auteurs parlent de **protéine ancrée**.

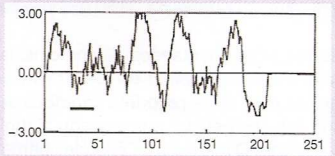
    - Les **protéines extrinsèques = protéines périphériques** : ***protéines qui sont situées sur un côté de la membrane ou l'autre, sans la traverser***.

Les **domaines transmembranaires** des protéines sont ***souvent composés d'hélices alpha où les acides aminés présentent des radicaux hydrophobes*** qui peuvent alors faire des **interactions hydrophobes** avec la partie hydrophobe des phospholipides. Inversement, les **parties extramembranaires** sont plutôt ***riches en AA hydrophiles***. ***Pour identifier les zones hydrophobes d'une protéine***, on réalise un **profil d'hydropathie** ou **profil d'hydrophobicité** (figures 32-33) à partir de la séquence peptidique de la protéine.

Identifiez les domaines hydrophiles et hydrophobes, et évaluez leur longueur. La longueur moyenne d'une hélice α traversant la membrane est d'une vingtaine d'acides aminés.

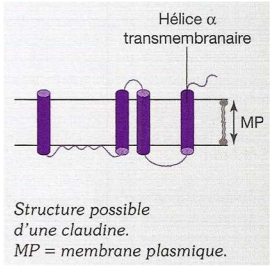
Les valeurs positives sont associées à un caractère hydrophobe, les valeurs négatives à un caractère hydrophile.

La figure représente le profil d'hydropathie d'une claudine (protéine impliquée dans la formation des jonctions serrées, . La valeur d'hydropathie d'une position Y dans une séquence peptidique est obtenue en faisant la moyenne de l'hydrophobie d'une séquence d'une dizaine d'acides aminés, centrée sur la position Y. La valeur donne donc une idée de l'environnement hydrophobe ou hydrophile d'un acide aminé. À partir de l'analyse de ce profil, proposez un schéma d'interprétation décrivant la structure probable de la claudine.



Profil d'hydropathie de la claudine 1.

FIGURE 32. Profil d'hydropathie d'une claudine. D'après DENŒUD *et al.* (2013).



Structure possible d'une claudine. MP = membrane plasmique.

FIGURE 33. Proposition de structure d'une claudine. D'après DENŒUD *et al.* (2013).

- **Des glucides dans la membrane plasmique :** on appelle **glycocalyx** ou *cell-coat* l'ensemble des **petites chaînes glucidiques (oligosaccharides) portées par des protéines (cela forme des glycoprotéines) ou parfois des lipides (cela forme des glycolipides)** qui ont avant tout un rôle de **reconnaissance intercellulaire** (et aussi de **protection** en retenant un peu d'eau près de la cellule). Le glycocalyx ***se rencontre uniquement sur le feuillet externe de la membrane plasmique*** (*ou sur le feuillet interne des vésicules de sécrétion qui sont appelées à faire partie du plasmalemme*). Exemple : marqueurs ABO à la surface des hématies.

c. Principales fonctions des protéines membranaires

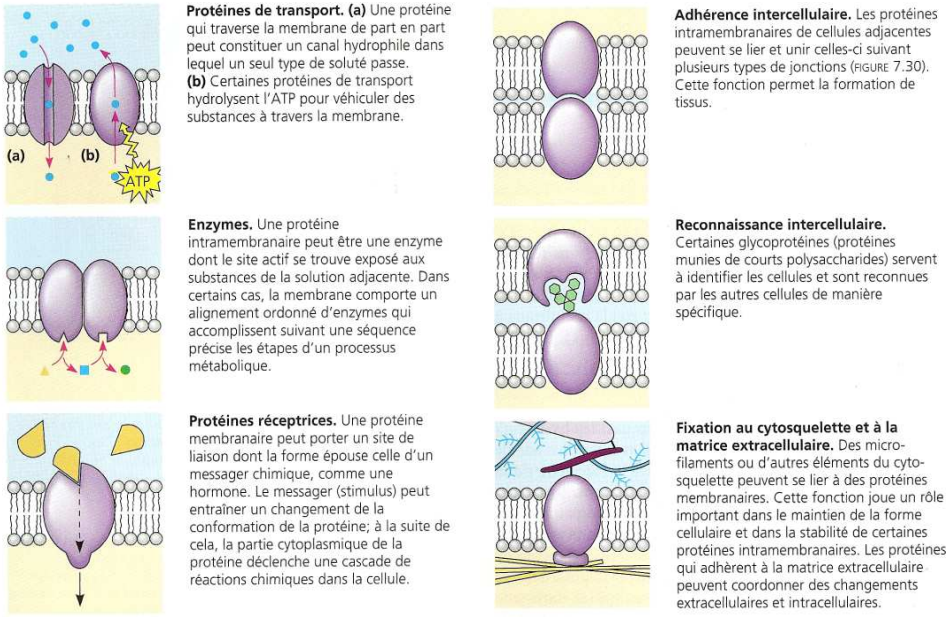


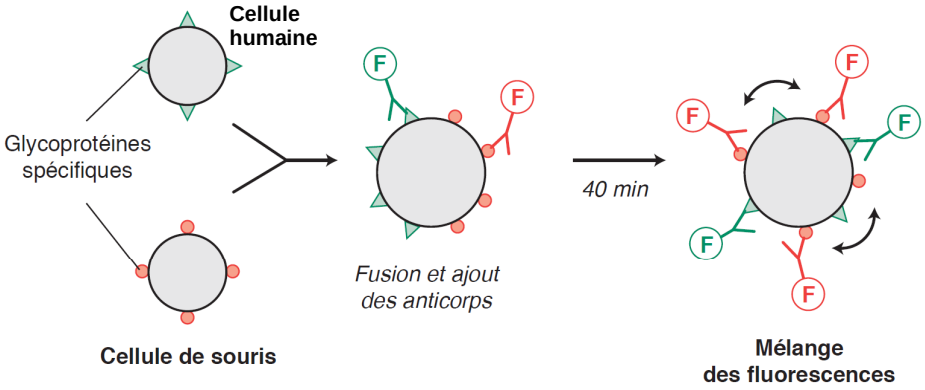
FIGURE 34. Principales fonctions des protéines membranaires.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Les **protéines membranaires** ont principalement les fonctions suivantes (figure 34) :
  - **Transporteurs** qui ***permettent le passage de substances au travers de la membrane***.
  - **Enzymes** qui ***permettent la réalisation de réactions chimiques au niveau de la membrane***.
  - **Récepteurs** qui ***permettent la fixation d'une molécule informative (hormone, neurotransmetteur…) et participent à la production d'un signal intracellulaire***.
  - **Protéines de jonctions intercellulaires**, les **jonctions intercellulaires** étant des ***complexes protéiques permettant de lier des cellules adjacentes entre elles ou de lier une cellule à la matrice extracellulaire***.
  - **Protéines de fixation au cytosquelette** : ***la forme des cellules animales est notamment permise par un fin et dense réseau cytosquelettique en bordure de cellule solidement arrimé à de nombreuses protéines membranaires***.
  - **Marqueurs** qui ***permettent la reconnaissance entre cellules*** et sont souvent des **glycoprotéines**.
  - **…**

2. La fluidité membranaire

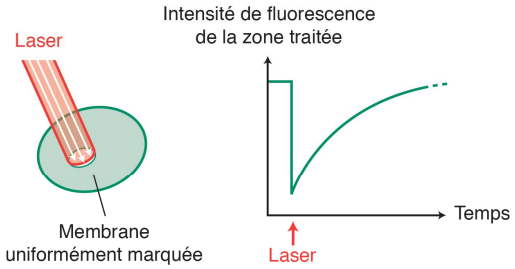
a. Mise en évidence de la fluidité membranaire

- On peut montrer la fluidité membranaire par deux expériences aux principes simples :
  - la **formation d'un hétérocaryon** (***cellule résultant de la fusion artificielle de deux cellules issues d'organismes différents***) avec **marquage immunofluorescent** des protéines de chaque cellule d'origine : on constate rapidement un **mélange des fluorescences**, ce qui montre la mobilité des protéines (figure 35).
  - l'***extinction d'une zone d'une cellule préalablement marquée par fluorescence*** (***photoblishing* = photoextinction**) : la fluorescence **regagne rapidement la zone éteinte** (figure 36).



On travaille sur des cellules humaines et des cellules de souris. Les anticorps marqués à la fluorescéine (émettant dans le vert) et à la rhodamine (émettant dans le rouge) reconnaissent respectivement et spécifiquement les protéines de surface de la cellule humaine et de celle de souris.

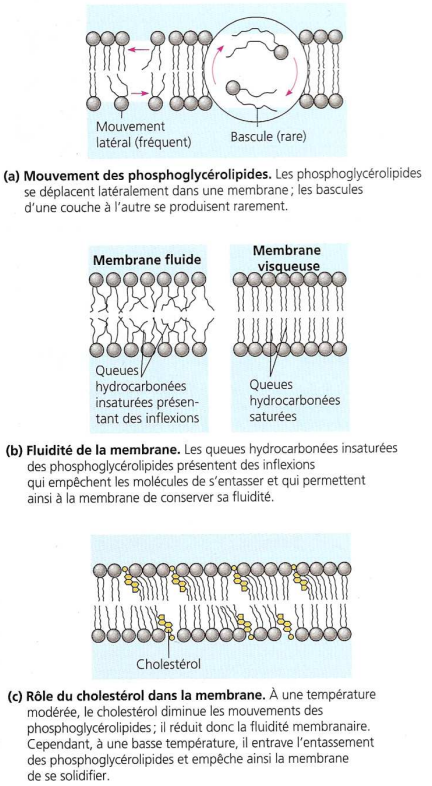
FIGURE 35. Mise en évidence de la fluidité membranaire avec la formation d'un hétérocaryon. D'après SEGARRA *et al.* (2014).



La membrane plasmique d'une cellule est uniformément marquée grâce à des fluorochromes fixés sur des lipides membranaires.

FIGURE 36. Mise en évidence de la fluidité membranaire par *photoblishing*.
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

b. Mécanismes et modulabilité de la fluidité membranaire



(a) Mouvement des phosphoglycérolipides. Les phosphoglycérolipides se déplacent latéralement dans une membrane ; les bascules d'une couche à l'autre se produisent rarement.

(b) Fluidité de la membrane. Les queues hydrocarbonées insaturées des phosphoglycérolipides présentent des inflexions qui empêchent les molécules de s'entasser et qui permettent ainsi à la membrane de conserver sa fluidité.

(c) Rôle du cholestérol dans la membrane. À une température modérée, le cholestérol diminue les mouvements des phosphoglycérolipides ; il réduit donc la fluidité membranaire. Cependant, à une basse température, il entrave l'entassement des phosphoglycérolipides et empêche ainsi la membrane de se solidifier.

FIGURE 37. Mobilité des phospholipides dans les membranes.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Les **phospholipides** sont fondamentalement à **l'état liquide** (« fluide » veut dire liquide ou gazeux), ce qui entraîne de **nombreux déplacements de ces molécules** (comme dans tout liquide), principalement des **mouvements latéraux** mais aussi des changements de feuillets (***flip-flop***) (figure 37).
- Le **degré de saturation** des queues hydrophobes (*plus il y a de saturations, plus la membrane est liquide*) ou la **présence de cholestérol** agissent sur la **fluidité membranaire** (*plus il y a de cholestérol, moins la membrane est liquide, même s'il empêche aussi du reste le gel des membranes à basse température*) (figure 37).
- La **stabilisation d'une zone membranaire** (*réduction de la fluidité, permettant aux protéines de ne pas trop se déplacer*) peut être obtenue par des **radeaux lipidiques** ou ***lipid rafts*** (figure 38).

Un radeau lipidique (*lipid raft*) est une région localisée de la membrane, dont la composition est particulière. Il contient une forte teneur en cholestérol et en sphingoglycolipides ; de plus, ses phospholipides présentent surtout des acides gras saturés. Les déplacements des molécules sont donc fortement limités dans ces sous-domaines membranaires plutôt rigides : ils ont par conséquent un comportement en partie indépendant du reste de la membrane. Les radeaux mesurent environ 100 nm de diamètre et pourraient occuper jusqu'à 30 % de la surface de la membrane plasmique.

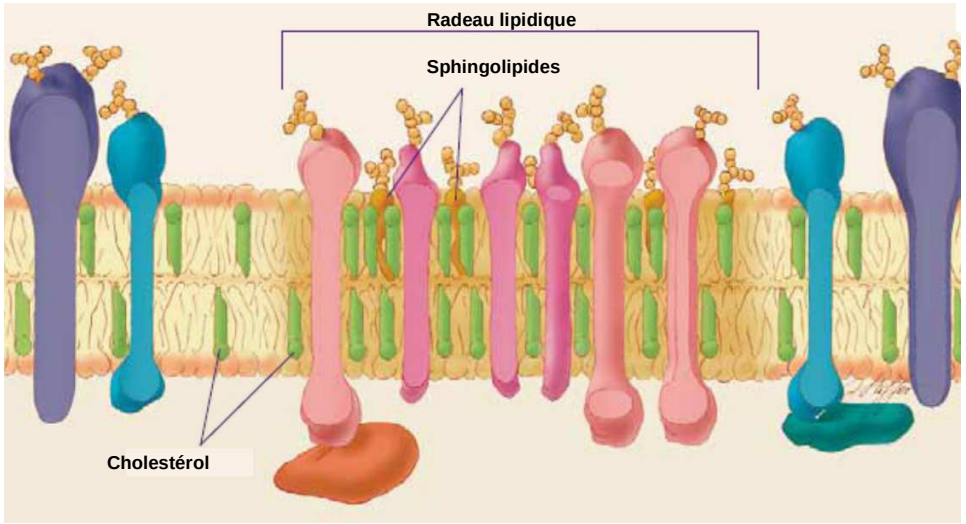


FIGURE 38. Un radeau lipidique
D'après SEGARRA *et al.* (2014) et http://publications.nigms.nih.gov/insidethecell/ch2_lipidraft_big.html (consultation sept. 2015)

3. L'asymétrie membranaire

- Même si les mouvements de *flip-flop* existent entre feuillets membranaires, ceux-ci sont plutôt **rares**. En effet, la **composition des milieux de part et d'autre d'une membrane** est **différente** et les phospholipides, en fonction de leurs **propriétés** et notamment de leur **ionisation**, ont une **affinité plus ou moins grande** pour tel ou tel **milieu**. Il en résulte une ***composition phospholipidique différente entre les deux feuillets*** : c'est l'**asymétrie membranaire**.

- Cette **asymétrie** touche aussi les **protéines** (par exemple pour la membrane plasmique : association au **cytosquelette côté intracellulaire**, association à la **matrice côté extracellulaire**… ionisation différente…) ou les **glucides** (présents ***uniquement sur la membrane plasmique*** et uniquement sur le ***feuillet externe***).

B. Des membranes qui autorisent des flux traversants de matière : les échanges transmembranaires

1. Définition

- On appelle **échanges transmembranaires** l'***ensemble des flux de matière (eau, solutés…) qui s'effectuent au travers d'une membrane biologique***.

2. Une perméabilité sélective des membranes

- Les membranes possèdent une **perméabilité sélective** aux différentes molécules présentes dans les êtres vivants (figure 39). Les bicouches lipidiques sont **très perméables à l'eau** et aux **molécules solubles dans les lipides**. Elles sont très **imperméables aux ions**. Enfin, elles **ne laissent pas passer les polymères** trop gros pour la traverser.

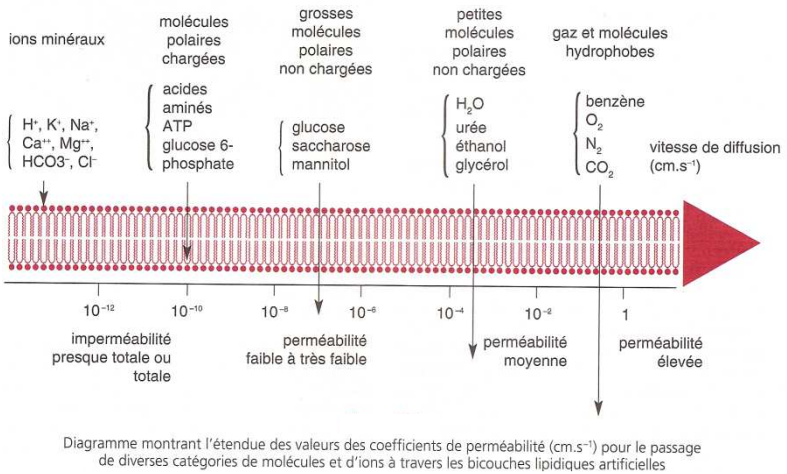


Diagramme montrant l'étendue des valeurs des coefficients de perméabilité (cm.s⁻¹) pour le passage de diverses catégories de molécules et d'ions à travers les bicouches lipidiques artificielles

FIGURE 39. Perméabilité variable des membranes. D'après CALLEN (2005).

- Nombre de substances nécessitent donc des **protéines de transport** de manière à pouvoir franchir la membrane.

3. Typologie des transports transmembranaires

- Les ***mouvements de solutés (ou d'eau) au travers d'une membrane qui se font sans apport d'énergie (suivant le gradient de concentration de la substance transportée)*** portent le nom de **transports passifs**.

Cas particulier de **transports passifs** : les ***mouvements d'eau au travers d'une membrane*** portent le nom d'**osmose**.

- Les ***mouvements de solutés au travers d'une membrane qui se font avec apport d'énergie (contre leur gradient de concentration)*** portent le nom de **transports actifs**.

4. Les transports passifs de solutés

α. Notion de transport passif

Un principe général : ***« la nature cherche l'équilibre »***. Dans les transports transmembranaires, cela se traduit par le fait que, ***spontanément (= en l'absence de processus consommateurs d'énergie qui s'opposeraient aux mécanismes spontanés), les substances se déplacent de manière à équilibrer les concentrations de part et d'autre d'une membrane***.

- On appelle **transport passif** le ***transport d'une substance au travers d'une membrane sans apport d'énergie, selon son gradient de concentration (= du compartiment où le soluté est le plus concentré vers le compartiment où il est le moins concentré)***.

Remarque sur la notion de gradient

Un **gradient** est normalement, pour les physiciens, la ***répartition différentielle d'un paramètre physico-chimique dans l'espace obéissant à une décroissance (ou une croissance régulière)*** mais, en biologie, on parle de **gradient de concentration** juste pour désigner un simple ***différentiel de concentration de part et d'autre d'une membrane***.

