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

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 1. Organisation fonctionnelle de la cellule eucaryote
>> Cours <<

Chapitre 1

Les cellules eucaryotes, unités structurales et fonctionnelles des organismes

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
1.1 Les cellules, des unités structurales et fonctionnelles	Ce chapitre a pour but de caractériser les cellules eucaryotes des organismes pluricellulaires, de montrer leur spécialisation et leur fonctionnement intégré. La comparaison avec la cellule eubactérienne souligne les spécificités de l'état eucaryote. Les exemples seront choisis dans les règnes animal et végétal, en lien avec les chapitres de biologie des organismes. À partir d'un nombre réduit d'exemples, la relation structure-fonction des cellules différenciées est décrite.
[Une référence à la cellule eubactérienne est présente >> voir le cours de Biotechnologies, le chapitre 1bis de SVT ainsi que le plan comparatif cellule eubactérienne-cellule eucaryote]	
Les cellules eucaryotes contiennent une information génétique nucléaire et cytoplasmique. Les chromosomes nucléaires, linéaires, sont une association entre ADN et protéines : la chromatine. Le génome des eucaryotes comprend une part variable de séquences non codantes selon les espèces.	- décrire l'organisation de la chromatine et mettre en relation les associations ADN/protéines avec ses variations de condensation de la chromatine - distinguer les notions de séquences codantes et non codantes et appréhender leur importance relative. - établir un lien entre le chromosome bactérien et le génome des organites semi-autonomes. **Limite** : ces aspects sont présentés sans démonstration expérimentale. **Liens** : 1.3 [chapitre 4. La biosynthèse des ARN et protéines : l'expression génétique], 1.5 [chapitre 6. Le cycle cellulaire et la vie des cellules]
La cellule eucaryote est compartimentée et structurée par le cytosquelette.	- présenter de façon synthétique la diversité des compartiments en grandes familles structurales et fonctionnelles - mettre en évidence la coopération fonctionnelle entre compartiments - présenter l'organisation des filaments du cytosquelette - présenter le cytosquelette comme un système dynamique **Lien** : Les différents rôles du cytosquelette seront précisément abordés dans plusieurs autres items du programme.
La cellule est traversée par des flux de matière, d'énergie et d'information. Une partie de ces flux passe par la membrane cellulaire ou les systèmes membranaires internes.	- associer différents processus à des flux traversant les cellules Limite : Les mécanismes associés à ces flux (ex : synthèse protéique, conversion et transfert d'énergie, etc) sont simplement cités ; ils sont développés dans d'autres paragraphes du programme.
Les cellules animales et végétales présentent à la fois des similitudes et des différences.	- comparer une cellule « animale » et une cellule « végétale » - trier et organiser les principales idées extraites de cette comparaison
La présence, l'importance quantitative et la répartition de certains compartiments sont à l'origine de la spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules eucaryotes. Cette spécialisation est issue d'un processus de différenciation.	- caractériser une cellule différenciée, notamment par comparaison avec une cellule souche **Liens** : 3.3 [chapitre 17. Le développement embryonnaire animal], 3.4 [chapitre 18. Le développement post-embryonnaire des Angiospermes] **Limite** : Le concept est présenté ici à son niveau le plus simple et en s'appuyant sur les connaissances acquises au lycée.
Dans un organisme pluricellulaire, un grand nombre de cellules sont associées entre elles et reliées à des matrices extracellulaires. Ces liaisons assurent la cohérence de la plupart des tissus.	- associer l'état pluricellulaire à la spécialisation cellulaire et à la présence de dispositifs d'adhérence - montrer l'universalité de la présence de matrice extracellulaire
L'activité de la cellule est intégrée dans le fonctionnement global de l'organisme à travers les échanges spécialisés ou non qu'elle réalise et le contrôle exercé sur son activité.	**Liens** : 1.2 [chapitre 2. Les membranes biologiques et leurs fonctions], 1.3 [chapitre 3. La synthèse des constituants moléculaires des cellules eucaryotes ; chapitre 4. La biosynthèse des ARN et protéines : l'expression génétique], 1.4 [chapitre

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 on trouve des exceptions comme les 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- (***constitués d'une seule cellule***) ou pluricellulaires (***constitués de nombreuses cellules***).