β. Typologie des transports passifs

- **Diffusion simple** : ***passage des substances au travers de la bicouche lipidique*** (gaz, molécules solubles dans les lipides, eau…).
- **Diffusion facilitée** : ***passage des substances au travers de protéines spécifiques à leur transport*** :
  - **Par canaux** : eau (**aquaporines**), ions (**canaux ioniques**).
  - **Par perméases** : **petites molécules organiques** : sucres, acides aminés…

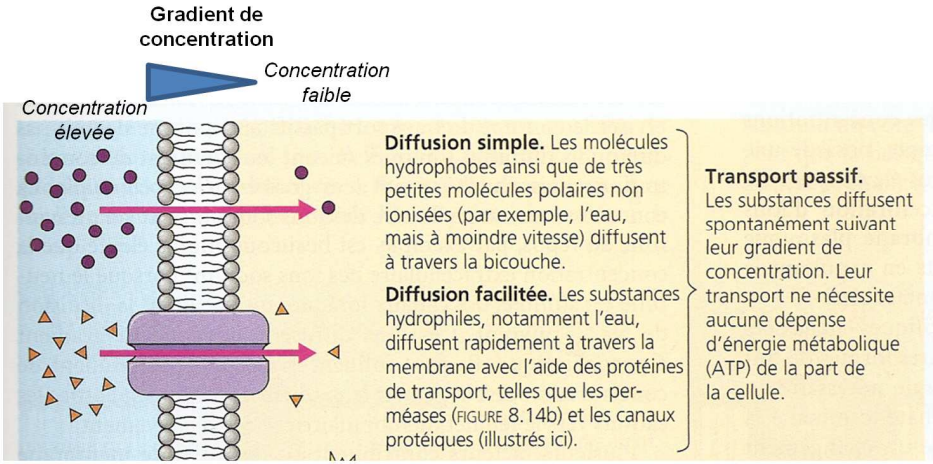


FIGURE 40. Mobilité des phospholipides dans les membranes.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Les **canaux** sont des ***protéines dont l'organisation ménage spécifiquement un passage où peut transiter un type de molécules (eau ou ions)*** ; les canaux ne sont ***pas modifiés pendant le passage de la substance***.

Les **perméases** sont des ***protéines qui transportent spécifiquement certains substances (petites molécules organiques) et changent de conformation lors du passage de la substance*** (**changement de conformation** = **transconformation**). Il s'ensuit une vitesse maximale de fonctionnement et donc un phénomène de **saturation**.

Il est à noter que l'osmose (mouvements d'eau) s'effectue à la fois par diffusion simple et par diffusion facilitée (par des aquaporines) : les deux phénomènes se superposent et cohabitent dans les cellules.

γ. Cinétique des transports passifs

i. La diffusion simple et la diffusion facilitée par canal présentent une cinétique linéaire en conditions physiologiques et obéissant à la loi de Fick

- La diffusion simple et la diffusion facilitée peuvent être modélisées par la **première loi de Fick** :

$$F = -DS\frac{\Delta C}{x}$$

F = flux (mol / s), *D* : coefficient de diffusibilité de la substance (dépend de la substance, la matière à traverser, *etc.*), *S* : surface de diffusion, *x* : distance de diffusion, Δ*C* : différence de concentration de la substance entre les deux compartiments (mol / L).

- *Un **transport passif** est d'autant plus important que la **substance diffuse facilement (D)**, la **surface d'échange** est **importante (S)**, la **surface à traverser** est **petite (x)** et le **différentiel de concentration (ΔC)** entre les compartiments est **important**.*

- ***Les protéines de type canal conservent généralement leur conformation lors du passage de la substance véhiculée*** (des ions ou de l'eau). Dans les *conditions physiologiques*, les canaux ne présentent **pas de cinétique de saturation** : leur présence **augmente simplement la perméabilité** de la membrane à la substance diffusée.

*En **conditions forcées** loin des conditions physiologiques, on peut parfois observer une **cinétique de saturation**.*

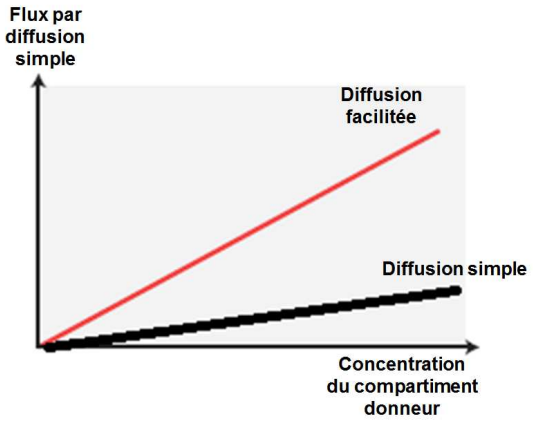


FIGURE 41. Allure cinétique de la diffusion simple et de la diffusion facilitée par canal d'une substance *X*. Modifié d'après SEGARRA *et al.* (2014)

Encadré E — Importance de la notion de potentiel électrochimique

D'après SEGARRA *et al.* (2014)

Considérons une membrane perméable à une espèce moléculaire A, se comportant comme un soluté. Cette membrane sépare deux solutions aqueuses de A.
C_1 et C_2 : concentrations molaires de A dans les solutions « 1 » et « 2 » ;
V_1 et V_2 : potentiels électriques sur les deux faces de la membrane ;
μ : potentiel électrochimique de A dans un compartiment.

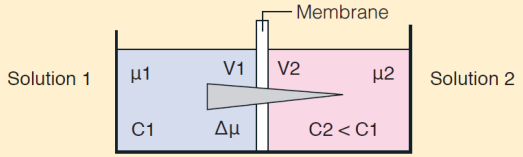


Figure encart 3.3a

Expression du potentiel électrochimique μ_A de A dans une solution aqueuse

$\mu_A = \mu_A^\circ + R.T.\ln C + z.F.V$

μ_A° : potentiel électrochimique standard de A à une pression de 1 bar et à la température T
R : constante des gaz parfaits (8,31 J.K^{-1}.mol^{-1})
T : température de la solution (en K)
C : concentration molaire de A dans la solution (en mol.m^{-3})
z : nombre de charges de A (ex : z = +2 pour Ca^{2+} et z = –1 pour Cl^-)
F : constante de Faraday (–96500 C.mol^{-1})
R.T. ln C est la **composante chimique** du potentiel électrochimique.
z.F.V est la **composante électrique** du potentiel électrochimique.

Transferts transmembranaires de A et évolution de son potentiel électrochimique

Variation de potentiel électrochimique

Le transfert transmembranaire de A de la solution 1 vers la solution 2 s'accompagne de la variation Δμ de son potentiel électrochimique : **$\Delta\mu = \mu_2 - \mu_1$**
Attention au sens : c'est le potentiel dans le compartiment *d'arrivée moins* le potentiel dans le compartiment de *départ* !
Δμ représente l'*énergie* libérée ou consommée par le transfert d'une mole de A à travers la membrane.

Spontanéité des transferts

Si $\Delta\mu < 0$ ($\mu_2 < \mu_1$), le transfert de A de la solution 1 vers la solution 2 libère de l'énergie, il est donc *spontané*. C'est un mécanisme *passif* appelé *diffusion*.
Le transfert est donc spontané dans le sens du gradient de potentiel électrochimique, c'est-à-dire vers le compartiment où le potentiel est le plus faible.
Si $\Delta\mu > 0$ ($\mu_2 > \mu_1$), le transfert de A de la solution 1 vers la solution 2 nécessite un apport *énergétique*, il n'est pas spontané. C'est un mécanisme *actif*.
Le transfert n'est pas spontané lorsqu'il se fait contre le gradient.

Etat à l'équilibre

L'état d'équilibre, c'est-à-dire lorsque le *flux net* est *nul*, est atteint lorsque Δμ = 0, c'est-à-dire lorsque μ1 = μ2.

Cas d'un soluté non chargé

$\Delta\mu = R.T.\ln(C_2/C_1)$ (la composante électrique est nulle)
Lorsque Δμ = 0, $C_1 = C_2$. À l'équilibre, les concentrations dans les deux compartiments sont *égales*.

Cas d'un soluté chargé

$\Delta\mu = R.T. \ln (C_2/C_1) + z.F. (V_2 - V_1)$

(on doit tenir compte de la composante électrique)

Dans un exemple théorique, on suppose deux compartiments séparés par une membrane perméable uniquement à Na^+. À t = 0, on suppose une osmolarité égale et aucune différence de potentiel électrique (ddp) entre les deux compartiments.

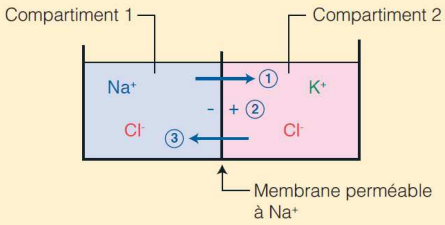


Figure encart 3.3b

1 : la différence de concentration en Na^+ induit un mouvement de ces ions vers le compartiment 2.

2 : mais ce déplacement provoque aussitôt une différence de potentiel électrique (ddp).

3 : la charge négative du compartiment 1 rappelle les ions Na^+ vers ce compartiment.

L'équilibre du flux est atteint lorsque les deux forces (provoquées par la différence de concentration et par la ddp) se compensent. À l'équilibre, les concentrations en Na^+ dans les deux compartiments ne seront donc pas égales.

À l'équilibre, $\Delta\mu = 0$ implique :

$V_2 - V_1 = -(RT/zF).\ln (C_2/C_1)$ Relation de Nernst

$V_2 - V_1 = \Delta V$ est le *potentiel électrique d'équilibre de l'ion*, c'est-à-dire la ddp qui devrait exister entre les deux faces de la membrane pour que l'ion considéré soit à l'équilibre.

À l'équilibre, $\Delta\mu = 0$ implique :

$V_2 - V_1 = -(RT/zF).\ln (C_2/C_1)$ Relation de Nernst

$V_2 - V_1 = \Delta V$ est le *potentiel électrique d'équilibre de l'ion*, c'est-à-dire la ddp qui devrait exister entre les deux faces de la membrane pour que l'ion considéré soit à l'équilibre.

À l'équilibre, les concentrations C_1 et C_2 des deux solutions ne sont cette fois *pas égales*.

Sur la figure 3.3a, si l'on considère que A est un soluté non chargé, son transfert est spontané du compartiment 1 vers le compartiment 2. Son transfert dans l'autre sens nécessite un apport d'énergie.

Sur le même schéma, si A est chargé, on ne peut rien dire quant au sens spontané de transfert car il faudrait connaître les valeurs de V_1 et V_2 pour calculer $\Delta\mu$.

ii. La diffusion facilitée par perméase présente une cinétique saturable

- Dans le cas d'une **perméase** (qui permet le transport des petites molécules organiques : oses, acides aminés…), il y **saturabilité** du phénomène de transfert (figure 43). La perméase **change de conformation** lors du transfert (figure 42).

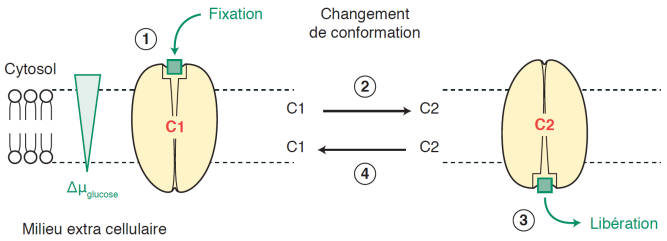
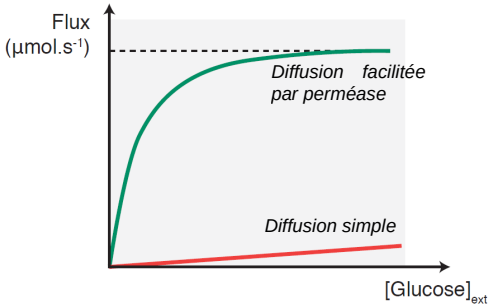


FIGURE 42. Changement de conformation du transporteur GLUT2, une perméase.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)



Le plateau de la courbe matérialise le fait qu'au-delà d'une certaine concentration en glucose, tous les transporteurs sont « occupés » c'est-à-dire liés à une molécule à transporter. Ajouter davantage de glucose ne permet pas de le faire passer plus vite : il y a saturation.

FIGURE 43. Cinétique de saturation par perméase (transport du glucose).
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

5. Les déplacements transmembranaires d'eau : l'osmose

a. Définition

- On appelle **osmose** l'***ensemble des mouvements d'eau au travers d'une membrane*** *(entre la cellule et l'extérieur de la cellule, ou entre les différents compartiments d'une cellule)*. Ces mouvements sont **toujours passifs**.

b. Sens de déplacement de l'eau

- *Dans le cas d'une **membrane hémiperméable** (= perméable à l'eau, mais pas aux solutés), **l'eau se déplace du compartiment où les solutés sont les moins concentrés (osmolarité basse) vers le compartiment où les solutés sont les plus concentrés (osmolarité élevée)** (figure 44), tendant à rétablir l'équilibre des concentrations entre les deux compartiments :* il y a ainsi **dilution du compartiment initialement concentré** et **concentration du compartiment initialement dilué**, ce qui a pour effet d'équilibrer les concentrations de part et d'autre de la membrane.

On appelle **osmolarité** la ***concentration totale en solutés (somme des concentrations de tous les solutés d'un compartiment)***.

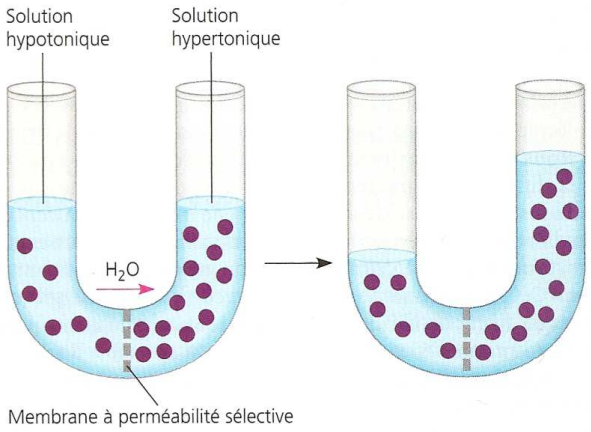
*Notons que les **polymères hydrophiles** font des liaisons avec l'eau mais **ne sont pas osmotiquement actifs** et ne génèrent pas (ou presque pas) de flux d'eau.*

- *Aucune membrane d'être vivant n'est complètement imperméable aux solutés : dans la réalité, **l'osmose cohabite donc toujours avec des transports passifs (plus ou moins importants) de solutés**.*

Rappel : au sein des membranes, ***l'eau se déplace à la fois par diffusion simple et par diffusion facilitée (au sein de canaux particuliers qu'on nomme aquaporines)***.

c. Un déplacement suivant des potentiels hydriques décroissants

- L'eau se déplace ***dans le sens des potentiels hydriques décroissants***. On définit le **potentiel hydrique** (souvent exprimée en Pa, en valeurs négatives) comme une ***mesure de la capacité de l'eau à quitter un compartiment***. Ce potentiel dépend majoritairement du **potentiel osmotique** lié à l'osmolarité de la solution.



Osmose. Deux solutions de glucose de concentrations molaires volumiques différentes sont séparées par une membrane perméable au solvant (l'eau), mais imperméable au soluté (le glucose). L'eau diffuse de la solution la moins concentrée en soluté (hypotonique) vers la solution la plus concentrée (hypertonique). Le transport passif de l'eau, ou osmose, amenuise la différence entre les concentrations des solutions de glucose.

FIGURE 44. Osmose : principe. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Le potentiel hydrique (Ψ_H, en Pascal) est une mesure de la capacité de l'eau à quitter un compartiment.

$\Psi_H = \Psi\pi$ (potentiel osmotique) + Ψ_P (potentiel de pression) + Ψ_G (potentiel gravitaire)

Potentiel osmotique :

Toute substance en solution aqueuse (ion ou molécule), exerce sur les molécules d'eau une force d'attraction. Plus la solution est concentrée, plus cette force d'attraction y est forte, et moins les molécules d'eau ont le pouvoir de la quitter.

$\Psi\pi = -R.T.C_{osm}$

avec R la constante des gaz parfaits, T la température en K et C_{osm} la concentration osmolaire.

L'osmolarité ou concentration osmolaire C_{osm} est le nombre de particules de soluté par unité de volume. Si l'on note C_m la concentration molaire, on obtient pour une solution de :

glucose : $C_{osm} = C_m$ (une seule particule en solution par glucose)

NaCl : $C_{osm} = 2.C_m$ (deux particules en solution pour une molécule de NaCl introduite : Na^+ et Cl^-)

$\Psi\pi$ est donc nul pour l'eau pure et est toujours négatif dans une cellule.

Potentiel de pression :

L'eau du système peut également se trouver sous pression, ce qui aurait tendance à la faire sortir.

$\Psi_P = P - P_{atm}$

Avec P la pression sous laquelle se trouve l'eau du système et P_{atm} la pression atmosphérique. Dans le cas d'une solution libre, Ψ_P est nul. Dans une cellule, Ψ_P est en général positif.

Potentiel gravitaire :

Il dépend de la position de l'eau dans le champ de gravité. Ce terme est négligeable sauf dans le cas des arbres qui atteignent une hauteur importante.

D'après SEGARRA *et al.* (2014)

d. Conséquences biologiques de l'osmose en conditions hypo-, iso- et hypertoniques

α. Définitions de ces conditions

- On peut définir une **solution** :
  - **Hypertonique** comme ayant une ***osmolarité supérieure à celle du milieu intracellulaire***.
  - **Hypotonique** comme ayant une ***osmolarité inférieure à celle du milieu intracellulaire***.
  - **Isotonique** comme ayant une ***osmolarité égale à celle du milieu intracellulaire***.

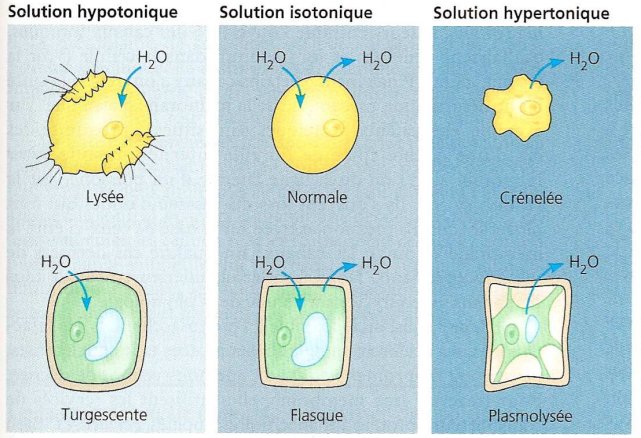
β. Conséquences sur les cellules animales

- Les **cellules animales** doivent être en ***conditions isotoniques de manière à maintenir leur forme cellulaire***, malgré la résistance du cytosquelette attaché au plasmalemme (figure 45). En **conditions hypotoniques**, on risque **l'éclatement** et en **conditions hypertoniques**, on tend à observer un **rabougrissement**.

γ. Conséquences sur les cellules végétales

- Au contraire, les **cellules végétales** se trouvent ***physiologiquement en conditions hypotoniques***, ce qui permet le maintien d'une **pression de turgescence** contre la **paroi**, maintenant ainsi la **forme de la cellule** mais aussi plus généralement **celle de l'organisme**. En cas de **solution hypertonique** (*si l'osmolarité interne diminue*), on tend à observer une **plasmolyse** de la cellule et un **flétrissement des tissus** (figures 45-45bis).

Voir **TP A1** : plasmolyse / turgescence des cellules végétales



Cellule animale. À moins de posséder des adaptations spéciales qui contrent son gain ou sa perte d'eau par osmose, la cellule animale se porte mieux dans un milieu isotonique.

Cellule végétale. La cellule végétale est turgescente (ferme) et, en règle générale, saine dans un milieu hypotonique. L'entrée de l'eau est contrée par la pression de la paroi élastique qui s'exerce sur la membrane plasmique et le cytoplasme.

Équilibre hydrique dans les cellules. Suivant que les cellules possèdent ou non une paroi cellulaire, elles réagissent différemment aux variations de concentration des solutés de leur milieu. Contrairement à la cellule végétale (rangée du bas), la cellule animale est dépourvue de paroi cellulaire (rangée du haut). (Les flèches indiquent la diffusion *nette* de l'eau juste après l'immersion des cellules dans les solutions.)

FIGURE 45. Conséquences de l'osmolarité ambiante sur les cellules.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

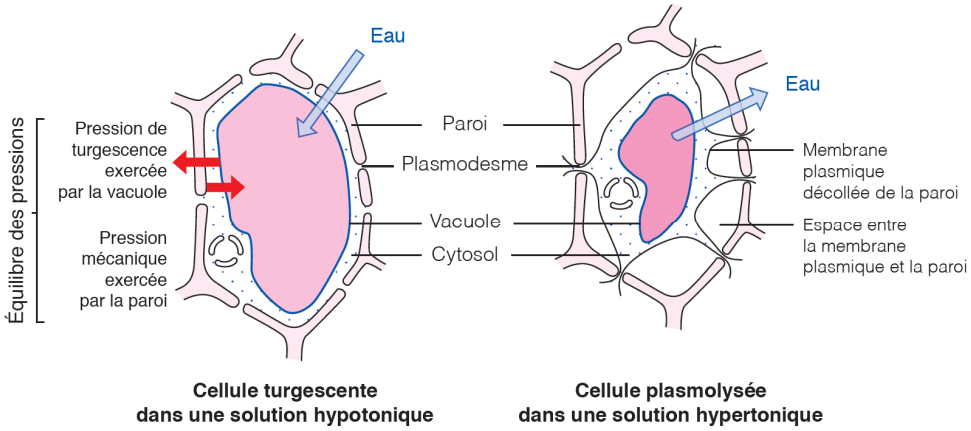


FIGURE 45bis. Conséquences de l'osmolarité ambiante sur les cellules végétales.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

6. Les transports actifs de solutés

a. Notion de transport actif et cinétique de saturation

- On appelle **transport actif** le ***transport d'une substance au travers d'une membrane avec apport d'énergie, contre son gradient de concentration (= du compartiment où le soluté est le moins concentré vers le compartiment où il est le plus concentré)***. Ce transport s'effectue par des **protéines de transport**. Il y a donc ***entretien d'un déséquilibre*** et « lutte » contre le sens de déplacement spontané du soluté dont ***le différentiel de concentration est maintenu, entretenu voire accentué par la cellule***. Cela suppose une **consommation d'énergie** apportée au système.
- Tous les transports actifs présentent une **cinétique de saturation** qui traduit un **changement de conformation (= transconformation)** du **transporteur** lors de son fonctionnement.

b. Typologie des transports actifs

- On distingue deux types de transports actifs (figure 46) selon l'origine de l'énergie apportée au système : les **transports actifs primaires** ***utilisent l'énergie fournie par l'hydrolyse d'ATP*** et les **transports actifs secondaires** ***utilisent le transport passif simultané d'un autre soluté qui, lui, se fait dans le sens de son gradient de concentration*** (figure 48).

Attention, le **transport actif primaire** ***peut être un uniport (une seule substance transportée) ou un cotransport (deux substances transportées)***, mais dans ce second cas, aucun des deux solutés transportés n'est la source de l'énergie du transport de l'autre. C'est bien **l'ATP** qui fournit l'énergie du ou des transports. La protéine de transport s'appelle alors une **pompe**.

Dans le cas du **transport actif secondaire** (toujours un **cotransport**), deux cas de figure sont possibles :
- ***soit les deux solutés (celui transporté de manière active contre son gradient de concentration et celui transporté de manière passive dans le sens de son gradient) se déplacent dans le même sens*** ; on parle alors de **symport** et la protéine impliquée peut être nommée **symporteur** (ou symport).
- ***soit les deux solutés se déplacent des sens opposés*** ; on parle alors d'**antiport** et la protéine impliquée peut être nommée **antiporteur** (ou antiport).

Dans les **deux cas**, le principe est le même : ***le transport passif (spontané) d'un soluté permet le transport actif (forcé) de l'autre***.

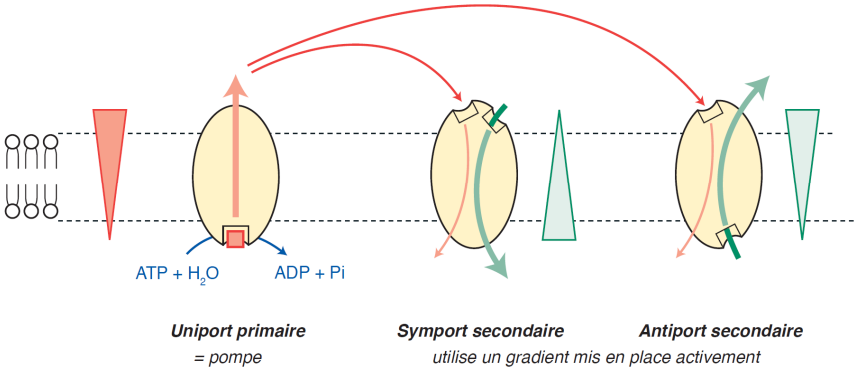


FIGURE 46. Principes des transports actifs.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

- La **pompe ATPase Na^+/K^+** est un **exemple de transport actif primaire de type cotransport** (figure 47). Le fonctionnement de cette pompe ponctionne en moyenne **1/3 de l'ATP produite par les cellules animales**. Cette pompe permet ***l'entretien d'un différentiel de concentration en sodium et potassium entre le milieu intra- et le milieu extracellulaire des cellules animales*** qui est responsable d'une ***différence de potentiel*** qu'on appelle **potentiel de repos** ou **potentiel de membrane** (**environ – 70 mV** chez l'Homme en moyenne).
  Remarque : les **messages nerveux** passent par ***l'inversion transitoire de ce potentiel de repos*** (**dépolarisation**).

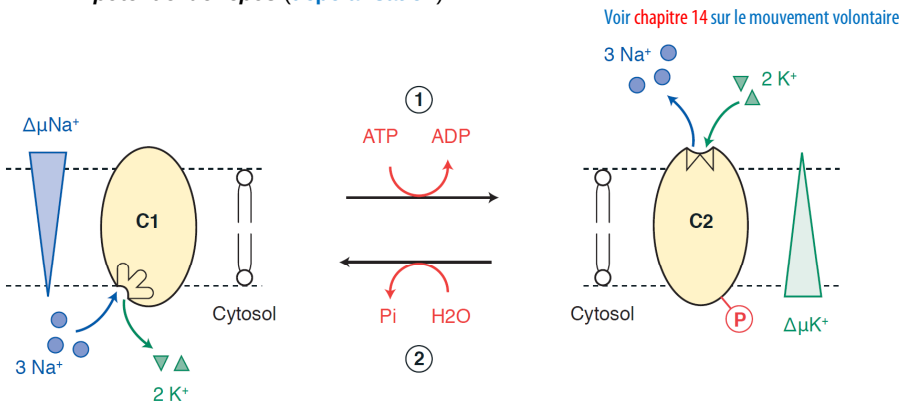


FIGURE 47. Modèle de fonctionnement simplifié de la pompe sodium/potassium, un transport actif primaire. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

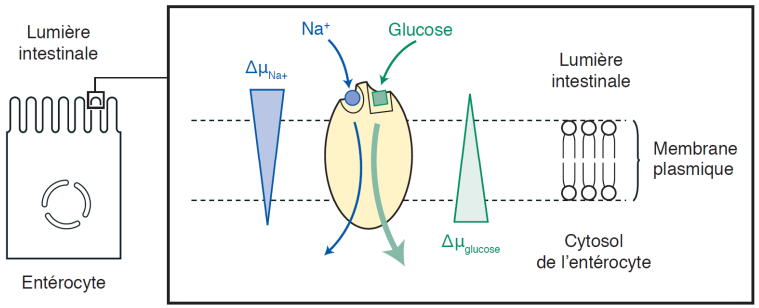


FIGURE 48. Transport actif secondaire du glucose au niveau de l'entérocyte.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

C. Des membranes qui permettent le déplacement de compartiments : le trafic vésiculaire

- On appelle **trafic vésiculaire** ***l'ensemble des phénomènes de formation, déplacement et sécrétion de vésicules, voire plus largement des compartiments de la cellule***.

1. Des déplacements permis par des protéines motrices et le cytosquelette

- Les **microtubules** (ou parfois les **microfilaments d'actine**, notamment dans les cellules végétales) sont associés à des **moteurs moléculaires** ou **protéines motrices** qui ***permettent le déplacement des compartiments et notamment des vésicules dans les cellules***. Dans les **cellules eucaryotes animales**, on trouve par exemple notamment les **kinésines** (qui se déplacent **vers le pôle + des microtubules**, donc vers la **membrane plasmique**) ou les **dynéines** (qui se déplacent **vers le pôle – des microtubules**, donc vers le **COMT**) (figure 49). ***Ces transports consomment de l'ATP***.

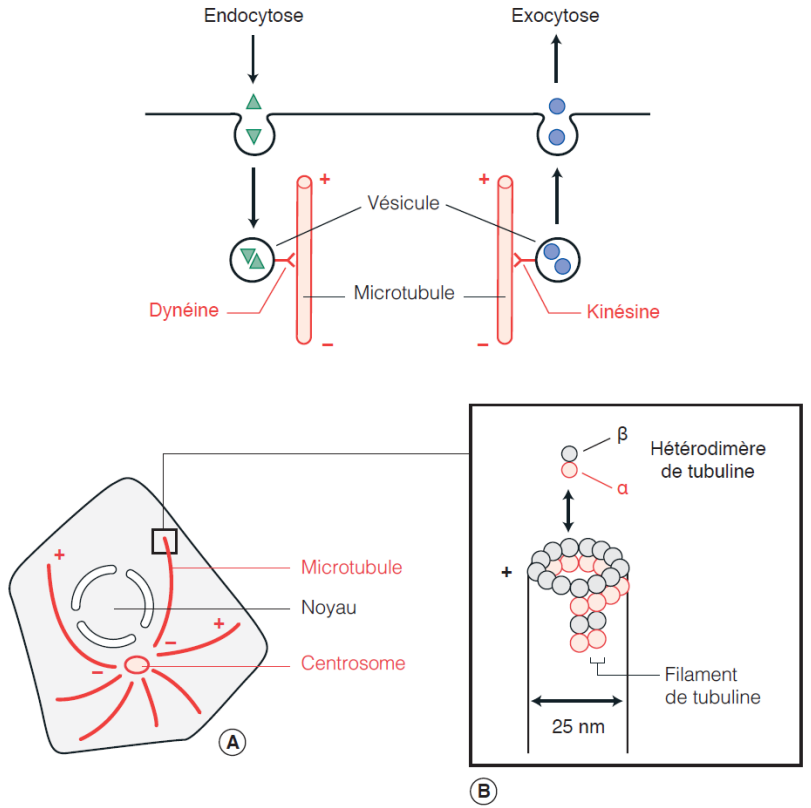
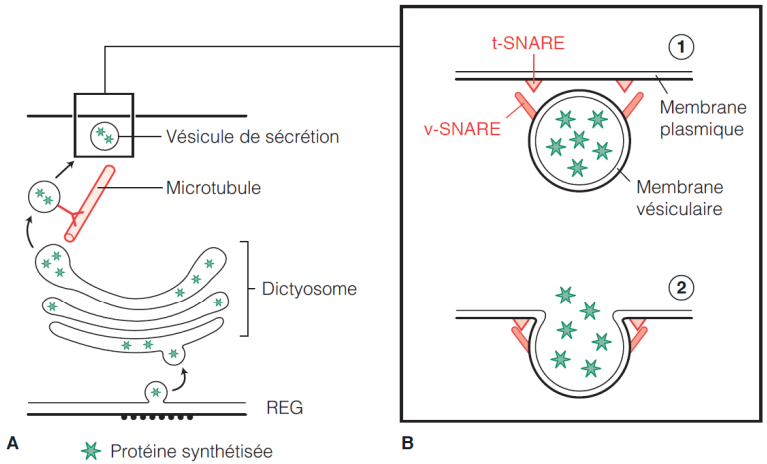


FIGURE 49. Flux vésiculaire et cytosquelette (cas des cellules animales).
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

2. L'exocytose, fusion d'une vésicule avec la membrane plasmique

- On appelle **exocytose** la ***fusion d'une vésicule avec la membrane plasmique qui permet l'évacuation de son contenu dans le milieu extracellulaire*** (*exemple de la sécrétion des zymogènes par la CAP dans la lumière acinale*) (figure 50).

On peut noter l'implication dans les phénomènes de **flux vésiculaires**, notamment de l'**exocytose**, de **protéines SNARE** (*Soluble N-ethylmaleimide-sensitive factor Activating protein REceptor).* Elles interviennent dans les **phénomènes de fusions de vésicules avec une membrane** par reconnaissance des **v-SNARE** (SNARE de la vésicule) et des **t-SNARE** (t pour *target* ; SNARE de la membrane cible).



A : mécanisme général de la sécrétion d'une protéine. La synthèse protéique a lieu dans le REG ; la protéine est ensuite rendue fonctionnelle lors de son passage par un dictyosome ; elle est enfin acheminée jusqu'à la membrane plasmique où a lieu l'exocytose.
B : étape d'exocytose des produits de sécrétion. 1 : arrimage / 2 : fusion membranaire.
Les deux feuillets de chaque membrane sont matérialisés par des couleurs différentes.

FIGURE 50. Exoctyose. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

3. L'endocytose, formation d'une vésicule par invagination de la membrane plasmique

- On appelle **endocytose** la ***formation d'une vésicule par repliement de la membrane plasmique sur elle-même*** (figure 51). Cette endocytose peut être un ***phénomène spontané et régulier*** (on parle alors de **pinoctyose**) ou bien ***déclenché par la fixation d'une molécule d'intérêt sur des récepteurs spécifiques*** (on parle d'**endocytose par récepteurs interposés**), comme dans le cas de l'endocytose des **LDL** (figure 51). Le contenu vésiculaire est ensuite envoyé dans des **lysosomes** (dits **primaires**) avec lesquels la vésicule fusionne, formant un **lysosome secondaire** où il y **digestion** et/ou **tri** du contenu vésiculaire.

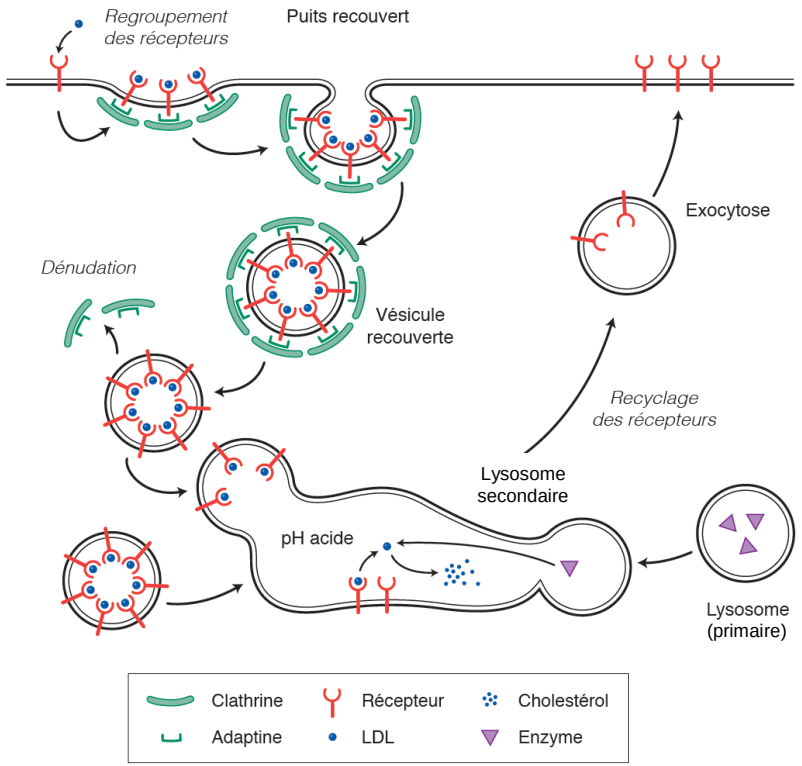


FIGURE 51. Endocytose par récepteurs interposés : cas des LDL.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

4. La notion de bourgeonnement

- On parle de **bourgeonnement** lorsque qu'il y a ***formation d'une vésicule par évagination d'une membrane*** : c'est le cas par exemple de la formation des vésicules de transition entre REG et Golgi ou entre saccules du Golgi.

D. Des membranes qui participent aux relations intercellulaires

- Ces aspects seront développés plus loin ou dans des chapitres spécifiques. Citons :
  - La **réception de molécules signaux** au niveau de la membrane plasmique
  - Pour les **neurones** : la **conduction de messages nerveux**
  - Les **jonctions intercellulaires** qui arriment les cellules entres elles ou assurent la communication des cytoplasmes (jonctions **gap** des cellules animales, plasmodesmes des cellules végétales)
  - Les **liens avec la matrice extracellulaire**
  - *Etc*.

IV. Deux cellules intégrées structuralement et fonctionnellement dans un organisme pluricellulaire

- La **cellule acineuse pancréatique** et la **cellule du parenchyme foliaire palissadique** appartiennent toutes deux à un **organisme pluricellulaire** dans lequel elles ***s'intègrent structuralement et fonctionnellement***.

Attention, il existe de **très nombreux organismes eucaryotes unicellulaires** : l'état eucaryote ne suppose pas obligatoirement la **pluricellularité qui aurait été acquise jusqu'à 25 fois au sein des Eucaryotes** (voir Encadré D) et **parfois secondairement perdue** (exemple : les « levures » au sein des Eumycètes).

A. Deux cellules impliquées dans des fonctions de nutrition et intégrées dans des tissus eux-mêmes constitutifs d'organes

1. La CAP, cellule épithéliale cubique sécrétrice d'enzymes digestives

- Le **pancréas** est un **organe glandulaire amphicrine** : il comprend essentiellement des ***cellules épithéliales exocrines organisées en acini*** (environ 99 % des cellules sécrétrices) et des ***cellules épithéliales endocrines groupées en îlots de LANGERHANS*** (1 % des cellules sécrétrices), comprenant en outre du **tissu conjonctif** (dont fait partie la **lame basale** des cellules épithéliales) et des **vaisseaux sanguins**. Les cellules sécrétrices du pancréas sont clairement de **type cubique** en lien avec leur **fonction sécrétrice** (figure 52).
- Au sein des acini, les **cellules exocrines** produisent le **suc pancréatique** **(eau + enzymes digestives qui ne seront vraiment actives que dans les conditions trouvées dans l'intestin)** au niveau de la lumière d'un **canal excréteur** ou **canalicule** (figure 52).
- Les canalicules des acini convergent vers le **canal pancréatique** (constitué d'un **épithélium de revêtement**, avec des **cellules de type pavimenteux**) qui débouche dans l'**intestin grêle** où est délivré le **suc pancréatique** lors de la digestion (fig. 53).