La **plupart des 'procaryotes'** sont **unicellulaires** et **non compartimentés**, mais nous verrons que ces points peuvent être clairement **nuancés** au **chapitre 1bis**. Nous renvoyons du reste surtout au **cours de Biotechnologies** pour les Eubactéries.

Au sein des **cellules eucaryotes**, le programme invite à distinguer le **type « animal »** et le **type « végétal (cholorophyllien) »** que l'on doit comparer ; cette comparaison est effectuée tout au long du chapitre. Le **premier type de cellule** sera examiné au travers principalement de l'exemple de la **cellule acineuse exocrine du pancréas** de Mammifères alors que le **second** aura pour support principal la **cellule du parenchyme foliaire palissadique** d'Angiospermes Eudicotylédones. D'**autres types cellulaires** complèteront ce cours, notamment dans la dernière partie.

Notons que, tant que les **Animaux** chez les **Angiospermes**, les **organismes** sont **pluricellulaires**, ce qui implique :

- Une **organisation en tissus**, **organes**, *etc.* (revoir le complément 1) et une **coopération** ainsi qu'une **coordination de l'activité** des cellules ;
- Un processus de **développement** qui a permis, ***à partir d'une cellule originelle issue de la fécondation et qu'on appelle zygote, de produire toutes les cellules d'un organisme adulte***. Les cellules subissent alors un processus de différenciation, c'est-à-dire qu'elles ***acquièrent des caractéristiques structurales et fonctionnelles propres qui permettent leur spécialisation fonctionnelle***.

Comment s'organise et fonctionne la cellule eucaryote ? Comment la spécialisation fonctionnelle s'articule-t-elle avec l'intégration dans un organisme ?

Ce chapitre est à mettre en lien avec les **TP 1.1**, **1.2** et **2.5**.
Vous devez en outre connaître les **principaux types de tissus** existant chez les **Mammifères** (voir **Complément 3**) et chez les **Angiospermes** (voir **Complément 4**)

Avertissements

- Ce chapitre ne peut pas être compris pleinement sans la **maîtrise des connaissances de bases** qui seront vues en **biochimie** et en **biologie moléculaire** dans le cadre de l'enseignement de **Biotechnologies**. Le **Complément 2** peut aussi vous aider en ce sens.
- Ce **chapitre** pose des **bases** et des **jalons** qui **serviront tout au long des deux années** ; sa **bonne maîtrise** est **cruciale** pour votre réussite en SVT. Beaucoup de **points** seront du reste **étayés plus tard**, dans d'autres chapitres.

I. Les cellules eucaryotes, des cellules hautement compartimentées et soutenues par un cytosquelette

A. La compartimentation, une division du volume cellulaire à l'origine d'une spécialisation fonctionnelle des zones cellulaires

Capacités exigibles	✓ **Présenter** de façon synthétique la diversité des compartiments en grandes familles structurales et fonctionnelles. ✓ **Mettre en évidence** la coopération fonctionnelle entre compartiments. ✓ **Comparer** une cellule « animale » et une cellule « végétale ». ✓ **Trier** et **organiser** les principales idées issues de cette comparaison.

- On appelle **compartiment cellulaire** un ***volume à l'intérieur d'une cellule délimité par une membrane***. Un **organite** est ***constitué d'un ou plusieurs compartiments***.

1. Mise en évidence par des études microscopiques (surtout ultrastructurales)

- Les **techniques d'étude des cellules** sont à connaître dans leur principe (voir fiche technique : techniques d'observation et d'étude des cellules).
- Si la **microscopie optique** permet parfois d'observer **certains organites** (noyau, vacuole, chloroplastes…), la ***structure fine des cellules à un niveau de précision supérieur au microscope optique*** (**ultrastructure**) a surtout été comprise par la **microscopique électronique** (voir fiche technique + TP 1.1 et TP 1.2).

2. Des cellules comprenant typiquement trois zones : noyau, cytoplasme, membrane plasmique

- 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** : ***portion cellulaire comprenant 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** (masc.) : ***structure qui délimite la cellule et assure les échanges entre la cellule et le milieu extracellulaire***.

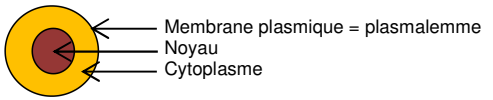
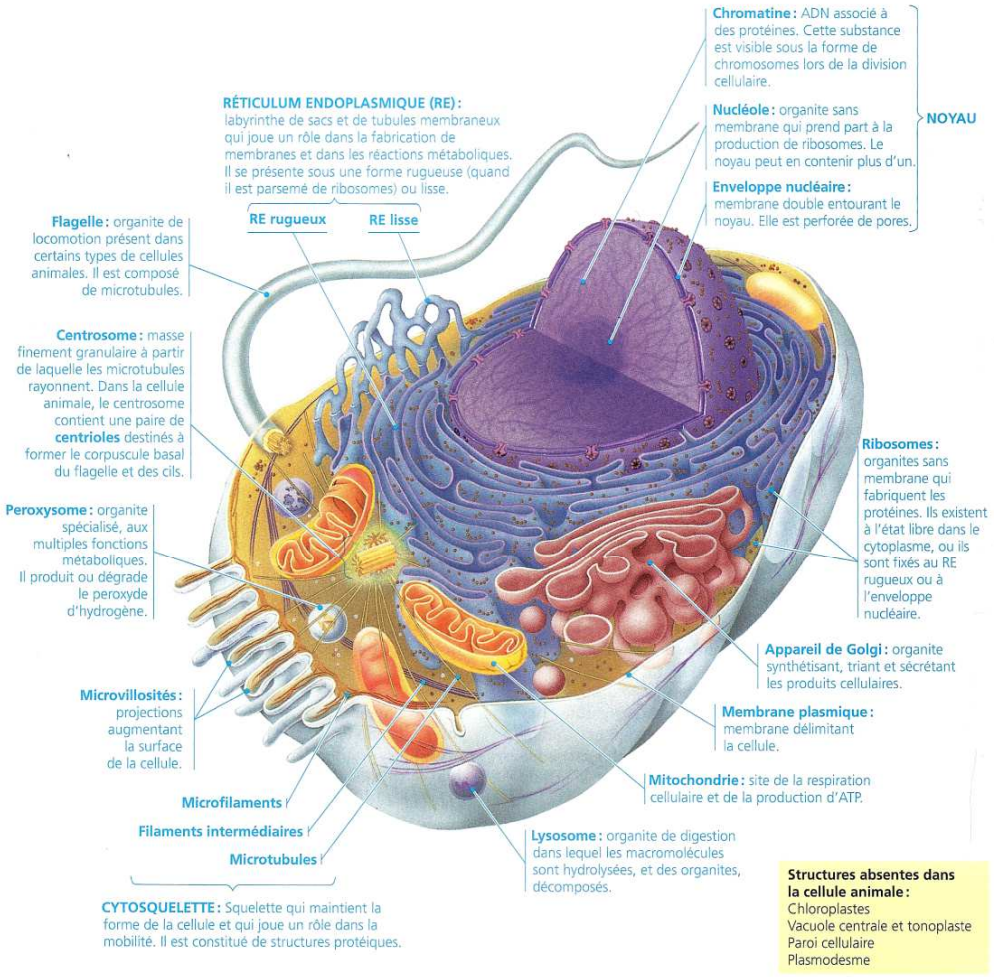


FIGURE 1. Zonation fondamentale de la cellule eucaryote.