Voir **TP A1** + voir **Complément 3 : Histologie animale**

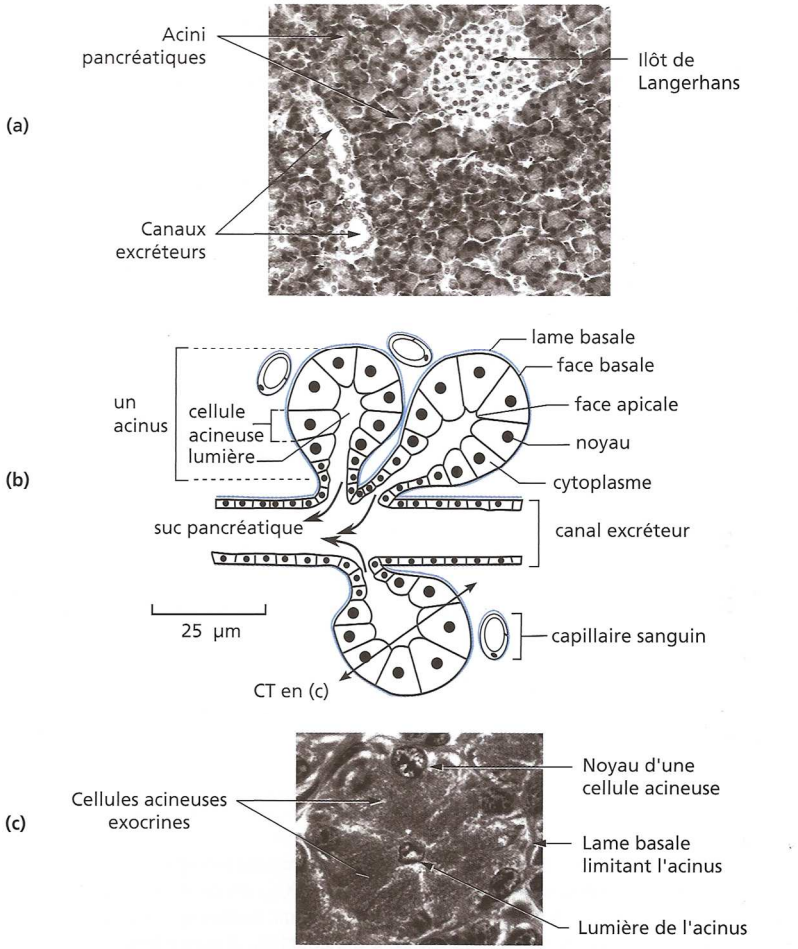
Remarque : les **vaisseaux sanguins** permettent **l'apport de dioxygène et de nutriments (y compris les AA nécessaires à la synthèse des zymogènes)** aux cellules ; ils permettent aussi **l'export de déchets (déchets azotés, dioxyde de carbone…) et des hormones pancréatiques**.

Les **îlots** produisent **principalement deux types d'hormones** :
- L'**insuline**, ***hormone hypoglycémiante produite par les cellules β***.
- Le **glucagon**, ***hormone hyperglycémiante produite par les cellules α***.

Voir 2.3.2 Les réponses physiologiques aux variations journalières de l'approvisionnement trophique chez les Mammifères
Voir 4.2. La régulation de la glycémie chez les Mammifères

Pour information (hors programme !). Les îlots produisent **aussi** :
- La **somatostatine** (= **GHIH**, *Growth Hormon Inhibiting Hormon*), *hormone produite par les cellules δ qui inhibe de nombreux processus, notamment la production d'hormone de croissance, la production d'autres hormones pancréatiques (inhibition des cellules α et β), la production d'hormones gastriques et l'activité de sécrétion des cellules pancréatiques exocrines*.
  Cette hormone est aussi produite par l'hypothalamus, l'intestin grêle et l'estomac.
- Le **polypeptide pancréatique PP**, *hormoné sécrétée par les cellules γ (ou cellules PP) qui semble également inhiber la sécrétion enzymatique par les cellules exocrines du pancréas*.
- La **ghréline**, *hormone sécrétée par les cellules ε qui stimule l'appétit en agissant sur l'hypothalamus*.
  Cette hormone est surtout produite par l'estomac ; la production pancréatique est anecdotique.

Toujours pour information. Proportion des différents types cellulaires au sein des îlots :
Cellules α : 15-20 %
Cellules β : 65-80 %
Cellules γ : 3-5 %
Cellules δ : 3-10 %
Cellules ε : < 1 %



Coupe de pancréas observée au microscope optique selon deux grossissements et schéma interprétatif.
(a) vue générale au grossissement (x 600) ; **(b)** schéma de l'organisation en acini du pancréas exocrine ; **(c)** un acinus au grossissement (x 1 600).

FIGURE 52. Organisation tissulaire du pancréas. D'après PEYCRU *et al.* (2010a)

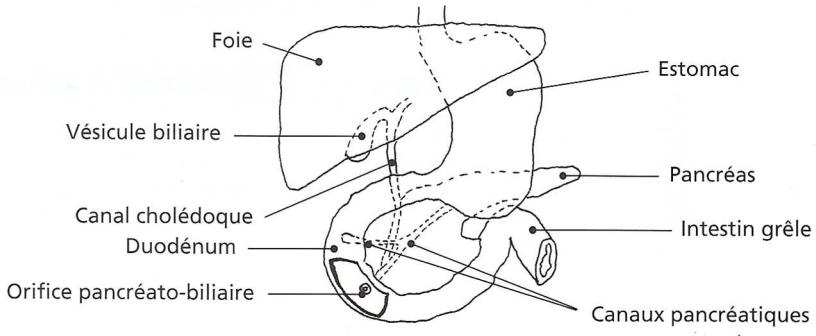


FIGURE 53. Situation anatomique du pancréas. D'après PEYCRU *et al.* (2010a)

2. La CPP, cellule parenchymateuse chlorophyllienne à fonction photosynthétique

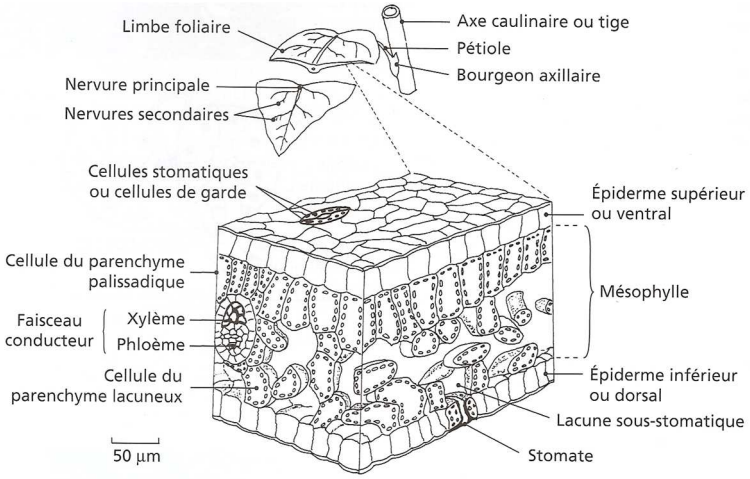
- Les **cellules étudiées** font partie de la **feuille**, ***organe végétal aplati dont la fonction principale est de capter de la lumière et de réaliser la photosynthèse***. Une **coupe transversale** de feuille révèle (de haut en bas) (figure 54) :
  - Une **cuticule supérieure**, la cuticule étant un ***revêtement cireux imperméable essentiellement constitué de cutines***.
  - Un **épiderme supérieur** ou **ventral** : ***cellules non chlorophylliennes***, ***tissu de revêtement*** (on trouve parfois des **stomates**, mais ceux-ci sont plutôt en face dorsale).
  - Un **parenchyme chlorophyllien palissadique** : un **parenchyme** est un ***tissu de remplissage***. Celui-ci est ***chlorophyllien*** et à ***fonction photosynthétique*** ; on peut donc l'appeler **chlorenchyme**. Il est dit **palissadique** car les cellules sont ***étroitement associées dans une organisation en « palissade »***. De l'air et de l'eau peuvent être trouvés dans les **méats aérifères**.
  - Un **parenchyme chlorophyllien lacuneux** où, à la différence du parenchyme palissadique, les cellules (chlorophylliennes : c'est aussi un **chlorenchyme**) ont une ***forme moins géométrique et où des lacunes aérifères les éloignent***, permettant la circulation de gaz et l'évaporation d'eau.

Le **parenchyme palissadique** et le **parenchyme lacuneux** forment le **mésophylle** ; on dit que ce mésophylle est **hétérogène**, ce qui est caractéristique des **Eudicotylédones**. Chez les **Monocotylédones**, le parenchyme est **homogène** (on trouve alors un seul type de parenchyme).

  - Un **épiderme inférieur** ou **dorsal** : cet épiderme présente un **nombre plus ou moins élevé de stomates** (***deux cellules de gardes = deux cellules stomatiques, riches en chloroplastes et qui peuvent ouvrir ou fermer un orifice, l'ostiole, par lequel s'effectuent les échanges gazeux et l'évaporation d'eau*** – notion de **transpiration foliaire**).
  - Une **cuticule inférieure**.

Voir **TP A1**

- Les **cellules du parenchyme palissadique** effectuent de **nombreuses synthèses à partir d'éléments minéraux reçus des faisceaux vasculaires, de CO_2, d'eau et de lumière** ; les **photosynthétats** (= ***produits de la photosynthèse***) sont ensuite soit **utilisés par la feuille**, soit utilisés par **d'autres parties de la plante (organes-puits)** après transport dans la **sève élaborée**.



Situation anatomique des cellules du parenchyme palissadique.

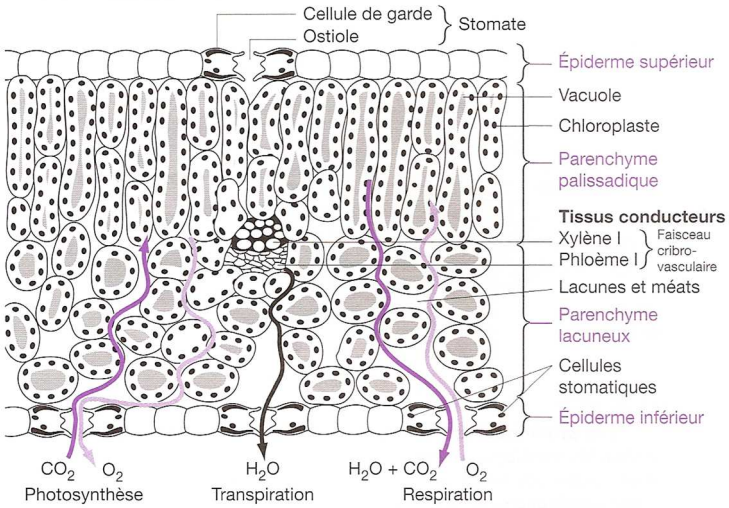


FIGURE 54. Situation anatomique du parenchyme foliaire palissadique au travers de coupes transversales de feuilles : deux schématisations. D'après PEYCRU *et al.* (2010a) et BREUIL (2007).

On peut distinguer chez les 'plantes' terrestres :
- Les **organes sources** : ce sont les ***organes qui réalisent la photosynthèse et assurent l'autotrophie de la plante***. Il s'agit de l'appareil végétatif aérien, surtout les **feuilles**.
- Les **organes puits** : ce sont les ***parties hétérotrophes de la plante qui bénéficient de matière organique produite par d'autres organes***.

Voir chapitre 20 sur le métabolisme
+ chapitres 16-19 sur la circulation

- **Autotrophie** : ***désigne la capacité, pour un organisme vivant, de produire de la matière organique à partir de matière minérale***. On peut distinguer l'**autotrophie au carbone** (***incorporation de carbone inorganique, souvent issu du CO_2, dans la matière vivante***) ou l'**autotrophie à l'azote** (***incorporation d'azote minéral – nitrates, diazote atmosphérique… – à la matière vivante***).
- **Hétérotrophie** : ***désigne l'incapacité, pour un organisme vivant, de produire de la matière organique sans matière organique pré-existante issue d'un prélèvement dans l'environnement***.

Voir chapitre 20 sur le métabolisme

B. Deux cellules associées à une matrice extracellulaire

1. Notion de matrice extracellulaire

- Que ce soit la **lame basale** sur laquelle s'arrime les **cellules épithéliales du pancréas** ou la **paroi** qui entourent les **cellules végétales**, les deux types cellulaires sont au contact d'une **matrice extracellulaire**, c'est-à-dire d'un ***gel hydraté situé autour des cellules de nombreux tissus et composé notamment de polymères glucidiques et de protéines*** (tableau IV, encadré F).

TABLEAU IV. Compositions des matrices extracellulaires. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

COMPOSÉS BIOCHIMIQUES DES MEC ANIMALES.

Nature biochimique des composants	Noms des molécules et fonction
Protéines	Collagène (constitution de fibres) Élastine (constitution de fibres) Fibronectine et laminine (molécules d'adhésion)
Glucides (en association avec des protéines au sein des protéoglycanes)	Glycosaminoglycanes ou GAG : acide hyaluronique, chondroïtine sulfate… (constitution de gels)

LES CONSTITUANTS DES PAROIS VÉGÉTALES.

Classe moléculaire	Type de molécule	Caractères
Glucides	Cellulose (de 30 à 90 % selon les parois)	Homopolymère (1-4 β-glucose) Organisation en fibrilles de 10 à 30 nm de diamètre - Résistance à la traction
	Hémicelluloses (de 20 à 50 %)	Polyosides ramifiés Revêtement des fibrilles de cellulose
	Pectines (de 20 à 30 %)	Acides polygalacturoniques partiellement méthylés - Polyanions hydrophiles en gels
Protéines	Extensine (de 5 à 10 %)	Glycoprotéine riche en hydroxyproline Pontage des polyosides
	Hydrolases (exocellulases, exopectinases), expansine…	Enzymes mises en jeu dans l'élongation cellulaire ou dans la lignification
Métabolites secondaires	Lignine (30 % au mieux)	Cimentation de certaines parois

Très important : revoir le **Complément 2** (Composition chimique des êtres vivants) : vous devez pouvoir présenter **les composés constituant les matrices extracellulaires** et faire la **relation entre leur structure et leur fonction.**

Encadré F Les matrices en microscopie : un panorama

Les MEC à différentes échelles d'observation

Matrices des tissus animaux

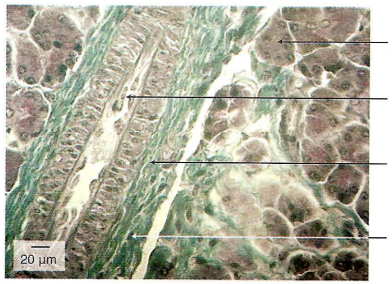


Figure TP 3.4a
Tissu conjonctif du pancréas au microscope photonique (MP)

Le tissu conjonctif est un tissu de remplissage, qui comble les espaces entre les acini et le canal. Il est constitué de fibrocytes dispersés dans une matrice dont ils ont synthétisé les molécules. Les fibrilles de la matrice apparaissent vertes en coloration trichrome.

Figure TP 3.4b
Fibrilles de collagène dans la MEC du tissu conjonctif

Un fibrocyte dont le noyau est bien visible est isolé dans une matrice riche en collagène. Les fibrilles de collagène sont coupées soit transversalement, soit longitudinalement. Dans ce dernier cas, on repère la striation due au décalage entre molécules au sein d'une fibrille.

Parois végétales

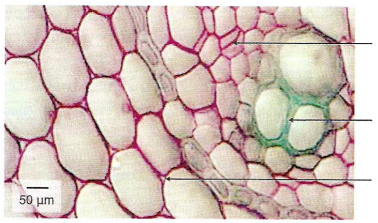


Figure TP 3.4c
Parois pecto-cellulosiques et lignifiées sur coupe travsersale de racine au MP

La coloration au carmino-vert d'une coupe d'organe végétal implique un traitement à la Javel qui vide les cellules. Ainsi, seules les parois sont visibles au MO et colorées. Elles apparaissent roses lorsqu'elles sont cellulosiques et vertes lorsqu'elles sont lignifiées. Les parois lignifiées, bordant ici les vaisseaux, sont épaissies. Des espaces libres, les méats, sont parfois ménagés entre les parois cellulosiques de deux cellules adjacentes.

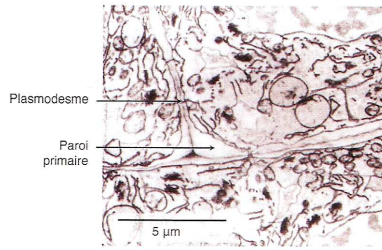


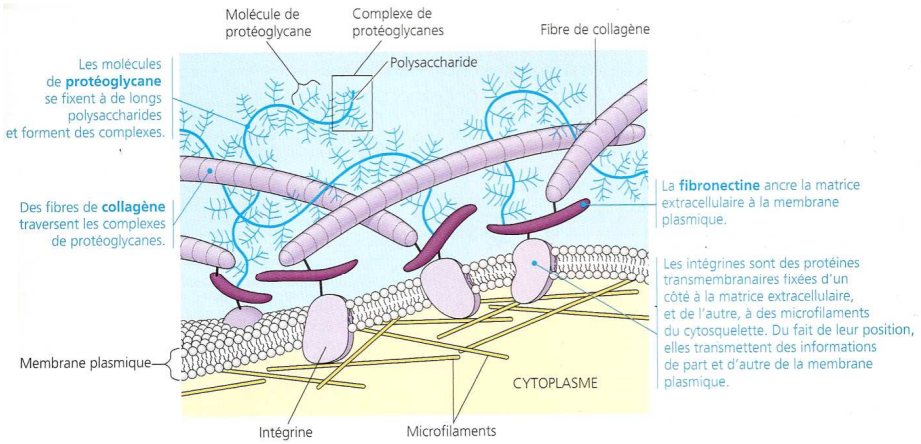
Figure TP 3.4d
Paroi pecto-cellulosique au MET

Les cellules sont en fait séparées l'une de l'autre par deux parois, apparaissant claires au MET. Elles sont accolées au niveau de la lamelle moyenne. De place en place, la paroi est traversée par des structures qui mettent en relation directe le cytoplasme de deux cellules adjacentes : les plasmodesmes.

2. La lame basale, une matrice extracellulaire animale (MECA)

- On appelle **lame basale** la ***matrice extracellulaire sur laquelle s'arrime un épithélium***. Cette lame basale fait partie de **tissu conjonctif** et est sécrétée par des **fibroblastes**.

a. Constitution et organisation des matrices extracellulaires animales typiques



Matrice extracellulaire d'une cellule animale. La structure et la composition de la matrice varient selon le type de cellule. Dans cet exemple, trois sortes de glycoprotéines sont illustrées : les protéoglycanes, les fibres de collagène et les fibronectines. Les fibres de collagène traversent un réseau de protéoglycanes fixés à de longs polysaccharides. Les molécules de fibronectine ancrent la matrice extracellulaire à la membrane plasmique au moyen d'intégrines, des protéines transmembranaires.

FIGURE 55. Matrice extracellulaire animale. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- La **lame basale**, comme toute **MECA typique** (= dans les tissus conjonctifs au sens strict), comprend :
  - Du **collagène**, un assemblage par **liaisons covalentes** (et non liaisons H comme on le lisait jadis) de **tropocollagène**, ***protéine fibrillaire composée de trois polypeptides enroulés chacun en hélice alpha et tous trois tressés en une superhélice*** ; les polypeptides sont associés par des **liaisons covalentes** et des **liaisons H**. Le collagène ***résiste aux forces de tension*** et est ***quasi-inextensible***.
    Pour bien comprendre et aller plus loin (figure 56) :
    - Le **tropocollagène** est fait de **3 chaînes polypeptidiques enroulées chacunes en hélice alpha** (et aussi de **sucres** : glucoses, galactoses ; c'est donc une **glycoprotéine** rigoureusement). Il se forme des **liaisons covalentes** entre **hydroxylysines** et entre **hydroxyprolines**, ainsi que des **liaisons H**, tout cela maintenant l'ensemble associé. Le tropocollagène est donc une **protéine de structure IV**.
    - Ce tropocollagène s'associe, par des **liaisons covalentes intercahînes** (surtout entre hydroxylysines, mais aussi entre hydroxyprolines) et forme alors des **fibrilles** de **10-30 nm de diamètre** ;
    - et ces **fibrilles** s'assemblent en **fibres** de **0,5 à 3 µm** de diamètre.

Il existe de **nombreux types de collagènes** ; ceux-ci constituent les **protéines (ou assemblages protéiques) les plus abondants du règne animal**.

- De l'**élastine** (parfois absente), une ***protéine comprenant des acides aminés hydrophobes capables de s'associer entre eux au hasard*** (par **interactions hydrophobes** – de faible énergie de liaison) en **recomposant leur organisation**. Il s'ensuit une grande ***élasticité*** de cette protéine qui ***forme des ponts*** avec ses semblables et s'organise en ***réseau qui peut s'étirer*** (figure 57). Cette protéine ***résiste donc aussi aux forces de tensions*** par son élasticité.
- Des **glycosaminoglycanes (GAG)** et **protéoglycanes** qui sont des **molécules très hydrophiles** formant un ***gel très hydraté résistant aux forces de compression***.

Voir Complément 2

- Des ***molécules d'adhérence aux cellules***, notamment des **fibronectines** et des **intégrines** et peuvent former des ***jonctions cellules-matrices*** de type **hémidesmosome**.

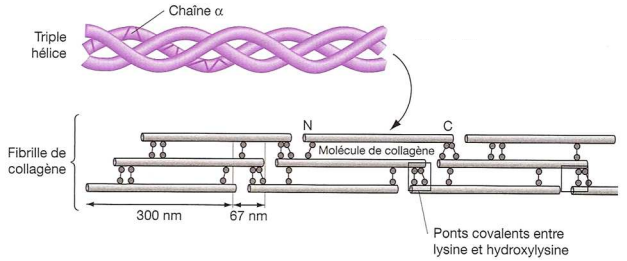


FIGURE 56. Tropocollagène et fibrille de collagène. D'après BREUIL (2007).

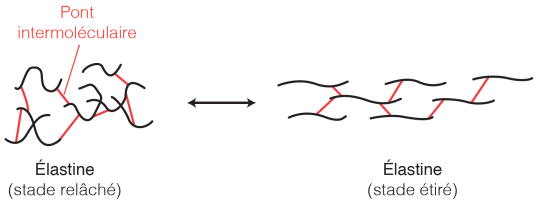


FIGURE 57. Réseau d'élastine. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

b. Des matrices extracellulaires animales produites par des fibroblastes

- Les **matrices extracellulaires animales** des **tissus conjonctifs au sens strict** sont ***sécrétées par des fibroblastes ou fibrocytes***, ***cellules spécialisées dans la synthèse et la sécrétion des constituants des matrices animales*** (figure 58).

c. D'autres matrices animales

- Comme cela est vu dans le complément 3 (Histologie animale), les MECA peuvent être **sécrétées** par des **types cellulaires autres** et donner du **cartilage**, du **tissu osseux**… Par exemple, dans le **tissu osseux**, il y a **consolidation du tissu** par incrustation de **phosphate de calcium $CaPO_4$**.

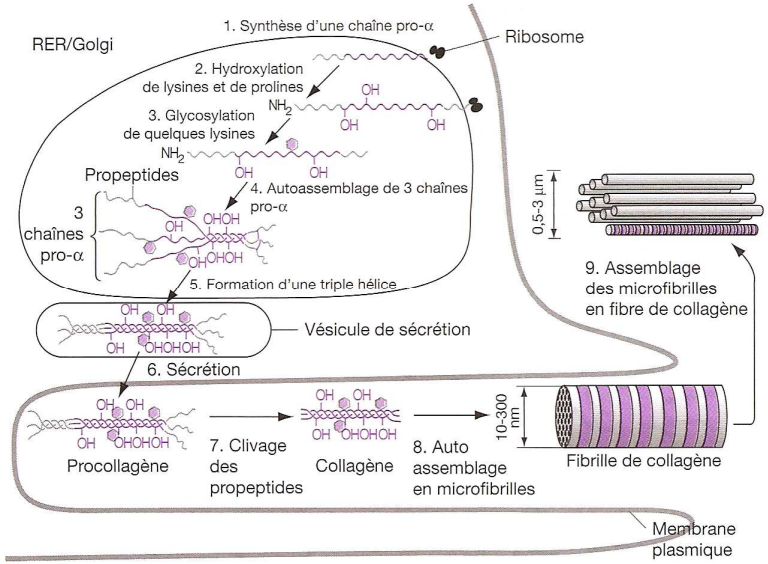


FIGURE 58. Pour information : synthèse du collagène par un fibroblaste.
D'après BREUIL (2007).

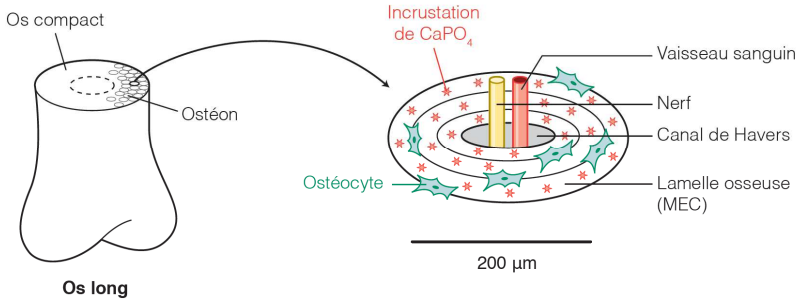


FIGURE 59. Pour information : calcification osseuse. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

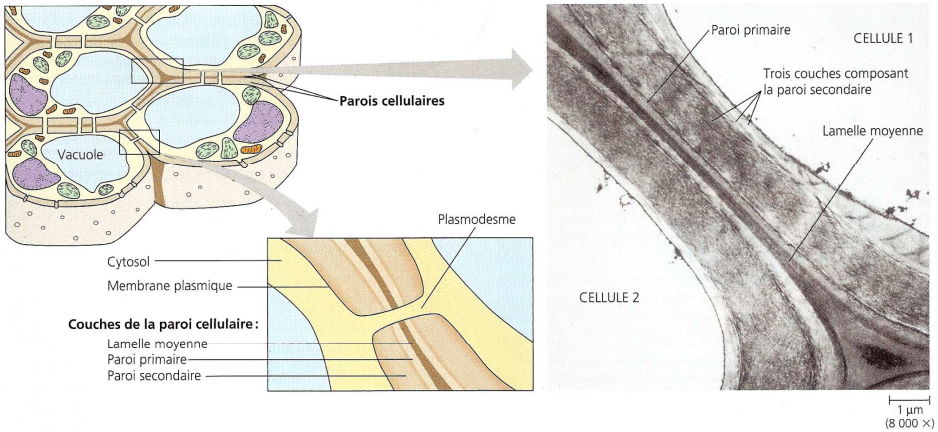
3. La paroi, matrice extracellulaire végétale

a. Composition et organisation

- La **paroi primaire** végétale (figures 60-61) se compose de :
  - **Cellulose** : il s'agit d'un *homopolymère de glucoses en β1-4* qui s'associe en ***paquets de 80 celluloses environ*** (**microfibrilles**) grâce à des **liaisons H interchaînes**. La cellulose, polymère longitudinal stable, est ***très résistante aux forces de tension***.
  - **Pectines** : il s'agit du ***principal agent gélifiant de la paroi***, ***très hydrophile*** et faisant de ***nombreuses liaisons avec l'eau*** ; on y trouve aussi les fameux **ions Ca^{2+}** pris dans des **structures en boîtes à œufs**. Le gel hydraté ainsi constitué est particulièrement ***résistant aux forces de compression***.
  - **Hémicelluloses** : il s'agit d'***hétéropolyosides ramifiés*** qui ***permettent de faire des ponts entre fibrilles de celluloses mais aussi avec d'autres constituants pariétaux***.

Voir **Complément 2** pour les **glucides pariétaux : à bien maîtriser !!!**

  - De **protéines HRGP** (*Hydroxyprolin Rich GlycoProteins*) = **extensines** : ce sont des ***protéines fibrillaires servant à associer les fibrilles de cellulose***.
  - D'**enzymes** (expansines, hydrolases…) qui modifient la structure de la paroi et ***facilitent ou entravent par exemple son extension***.



Paroi cellulaire végétale. Les cellules immatures commencent par élaborer une paroi primaire. Au terme de leur croissance, elles érigent une paroi secondaire, plus résistante, entre la paroi primaire et la membrane plasmique. Une lamelle moyenne adhésive cimente les cellules adjacentes. Les parois cellulaires ne sont pas étanches : des canaux appelés plasmodesmes les traversent et établissent un lien entre les cytoplasmes de cellules voisines (MET).

FIGURE 60. Organisation de la paroi. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

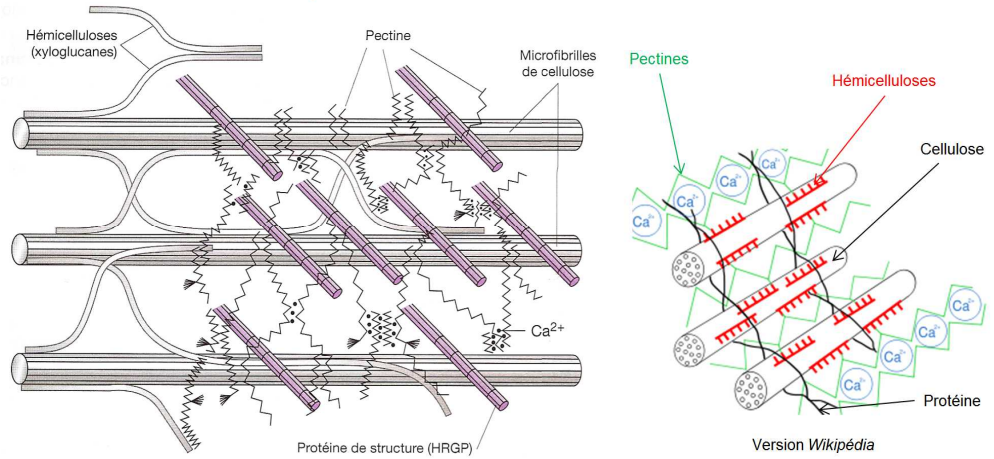


FIGURE 61. Deux visions de l'organisation des constituants pariétaux.
D'après BREUIL (2007) et *Wikipédia*.

b. Mise en place et synthèse

- Entre deux parois, on trouve une **lamelle moyenne** ***essentiellement pectique qui se met en place lors de la cytodiérèse végétale*** : il y a **mise en place d'une plaque cellulaire ou phragmoplaste** par ***accrétion et fusion de vésicules golgiennes*** (figure 62).

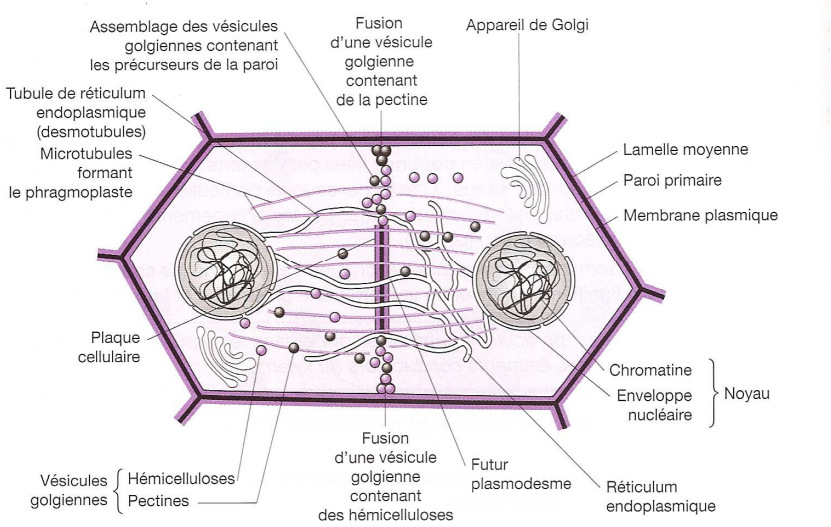


FIGURE 62. Mise en place du phragmoplaste lors de cytodiérèse au sein des cellules méristématiques. D'après BREUIL (2007).

- La **synthèse des fibrilles de cellulose** intervient ensuite grâce à des **celluloses synthases** (ou **celluloses synthétases**) **membranaires** qui ***fabriquent les microfibrilles à partir d'UDP-glucoses*** (figure 63).

Voir chapitre 20 (Métabolisme)

- Les **autres composés** sont ***synthétisés dans des vésicules golgiennes et apportés par exocytose*** (figure 64).

c. Différenciation et diversification

- On peut distinguer deux types de paroi :
  - La **paroi primaire** : ***paroi des cellules méristématiques ou des jeunes cellules peu différenciées, ne présentant qu'une seule couche de cellulose avec la même orientation des microfibrilles et qui peut dès lors subir une élongation cellulaire*** (figure 65-66).
  - La **paroi secondaire** : ***paroi des cellules différenciées qui ne peut plus subir l'élongation cellulaire*** (figure 65). La paroi primaire peut ainsi subir des ***ajouts de couches de cellulose successives où l'orientation des microfibrilles diffère*** (figure 65), une ***rigidification par ajout de subérine ou de lignines*** (figure 67) ou encore une ***ornementation en lien avec la fonction de la cellule*** (figure 68 : exemple des ponctuations de vaisseaux).

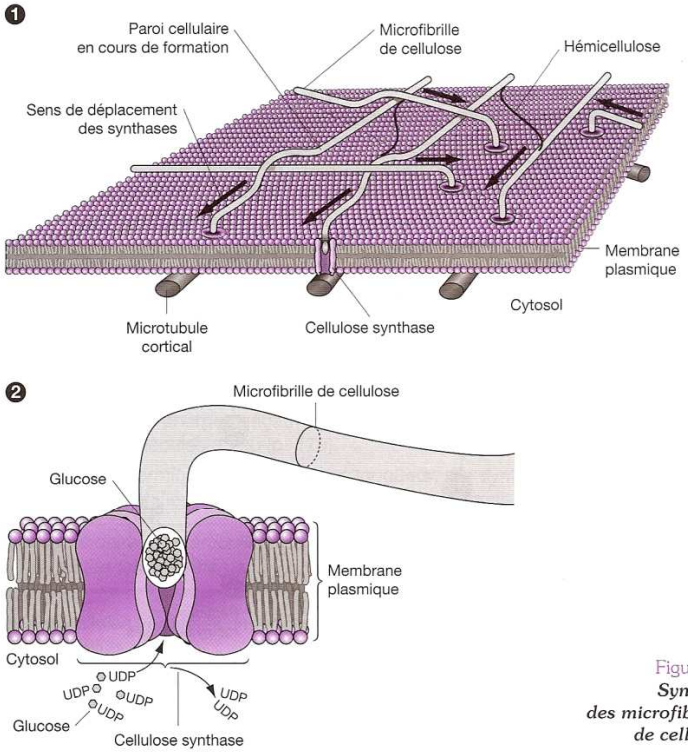


Figure 13 *Synthèse des microfibrilles de cellulose*

La cellulose est synthétisée à partir d'UDP-glucose produit dans le cytosol. La cellulase synthase (une glycosyltransférase) est une enzyme transmembranaire. Chaque nouvelle molécule de glucose se fixe sur l'hydroxyle non réducteur situé en C_4 à l'extrémité du polymère en voie d'élongation.

La formation des microfibrilles est **spontanée** par **autoassemblage** (*in vitro*, l'autoassemblage se fait avec des chaînes à disposition antiparallèle) alors que dans la cellule, les chaînes sont parallèles. Ces deux étapes, polymérisation enzymatique et autoassemblage, se déroulent dans les rosettes qui contiennent *n* globules correspondant chacun à une cellulose synthase, chacune étant à l'origine d'une molécule de cellulose.

FIGURE 63. Mise en place des celluloses. D'après BREUIL (2007).

*Contrairement à ce qu'affirme la figure 63, nous verrons (dans le chapitre 20) que l'**UDP-glucose** n'est **pas réellement formé dans le cytosol** mais sert plutôt de **navette à glucose** au sein d'un **complexe enzymatique** regroupant la **cellulose synthase membranaire** et une **saccharose synthase périphérique**.*

La rigidité de la **cellulose** est due à l'existence de liaisons hydrogène intrachaînes (entre l'oxygène du pont oxydique et le —OH du C_3) qui imposent une rectilinéarité à la molécule et à la présence de liaisons hydrogène interchaînes (entre l'oxygène d'un pont oxydique non engagé dans une liaison intrachaîne et le —OH du C_6 d'une autre chaîne) qui les associent entre elles sous forme de microfibrilles (p. 166).

L'**UDP-glucose** est une forme activée du glucose, également utilisée dans la synthèse du glycogène.