3. Vue d'ensemble d'une cellule animale : cas général et exemple de la cellule acineuse pancréatique (CAP) de Mammifères

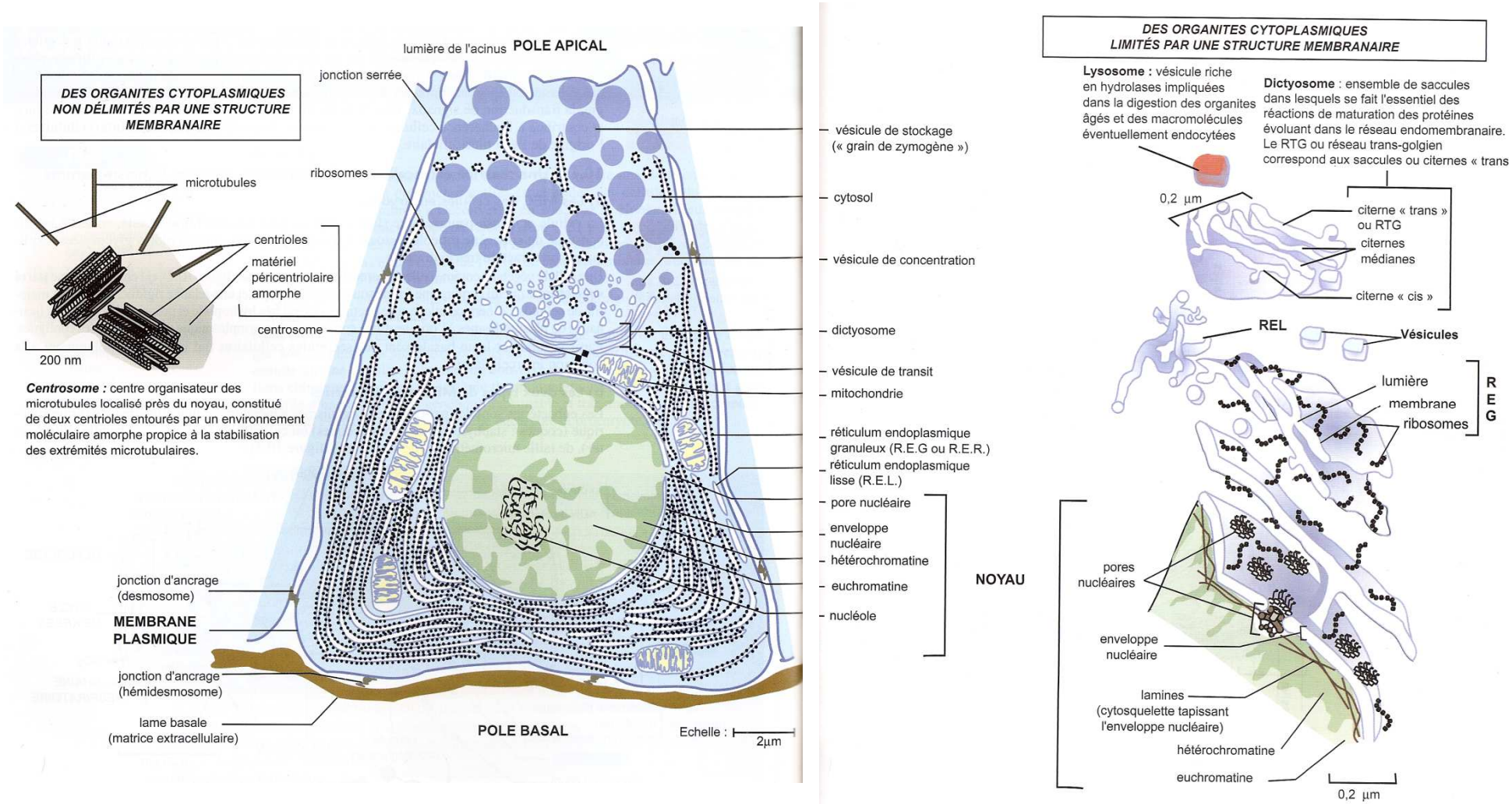
- Pour se **localiser** (*et même s'il ne faudrait pas faire une telle partie artificielle dans une synthèse un jour de concours*), on propose une **vue d'ensemble** d'une **cellule animale idéalisée** (figure 2), et un cas de **cellule modérément différenciée** : la **cellule acineuse du pancréas (CAP) exocrine** de **Mammifères** (figure 3) que nous exploiterons de nombreuses fois dans ce cours.