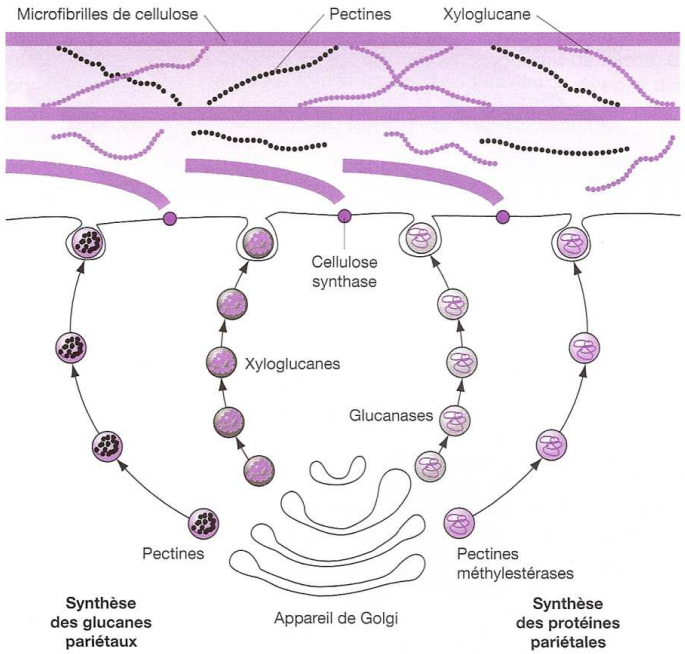
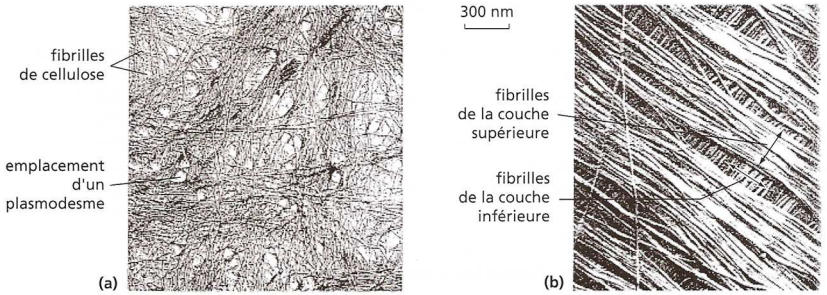
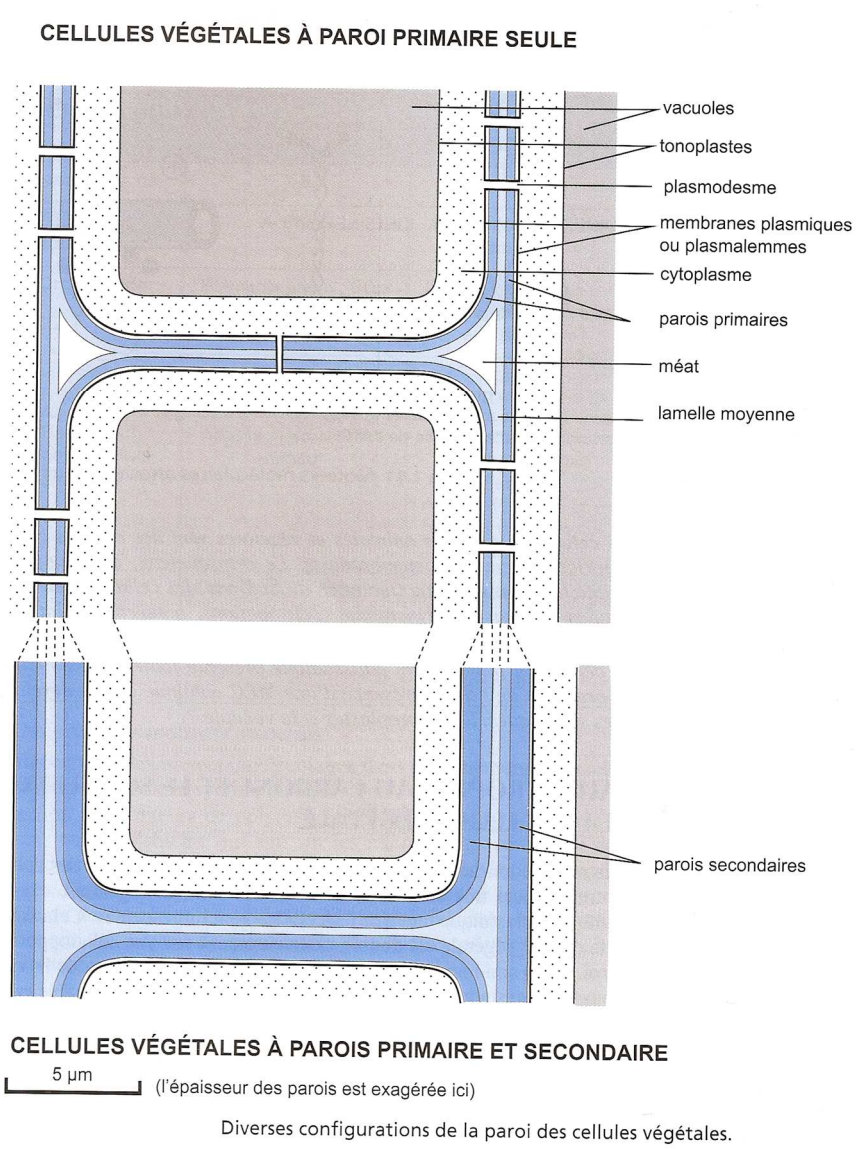


FIGURE 64. Importance de l'exocytose dans la mise en place des constituants pariétaux.
D'après BREUIL (2007).



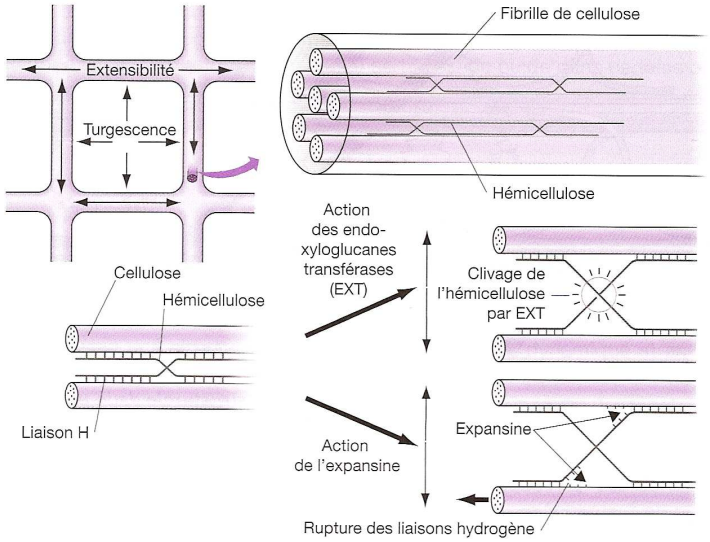
Paroi primaire **(a)** et paroi secondaire **(b)** au MEB (x 30 000).

FIGURE 65 (1/2). Paroi primaire et paroi secondaire. D'après PEYCRU et al. (2010a).



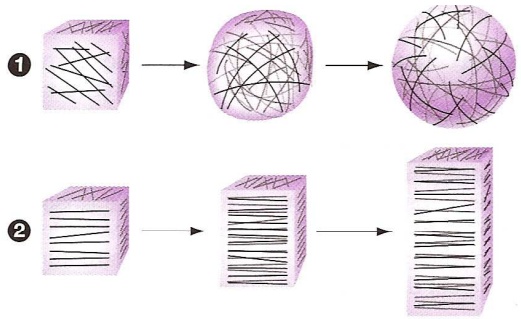
Diverses configurations de la paroi des cellules végétales.

FIGURE 65 (2/2). Paroi primaire et paroi secondaire. D'après PEYCRU et al. (2010a).



Mécanismes d'élongation de la paroi primaire

Les expansines sont des protéines présentes dans la paroi qui, à pH acide, semblent s'intercaler entre les hémicelluloses et les microfibrilles de cellulose brisant ainsi les liaisons hydrogène qui les relient. La pression de turgescence est alors suffisante pour faire glisser les microfibrilles de cellulose les unes sur les autres. Les endo-xyloglucanes transférases sont des enzymes pariétales qui deviennent actives à pH acide. Elles coupent un fragment d'une hémicellulose (xylogucane) donneuse et l'intercalent dans une hémicellulose receveuse qui se trouve ainsi allongée alors que l'autre est rompue. Les deux microfibrilles de cellulose glissent l'une sur l'autre sous l'effet de la pression de turgescence.

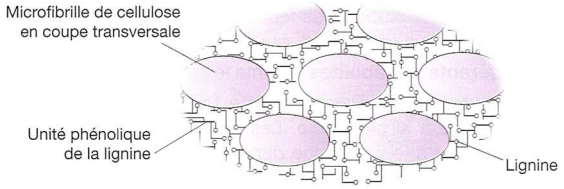


Influence de l'orientation des microfibrilles de cellulose sur le sens de la croissance cellulaire

1. *Une orientation aléatoire des microfibrillles conduit à une croissance isotrope.* ***2.*** *Orientation des microfibrilles perpendiculairement au grand axe conduisant à une élongation dans le même sens.*

FIGURE 66. Élongation de la paroi primaire. D'après BREUIL (2007).

Les parois de certaines cellules végétales, comme les cellules des tissus de revêtement, sont imprégnées de différentes substances hydrophobes (cires, cutine, subérine) qui leur confèrent de nouvelles propriétés (imperméabilité notamment).



Polymérisation des lignines entre les microfibrilles de cellulose

FIGURE 67. Imprégnation de la paroi lors de sa différenciation : exemple de la lignification. D'après BREUIL (2007).

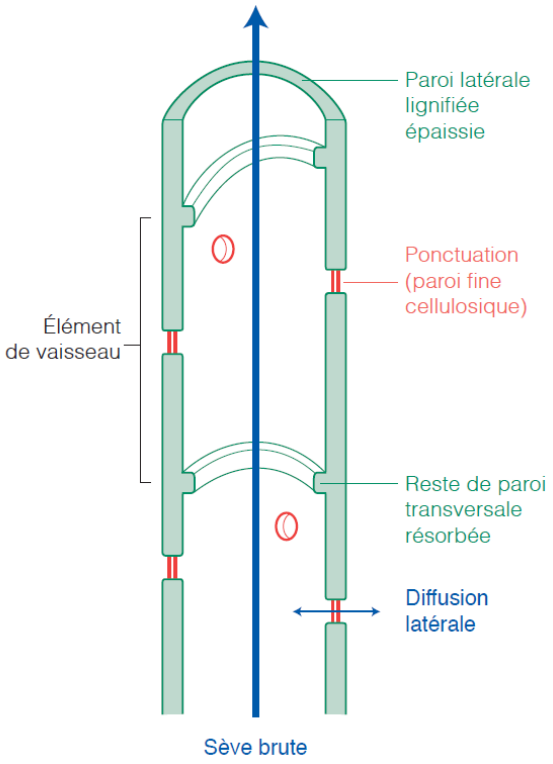


FIGURE 68. Un élément de vaisseau (paroi très différenciée). D'après SEGARRA *et al.* (2014).

4. Comparaison des matrices extracellulaires animales et végétales

À vous de jouer !	Comment la comparaison des matrices extracellulaires animales et végétales permet-elle de dégager des propriétés communes ?	
Savoirs à construire	Ultrastructure d'une cellule acineuse pancréatique	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Analyser, observer et raisonner	
Pistes de réflexion		
▪ *À partir des **informations** dont vous disposez, y compris en utilisant le **tableau V**, **produisez** un **schéma** qui **résume et compare** les **caractéristiques structurales et fonctionnelles** des **matrices extracellulaires animales et végétales**.*		

- *Éléments de correction : figure 69.*

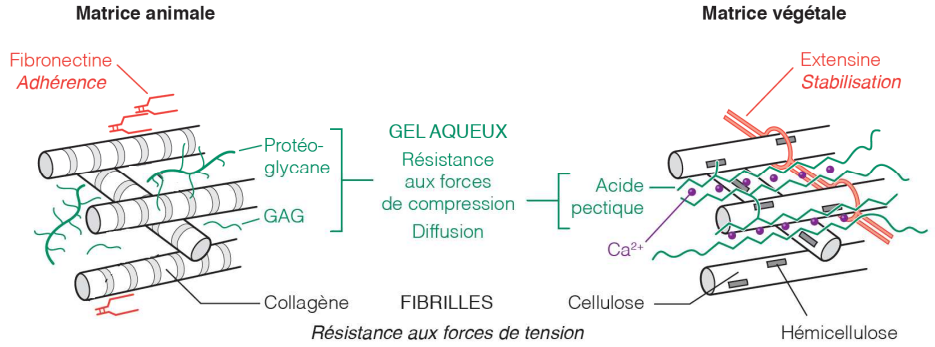


FIGURE 69. Comparaison MECA-paroi végétale. D'après SEGARRA *et al.* (2014), modifié.

Fibrilles : résistance aux forces de tension
Collagène *dans les MEC animales / **cellulose** dans la paroi végétale (**rigidité**)*
*+ parfois **élastine** dans les MECA (**élasticité**)*
Substances gélifiantes : résistance aux forces de compression (élasticité)
Protéoglycanes et glycosaminoglycanes *dans les MEC animales / **pectines** dans la paroi végétale*
Liants et éléments stabilisateurs
Fibronectine ou laminine *(ancrage des cellules) dans les MEC animales*
hémicelluloses (et pectines) *+ **extensines (protéines)** dans la paroi végétale*

TABLEAU V. Comparaison des matrices extracellulaires. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

	Matrice animale	Matrice végétale
Constituants fibrillaires	• Collagènes *(protéines fibrillaires)* • Elastine *(protéine hydrophobe riche en proline et glycine)*	• Cellulose *(homopolymère de D-glucose en liaison β(1-4))*
Constituants formant un gel	• Glycosaminoglycanes *(polymères linéaires de dérivés d'oses dont certains ionisables)* • Protéoglycanes *(protéines portant de nombreuses chaînes de glycosaminoglycanes)*	• Pectines *(polymères ramifiés de dérivés d'oses dont certains ionisables)*
Constituants permettant l'adhérence et / ou la cohésion	• Fibronectine *(glycoprotéine dimérique)* • Laminine *(3 protéines)*	• Hémicellulose *(hétéropolymère de D-glucose en liaison β(1-4) avec des ramifications constituées d'oses divers)* • Extensine… *(protéine)*
Fonctions des MEC	• Cohésion des tissus • Maintien d'un environnement aqueux • Contrôle de la diffusion de certaines molécules (métabolites, molécules de signalisation) • Rôle de soutien (surtout pour les MEC minéralisées) • Ancrage des cellules épithéliales • Rôle dans la migration des cellules	• Cohésion des tissus • Maintien d'un environnement aqueux • Contrôle de la diffusion de certaines molécules (métabolites, molécules de signalisation) • Rôle de soutien (surtout pour les parois lignifiées)

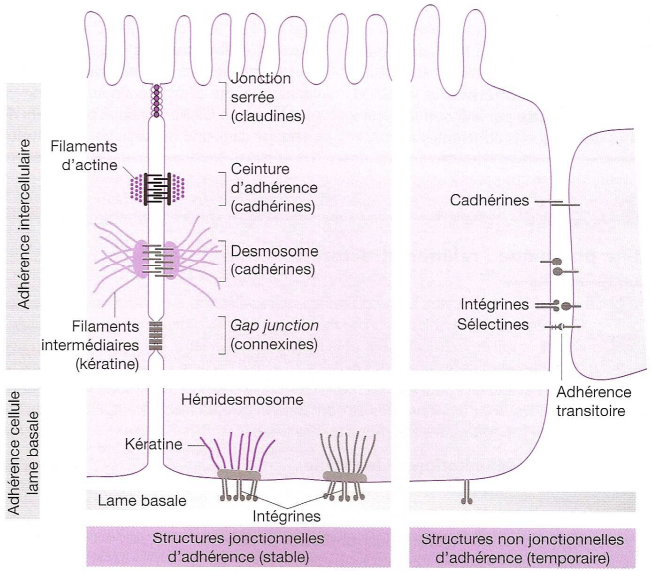
C. Une cohésion des tissus assurée par des jonctions et/ou la matrice

1. Dans les cellules animales : des jonctions cellule-cellule et cellule-matrice

- On appelle **jonction intercellulaire** un ***complexe protéique permettant d'accrocher deux cellules entre elles ou, par extension, d'accrocher une cellule à la matrice***. Ces complexes sont généralement ***attachés au cytosquelette*** du côté cytosolique, ce qui assure la ***cohésion des tissus***.

a. Des jonctions cellule-cellule

- On peut citer comme **jonctions cellule-cellule** (figure 70, tableau VI) :
  - Les **jonctions serrées** (*tight junctions*) ou **jonctions étanches** (figure 71) sont **spécifiques des épithéliums** : ce sont des ***complexes protéiques formés de claudines et d'occludines qui ne laissent passer aucune substance, formant une barrière à l'échange de solutés***.



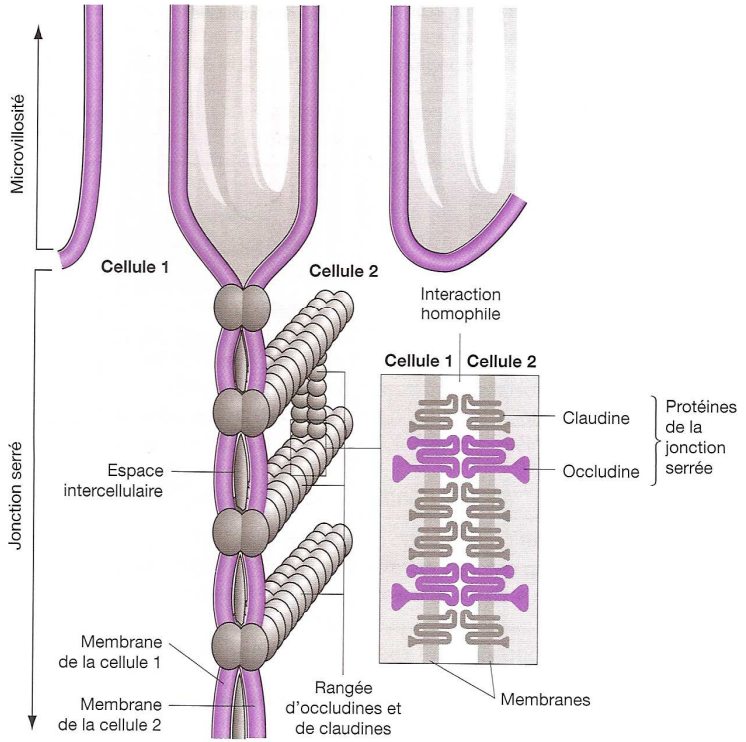
Structures d'adhérence cellulaire

Les structures d'adhérence sont jonctionnelles dans les épithéliums qui maintiennent une structure permanente et sont parfaitement visibles au microscope électronique ; elles sont localisées à des régions précises des cellules. Les adhérences non jonctionnelles sont essentiellement situées dans les tissus conjonctifs et ne présentent pas une telle régionalisation, elles ne sont pas nécessairement permanentes, mais permettent d'établir une liaison transitoire avant qu'un complexe jonctionnel se mette en place. Les intégrines et les cadhérines se trouvent dans les deux types de jonction. Les cadhérines établissent plutôt des interactions homophiles alors que les intégrines réalisent des interactions hétérophiles. Les intégrines, cadhérines et sélectines nécessitent des cations divalents pour établir des liaisons. Dans les érythrocytes, les intégrines et les sélectines établissent des interactions hétérophiles avec les protéines transmembranaires des cellules endothéliales.

FIGURE 70. Structures d'adhérences des cellules animales. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

TABLEAU VI. Quelques constituants des jonctions. D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

Jonctions	Protéines transmembranaires	Ligand extracellulaire	Liaison au cytosquelette	Protéines de liaison au cytosquelette
Ceinture d'adhérence cellule-cellule	Cadhérine	Cadhérine de la cellule voisine	Microfilaments (actine)	Caténines α et β, vinculine…
Desmosome	Cadhérine particulière (desmogléine)	Cadhérine de la cellule voisine (desmogléine)	Filaments intermédiaires	Desmoplakine,..
Adhérence cellule-matrice	Intégrine	Protéines de la MEC (collagène, fibronectine.)	Microfilaments (actine)	Taline, vinculine, α-actinine
Hémidesmosome	Intégrine	Protéines de la MEC (collagène, fibronectine.)	Filaments intermédiaires	–

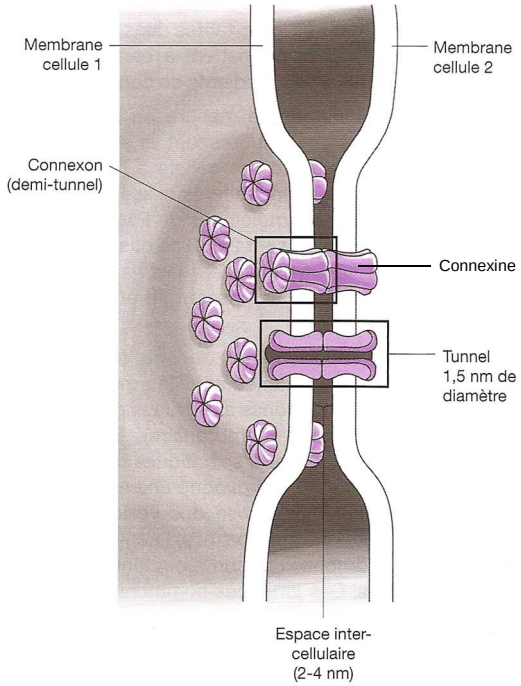


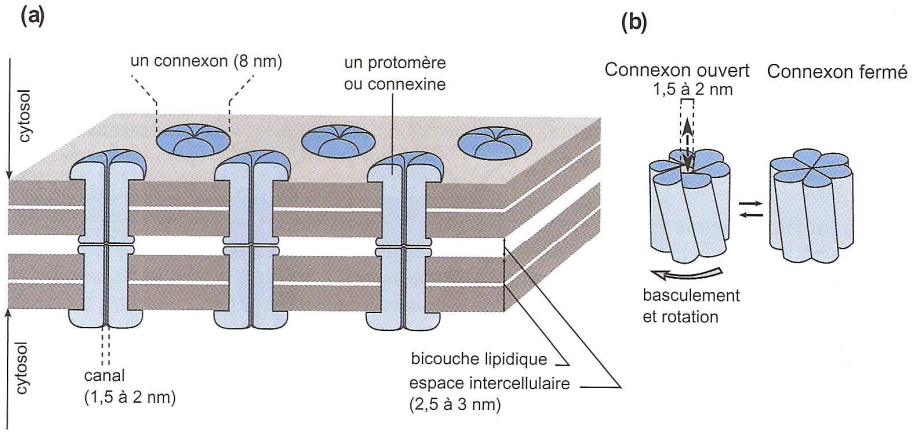
Jonctions étanches

Les jonctions étanches forment une barrière qui empêche les solutés de passer entre des cellules épithéliales. Elles bloquent aussi la diffusion latérale des protéines membranaires et délimitent une membrane basolatérale d'une membrane apicale, fonctionnellement différentes. L'adhérence entre les cellules adjacentes est assurée par des interactions homophiles entre claudines et occludines.

FIGURE 71. Jonctions serrées. D'après BREUIL (2007).

- Les **jonctions lacunaires** (= **jonctions communicantes**) ou ***gap junctions*** (figure 72) sont des ***ensembles de canaux eux-mêmes constitués de deux connexons (un dans chaque membrane), chaque connexon comprenant six connexines***. Les tunnels ont un diamètre d'environ **1,5 nm**, ce qui permet une ***continuité entre les cytosols des cellules*** ainsi reliées et le ***passage d'ions ou de petites molécules organiques*** (y compris des ***seconds messagers***, ce qui coordonne efficacement l'activité des tissus : voir plus haut pour la CAP). Les connexons peuvent aussi ***s'ouvrir ou se fermer par changement de conformation***.





Architecture des jonctions communicantes **(a)** et modification conformationnelle entre états ouvert et fermé **(b)**.

FIGURE 72. Jonctions *gap*. D'après BREUIL (2007) et PEYCRU *et al.* (2010a).

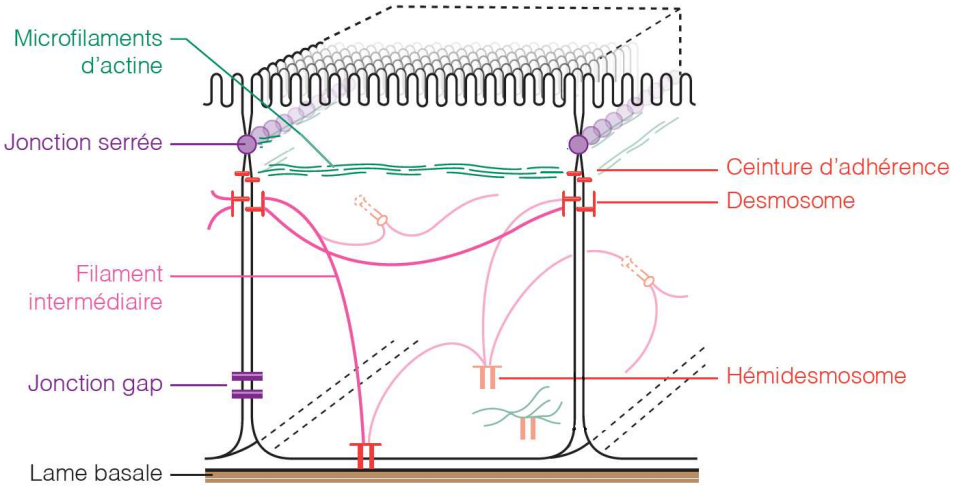


FIGURE 73. Jonctions et liens avec le cytosquelette. D'après SEGARRA *et al.* (2014), modifié.
Cellule représentée : entérocyte (mais il y a les mêmes jonctions dans la CAP !!!).

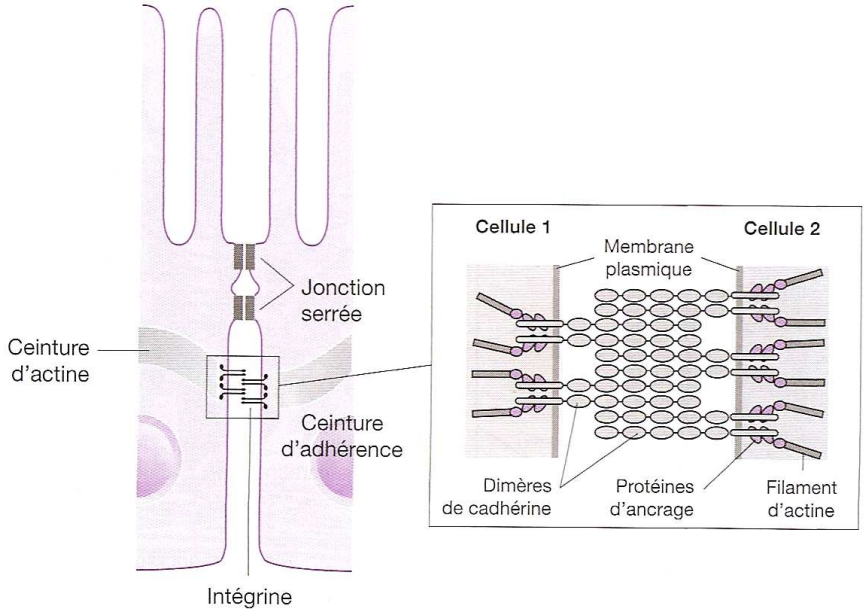
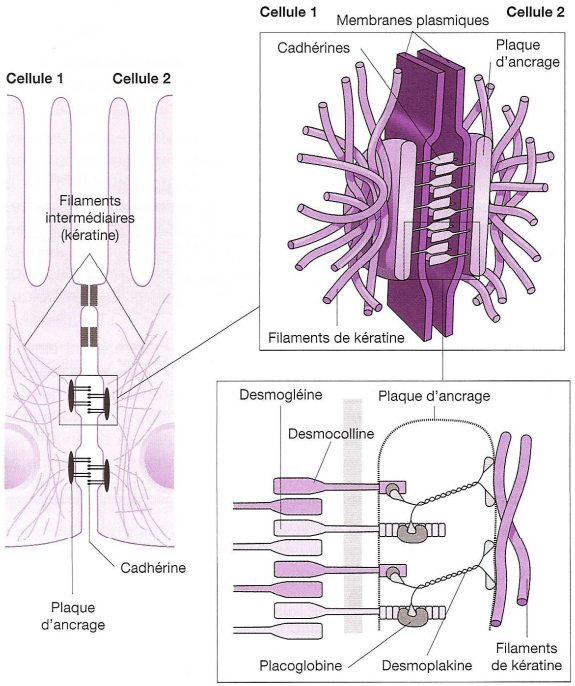


FIGURE 74. Ceintures d'adhérence. D'après BREUIL (2007).



Desmosomes

Les desmosomes constituent des structures d'ancrage des cellules les unes aux autres et assurent la répartition des différentes forces auxquelles elles sont soumises. Ils sont constitués par des cadhérines (desmocolline, desmogléine) reliées par des protéines de liaison (desmoplakines) aux filaments intermédiaires de kératine.

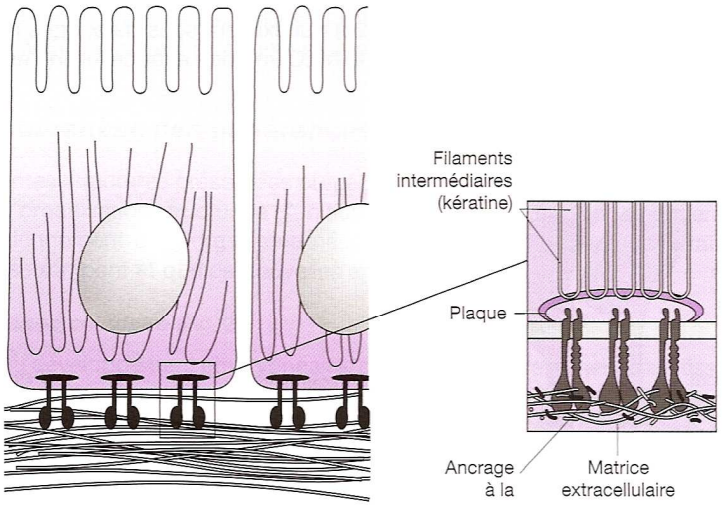
FIGURE 75. Desmosomes. D'après BREUIL (2007).

- Les **ceintures d'adhérences** (figures 73-74) sont des ***complexes protéiques qui permettent d'accrocher fermement des cellules entre elles par des cadhérines (jonctions d'ancrage) en étant reliés intérieurement à des microfilaments qui traversent la cellule transversalement, constituant une ceinture d'actine.***
- Les **desmosomes** (figures 73 et 75) sont des ***complexes protéiques qui permettent d'accrocher fermement des cellules entre elles par des cadhérines (jonctions d'ancrage) en étant reliés intérieurement à des filaments intermédiaires qui s'ancrent sur une plaque d'ancrage***.

b. Des jonctions cellule-matrice : les hémidesmosomes

- Les **hémidesmosomes** (figures 73 et 76) sont des ***jonctions d'ancrage des cellules à la matrice extracellulaire constituées d'une plaque s'ancrage associée à des kératines côté cytosolique et à des intégrines transmembranaires qui s'associent aux fibres matricielles par des laminines ou des fibronectines***.

Ne pas confondre **laminines** et **lamines** (dans le noyau) !



Hémidesmosomes

Ce sont des jonctions qui assurent la liaison physique entre le cytosquelette de filaments intermédiaires et la matrice extracellulaire par l'intermédiaire d'intégrines. Elles assurent la liaison des cellules épithéliales avec la membrane basale.

FIGURE 76. Hémidesmosomes. D'après BREUIL (2007).
Les laminines ou fibronectines ne sont pas précisées.

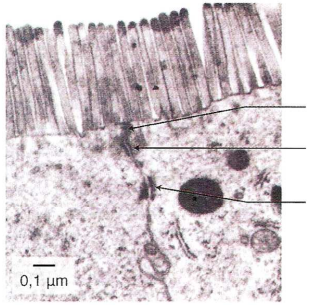
c. Existence de jonctions transitoires, notamment impliquées dans les communications intercellulaires et le développement

- Les **jonctions intercellulaires** peuvent être **transitoires**, par exemple :
  - **Jonctions cellule-cellule** lors du **développement** qui permettent la ***reconnaissance entre cellules*** et/ou participent à leur ***migration***
  - **Jonctions cellule-matrice** qui permettent les ***migrations cellulaires***
  - *Etc*.

Encadré G Allure de quelques complexes jonctionnels au MET

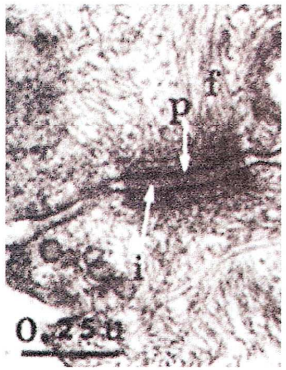
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

Jonctions entre deux cellules épithéliales (MET)



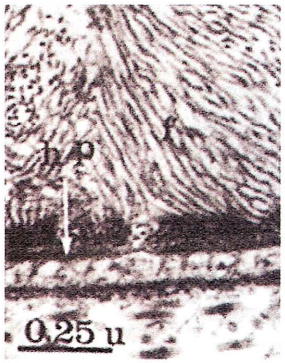
Jonctions au pôle apical de l'épithélium intestinal d'un mammifère (x 30 000) (Mukherjee T. M. et al. (1967) *J. Cell Biol.* **34**, 447-461)

Au pôle apical des cellules, donc juste en dessous des microvillosités, une jonction serrée rend l'épithélium étanche. Les deux membranes sont suffisamment rapprochées pour qu'on ne les distingue plus à cette échelle. Plus bas sont visibles une portion de la ceinture d'adhérence (desmosomes ceinturants), ainsi qu'un desmosome classique.



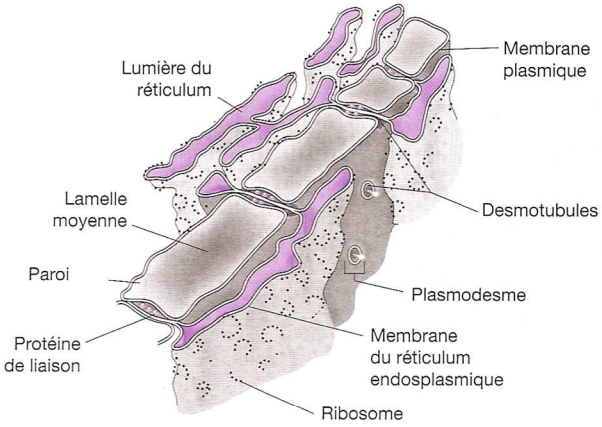
Structure d'un desmosome (Douglas W. H. et al. (1970) *J. Cell Biol.* **1**, 211-215)

Le desmosome laisse apparaître clairement les plaques protéiques (p) présentes dans chaque cellule, juste sous les membranes. C'est ce qui fait que les membranes apparaissent artificiellement épaissies à ce niveau. Ces plaques contiennent les protéines qui font la jonction entre les cadhérines et les filaments intermédiaires (f). La zone grisée (i) entre les membranes plasmiques est occupée par de nombreuses cadhérines en interaction homophile.



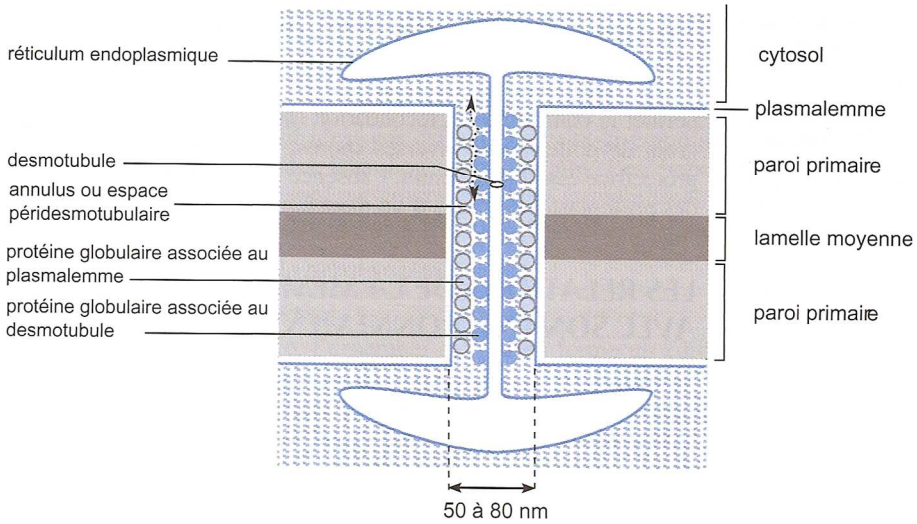
Structure d'un hémidesmosome (Douglas W. H. et al. (1970) *J. Cell Biol.* **1**, 211-215)

L'hémidesmosome relie la cellule épithéliale à la lame basale sous-jacente, MEC caractéristique des épithéliums, constituée de laminine, collagène, fibronectine…
Les filaments intermédiaires (f) viennent s'ancrer par leur extrémité au niveau de la plaque protéique (p) analogue à celle qui est rencontrée dans les desmosomes.
La structure d'un hémidesmosome est clairement asymétrique.



Les plamodesmes, zones de communication entre les cellules végétales

Les discontinuités dans la paroi sont traversées par des tubes issus du RER (desmotubules) qui relient les lumières du réticulum de deux cellules adjacentes. Les plasmodesmes assurent la continuité membranaire de toutes les cellules vivantes de l'organisme et laissent passer des molécules de petites tailles par l'intermédiaire du réticulum et de la fine couche de hyaloplasme qui les entourent. Des protéines assurent le maintien du desmotubule dans le plasmodesme.



Architecture d'un plasmodesme.

FIGURE 77. Plasmodesmes. D'après BREUIL (2007) et PEYCRU *et al.* (2010a).

2. Dans les cellules végétales : pas de jonctions sauf les plasmodesmes et une cohésion assurée par le duo turgescence vacuolaire-paroi

- Au sein, des cellules végétales, la cohésion des tissus est assurée par **les parois qui sont en contact les unes avec les autres** : on parle d'**apoplasme** pour désigner ce ***continuum des parois***. Rappelons que ***la vacuole exerce une pression de turgescence contre la paroi*** qui est à l'origine d'un **hydrosquelette** des cellules et, par extension, des tissus. **Certaines parois** sont par ailleurs ***consolidées*** par des **surcouches de cellulose**, de la **subérine**, des **lignines**…
- Au sein de la paroi, on trouve des **plasmodesmes** (figure 77) (dont la fonction s'approche de celle des jonctions *gap* animales) qui sont des ***interruptions de la paroi qui permettent la continuité des cytoplasmes*** entre cellules adjacentes (mais aussi la **continuité des plasmalemmes**). Le ***continuum des cytoplasmes*** s'appelle **symplasme**. Seules les **molécules de petite taille** peuvent passer : le conduit des plasmodesmes mesure **70-80 nm** à sa largeur maximale mais est largement **occupé par des protéines** et un ***fin conduit de REG*** (**desmotubule**) hérité de la **cytocinèse**.

Lors des expériences de **plasmolyse**, on peut mettre en évidence la **localisation des plasmodesmes** puisque c'est à leur niveau que se situeront les **ponts cytoplasmiques** entre cellules adjacentes (cf. **TP A1**).

En dehors des plasmodesmes, on ne connaît **pas de jonctions intercellulaires végétales** ; d'ailleurs, la cellule végétale peut **se détacher de la paroi** lorsqu'elle est **plasmolysée**.

D. Des cellules au fonctionnement contrôlé et coordonné par des communications intercellulaires

- L'**appartenance d'une cellule à un organisme pluricellulaire** suppose que son **fonctionnement** soit **contrôlé** et s'inscrive, de manière **coordonnée**, dans le **fonctionnement de l'organisme entier**. Cela est permis par les **communications intercellulaires**.

Nous avons vu un exemple intéressant avec le **contrôle de l'activité sécrétrice de la CAP** qui peut être judicieusement exploité dans cette partie.

1. Typologie des communications intercellulaires chez les Métazoaires

- La figure 78 illustre et résume les **principaux types de communication intercellulaires** existant chez les **Animaux** ; ces aspects seront développés dans les parties du programme correspondantes.

a. La juxtacrinie, communication entre cellules adjacentes

- On appelle **juxtacrinie** la ***communication entre cellules adjacentes qui s'effectue par des protéines membranaires de reconnaissance (phénomène important dans le développement, les processus immunitaires…) ou peut s'effectuer par diffusion des molécules signaux par des jonctions gap***.

b. La paracrinie, communication à courte distance par un facteur diffusif

- On appelle **paracrinie** ***la communication par émission d'un facteur diffusif avec une faible portée d'action, affectant les cellules environnantes (phénomène important dans le développement, les processus immunitaires…)***. Le **codage** s'effectue **en concentration** et les cellules seront d'autant plus **touchées par le facteur diffusif** qu'elles sont **proches de la cellule émettrice**.

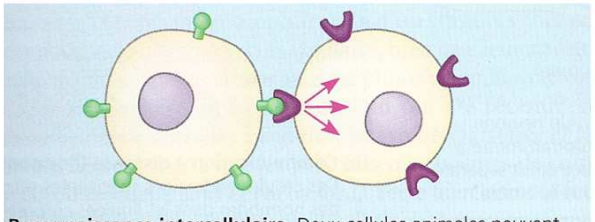
Certains auteurs considèrent que la **neurotransmission** est une **forme de paracrinie**.

c. L'endocrinie (communication hormonale), communication par une hormone transportée par le sang

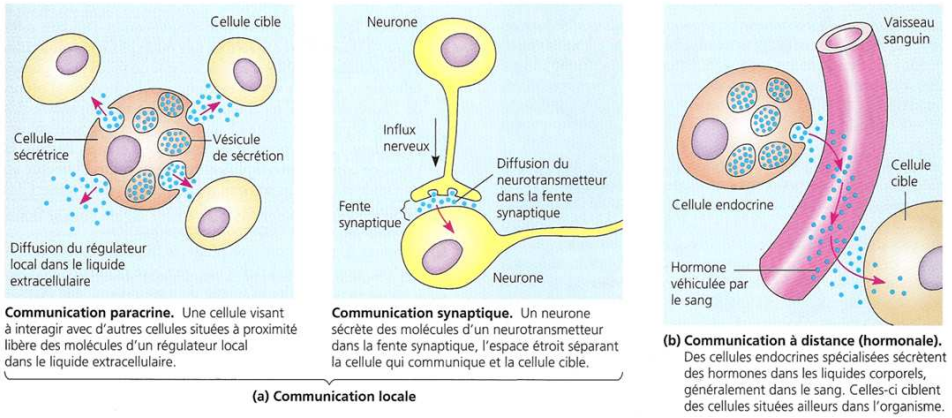
- Il s'agit de la ***communication par sécrétion endocrine d'un facteur transporté par le sang agissant à distance*** (**hormone**).

d. La communication nerveuse

- Il s'agit d'une ***communication qui utilise comme support les neurones***. Un **message nerveux** (sous forme d'une ***dépolarisation transitoire de la membrane***) se déplace **le long de la membrane plasmique** du neurone sur des distances plus ou moins importantes, parfois très longues. L'information est transmise à une autre cellule par **neurotransmission** : ***le neurone libère un neurotransmetteur qui déclenche une réponse de la part de la cellule dite postsynaptique***.



Reconnaissance intercellulaire. Deux cellules animales peuvent établir un contact direct et communiquer entre elles par l'entremise de molécules membranaires.



Communication paracrine. Une cellule visant à interagir avec d'autres cellules situées à proximité libère des molécules d'un régulateur local dans le liquide extracellulaire.

Communication synaptique. Un neurone sécrète des molécules d'un neurotransmetteur dans la fente synaptique, l'espace étroit séparant la cellule qui communique et la cellule cible.

(a) Communication locale

(b) Communication à distance (hormonale). Des cellules endocrines spécialisées sécrètent des hormones dans les liquides corporels, généralement dans le sang. Celles-ci ciblent des cellules situées ailleurs dans l'organisme.

FIGURE 78. Communication intercellulaire animales.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

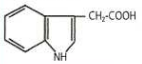
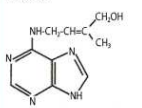
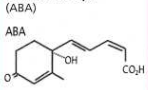
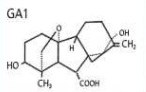
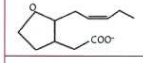
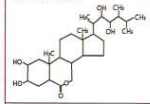
2. Les hormones végétales, agents de communication chez les Embryophytes

- On appelle « **hormone végétale** » ou « **facteur de croissance** » ***toute substance à fonction de communication intercellulaire chez les organismes végétaux***. Son transport s'effectue par **voie symplasmique**, par **voie apoplasmique** ou par les **sèves**.

Le terme d'**hormone** est parfois considéré comme **abusif** puisque, chez les Métazoaires, celui-ci fait référence à un **transport sanguin**.

- En anticipation sur d'autres chapitres, le tableau VII présente les **principales hormones des Angiospermes**.

TABLEAU VII. Principales hormones végétales. D'après MEYER *et al.* (2008).

Phytohormones	Biosynthèse et transport	Effets biologiques
Auxine (AIA : acide indolacétique) 	• Synthèse connue à partir du tryptophane, dans les feuilles jeunes, les primordiums et les graines en développement, mais d'autres voies de synthèse existent. • Transport polarisé de cellule à cellule et transport à longue distance par le phloème.	+ Élongation cellulaire caulinaire Activité cambiale Croissance des fleurs et des fruits Rhizogenèse (racines adventives) Dominance apicale – Élongation cellulaire racinaire Abscission Floraison de certaines espèces
Cytokinines (CK) Zéatine : 	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C5. • Les cytokinines sont des dérivés de l'adénine (ATP) avec un groupement isoprène en position N⁶. • Synthèse dans les tissus jeunes ou méristématiques (apex racinaires, bourgeons, cambium, graines en développement). • Transport par le xylème.	+ Croissance cellulaire des feuilles, des fruits, des bourgeons axillaires Division cellulaire, organogenèse Ouverture des stomates Floraison de certaines espèces – Sénescence foliaire Dominance apicale
Éthylène Gaz C_2H_4 $H_2C = CH_2$	• Synthétisé à partir de la méthionine dans les tissus sénescents ou soumis à un stress. • Transport par diffusion.	+ Maturation des fruits Abscission (feuille, fruit) Sénescence (feuille, fleur) Ouverture des fleurs – Élongation cellulaire caulinaire et racinaire
Acide abscissique (ABA) 	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C40. • L'ABA est un sesquiterpène synthétisé à partir des caroténoïdes du plaste (voie non mévalonique) dans les feuilles matures en réponse à des stress abiotiques, les tiges, les racines, les graines et fruits en développement). • Transport par le phloème et le xylème.	+ Induction et maintien de la dormance Fermeture des stomates Allocation des assimilats des feuilles aux graines en formation Synthèse de protéines de réserves dans les graines – Élongation cellulaire ; action antagoniste des gibbérellines
Gibbérellines Acide gibbérellique GA_1 	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C20. • Les GA sont des diterpènes cycliques • Synthèse dans la tige feuillée, les jeunes feuilles des bourgeons apicaux, les graines et les fruits en développement, les apex racinaires. • Transport par le xylème et le phloème.	+ Croissance et élongation cellulaire de la tige feuillée (montaison) Croissance des mutants nains Induction de la germination de graines Régulation de la consommation des réserves des graines de céréales Floraison de plantes de jours longs
Jasmonate 	• Dérivé volatile d'acides gras insaturés (acide linolénique). • Synthèse dans toutes les parties de la plante.	+ Synthèse de protéines de défenses Accumulation de protéines de réserves – Croissance des tiges, des racines, Germination des graines
Systémine Petit peptide (18 AA)	• Petit peptide produit dans les tissus blessés.	+ Défense systémique
Acide salicylique 	• Synthèse par la voie de l'acide shikimique. • L'acide salicylique est un composé phénolique.	+ Activation des gènes de défense contre les agents pathogènes Défense systémique Croissance racinaire
Brassinostéroïdes Brassinolides 	• Synthèse par la voie des terpènes à partir d'un précurseur en C30. • Les Brassinostéroïdes sont des hormones stéroïdes. • Présent dans le pollen, les graines immatures, les feuilles, les tiges, les racines et les fleurs.	+ Division et élongation cellulaires Élongation du tube pollinique Élongation de la tige feuillée Morphogenèse foliaire Production d'éthylène – Croissance et développement des racines Différenciation vasculaire
Polyamines Spermine $H_2N(CH_2)_3NH(CH_2)_4NH(CH_2)_3NH_2$ et putrescine $H_2N(CH_2)_4NH_2$	• La spermine est formée par la voie de synthèse de l'éthylène. • La putrescine est formée par décarboxylation de l'arginine et de l'ornithine. • Présentes dans toutes les cellules. Souvent conjuguées aux acides phénoliques.	+ Division cellulaire Tubérisation Initiation de racines et tiges adventives Embryogenèse Réaction d'hypersensibilité Floraison de certaines espèces – Sénescence des tissus

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CALLEN, J.-C. (2005). *Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1999).

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

VIGNAIS, P. (2001). *La Biologie des origines à nos jours. Une Histoire des idées et des hommes.* « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.

VIGNAIS, P. (2006). *Science expérimentale et connaissance du Vivant. La Méthode et les concepts.* « Grenoble Sciences », EDP Sciences, Les Ulis.

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**
*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :
Liste indicative.
° **Cellule acineuse du pancréas exocrine**
° **Cellule du parenchyme palissadique**
° **Chacun des organites** présentés avec leur **organisation précise**
° L'**endosymbiose** à l'origine des **organites semi-autonomes**
° Les **constituants du cytosquelette** (notamment **microtubules**, **centrioles**, **axonème**… **actine**…)
° Le **fonctionnement du réseau endomembranaire** de la cellule (**production et export de protéines**)
° Le **contrôle de l'activité** de la **CAP**
° Le principe de **l'expression de l'information génétique**
° Les **flux de matière / énergie / information** dans les cellules
° Le **modèle de la mosaïque fluide** (membranes)
° Les principaux **types de protéines des membranes**
° Les divers **types de transports transmembranaires** [y compris leur **cinétique** !] [Maîtriser la **loi de FICK / l'équation de NERNST**]
° **L'endocytose / l'exocytose**
° La **localisation du pancréas** et l'organisation du **tissu pancréatique**
° L'organisation du **tissu foliaire**
° La composition des **matrices extracellulaires** (tableau)
° L'organisation d'une **MECA typique**
° L'organisation de la **paroi végétale**
[Les mécanismes de **synthèse des composés pariétaux** → chapitre 20]
° Les **principaux types de jonctions intercellulaires**
° Les **plasmodesmes**
° Les différents types de **communications intercellulaires animales**

Vous devez en outre **savoir / pouvoir** [faire le lien avec le TP A1]
° Exploiter des **électronographies** des **types cellulaires** au programme
° Exploiter des **électronographies d'organites**
° Exploiter des **électronographies de cytosquelette** (savoir reconnaître/diagnoser un centriole, un axonème…)
° Exploiter des **électronographies ou autres micrographies** de **matrices extracellulaires**
° Exploiter des **résultats** issus d'expériences de **marquage radioactif** de type ***pulse-chase***
° Connaître les **techniques d'étude des cellules** présentées dans ce chapitre et dans le TP A1 : microscopie, ultracentrifugation, immunocytochimie…
° **Maîtriser parfaitement les différents types de tissus animaux et végétaux** (voir Compléments 3 et 4)

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme **1**
Introduction **1**

I. Deux cellules compartimentées soutenues par un cytosquelette **3**
A. Des compartiments partagés par les deux cellules **3**
1. Des organites « bimembranaires » (limités par une enveloppe) 3
a. Le noyau, lieu de stockage de l'information génétique (IG) 3
b. Les organites semi-autonomes et leur origine endosymbiotique 3
α. Les mitochondries, organites respiratoires 4
i. Des organites responsables de la respiration cellulaire 4
ii. Origine endosymbiotique des mitochondries 4
iii. Proposition d'un scénario 5
β. Les plastes, une particularité des cellules végétales 5
2. Le cytosol ou hyaloplasme, milieu fondamental de la cellule contenant des ribosomes 5
3. Les organites limités par une seule membrane 6
a. Le réticulum endoplasmique rugueux (RER) = réticulum endoplasmique granuleux (REG), lieu de repliement des protéines sécrétées ou membranaires 6
b. Le réticulum endoplasmique lisse (REL), lieu de synthèse de lipides 7
c. Les dictyosomes ou appareil de Golgi, lieu de modifications et de tri protéiques 7
d. Les péroxysomes 8
B. Les lysosomes, compartiments propres à la cellule animale **8**
C. Des compartiments propres à la cellule végétale **8**
1. Les chloroplastes, organites semi-autonomes et « bimembranaires » réalisant notamment la photosynthèse 8
a. Structure et fonction 8
b. Origine endosymbiotique 9
c. Existence d'autres types fonctionnels de plastes dans des cellules autres que la CPP 11
2. La vacuole, compartiment aux multiples fonctions 12
D. Le cytosquelette, armature protéique de la cellule **13**
1. Des constituants variés 13
2. Principales fonctions du cytosquelette 14

II. Une compartimentation dynamique qui autorise les échanges : deux cellules traversées par des flux **16**
A. Des flux de matière **16**
1. Mise en évidence du flux sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique : les expériences de Palade (1960) 16
2. Importance de la polarité cellulaire dans le flux sécrétoire 17
3. Un contrôle des flux de matière : le contrôle de l'activité sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique [flux d'information !] 18
4. Généralisation : flux de matière dans les cellules 18
B. Des flux d'énergie **19**
1. Une production catabolique d'ATP dans les deux types de cellules 19
2. Une production photosynthétique de métabolites dans la CPP 19
C. Des flux d'information **19**
1. Un flux génétique 19
2. Un flux d'informations issues de stimuli extérieurs à la cellule 19
D. Bilan **20**

III. Une compartimentation et des échanges permis par les membranes biologiques 21
A. Les membranes, des mosaïques fluides qui délimitent cellules et compartiments 21
1. La structure en mosaïque des membranes 21
a. Mise en évidence de la structure en mosaïque des membranes par cryofracture-cryodécapage 21
b. Organisation et composition des membranes biologiques 22
c. Principales fonctions des protéines membranaires 23
2. La fluidité membranaire 23
a. Mise en évidence de la fluidité membranaire 23
b. Mécanismes et modulabilité de la fluidité membranaire 24
3. L'asymétrie membranaire 24
B. Des membranes qui autorisent des flux traversants de matière : les échanges transmembranaires 25
1. Définition 25
2. Une perméabilité sélective des membranes 25
3. Typologie des transports transmembranaires 25
4. Les transports passifs de solutés 25
α. Notion de transport passif 25
β. Typologie des transports passifs 25
γ. Cinétique des transports passifs 26
i. La diffusion simple et la diffusion facilitée par canal présentent une cinétique linéaire en conditions physiologiques et obéissant à la loi de Fick 26
ii. La diffusion facilitée par perméase présente une cinétique saturable 27
5. Les déplacements transmembranaires d'eau : l'osmose 27
a. Définition 27
b. Sens de déplacement de l'eau 27
c. Un déplacement suivant des potentiels hydriques décroissants 27
d. Conséquences biologiques de l'osmose en conditions hypo-, iso- et hypertoniques 28
α. Définitions de ces conditions 28
β. Conséquences sur les cellules animales 28
γ. Conséquences sur les cellules végétales 28
6. Les transports actifs de solutés 29
a. Notion de transport actif et cinétique de saturation 29
b. Typologie des transports actifs 29
C. Des membranes qui permettent le déplacement de compartiments : le trafic vésiculaire 30
1. Des déplacements permis par des protéines motrices et le cytosquelette 30
2. L'exocytose, fusion d'une vésicule avec la membrane plasmique 30
3. L'endocytose, formation d'une vésicule par invagination de la membrane plasmique 31
4. La notion de bourgeonnement 31
D. Des membranes qui participent aux relations intercellulaires 31

IV. Deux cellules intégrées structuralement et fonctionnellement dans un organisme pluricellulaire 32
A. Deux cellules impliquées dans des fonctions de nutrition et intégrées dans des tissus eux-mêmes constitutifs d'organes 32
1. La CAP, cellule épithéliale cubique sécrétrice d'enzymes digestives 32
2. La CPP, cellule parenchymateuse chlorophyllienne à fonction photosynthétique 33
B. Deux cellules associées à une matrice extracellulaire 34
1. Notion de matrice extracellulaire 34
2. La lame basale, une matrice extracellulaire animale (MECA) 35
a. Constitution et organisation des matrices extracellulaires animales typiques 35
b. Des matrices extracellulaires animales produites par des fibroblastes 35
c. D'autres matrices animales 35
3. La paroi, matrice extracellulaire végétale 36
a. Composition et organisation 36
b. Mise en place et synthèse 37
c. Différenciation et diversification 37
4. Comparaison des matrices extracellulaires animales et végétales 40
C. Une cohésion des tissus assurée par des jonctions et/ou la matrice 40
1. Dans les cellules animales : des jonctions cellule-cellule et cellule-matrice 40
a. Des jonctions cellule-cellule 40
b. Des jonctions cellule-matrice : les hémidesmosomes 43
c. Existence de jonctions transitoires, notamment impliquées dans les communications intercellulaires et le développement 43
2. Dans les cellules végétales : pas de jonctions sauf les plasmodesmes et une cohésion assurée par le duo turgescence vacuolaire-paroi 45
D. Des cellules au fonctionnement contrôlé et coordonné par des communications intercellulaires 45
1. Typologie des communications intercellulaires chez les Métazoaires 45
a. La juxtacrinie, communication entre cellules adjacentes 45
b. La paracrinie, communication à courte distance par un facteur diffusif 45
c. L'endocrinie (communication hormonale), communication par une hormone transportée par le sang 45
d. La communication nerveuse 45
2. Les hormones végétales, agents de communication chez les Embryophytes 45

Références 46
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 47
Plan du chapitre 47

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en septembre 2015 • Dernière actualisation : août 2017.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : http://tanguyjean.businesscatalyst.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.