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

À vous de jouer !	Comment s'organise la cellule acineuse pancréatique ?	
Savoirs à construire	Organisation d'une cellule animale	
Savoir-faire sollicité	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à faire		
▪ *En utilisant les informations données en cours, les observations réalisées lors du TP 1.1 et les schémas projetés, **proposez** une schématisation simplifiée de l'organisation fondamentale d'une cellule acineuse pancréatique (CAP).*		

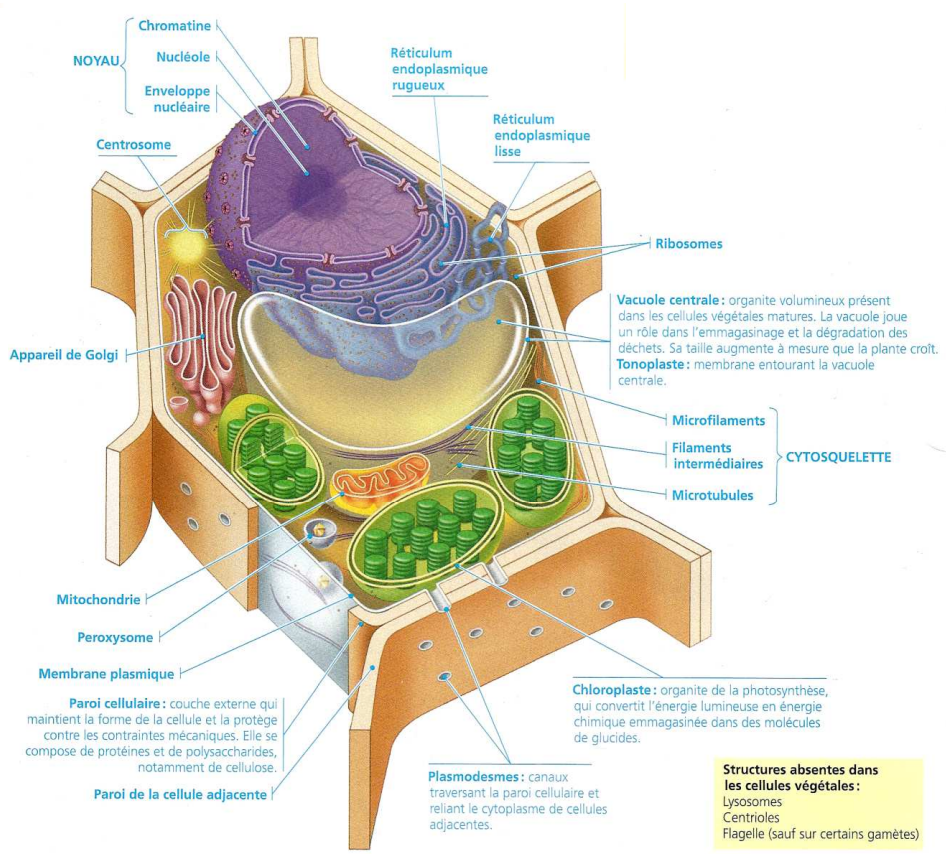


Notez d'emblée la **polarité structurale** (***répartition des organites polarisée***).

FIGURE 3. Cellule acineuse du pancréas (CAP) exocrine de Mammifères : organisation.
À produire par l'étudiant. Version corrigée d'après PEYCRU *et al.* (2013).

4. Vue d'ensemble d'une cellule végétale chlorophyllienne : cas général et exemple de la cellule du parenchyme palissadique (CPP) d'Angiospermes

- Pour se **localiser** (*et même s'il ne faudrait pas faire une telle partie artificielle dans une synthèse un jour de concours*), on propose une **vue d'ensemble** d'une **cellule végétale idéalisée** (figure 4), et un cas de **cellule modérément différenciée** : la **cellule du parenchyme palissadique (CAP)** d'**Angiospermes Eudicotylédones** (figure 5) que nous exploiterons de nombreuses fois dans ce cours.



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 4. Cellule végétale schématique. D'après CAMPBELL & REECE (2004).
Les structures avec une légende étayée correspondent aux structures propres aux cellules végétales.

À vous de jouer !	Comment s'organise la cellule parenchymateuse palissadique ?	
Savoirs à construire	Organisation d'une cellule végétale	
Savoir-faire sollicité	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à faire		
▪ *En utilisant les informations données en cours, les observations réalisées lors du TP 1.1 et les schémas projetés, **proposez** une schématisation simplifiée de l'organisation fondamentale d'une cellule du parenchyme palissadique (CPP).*		

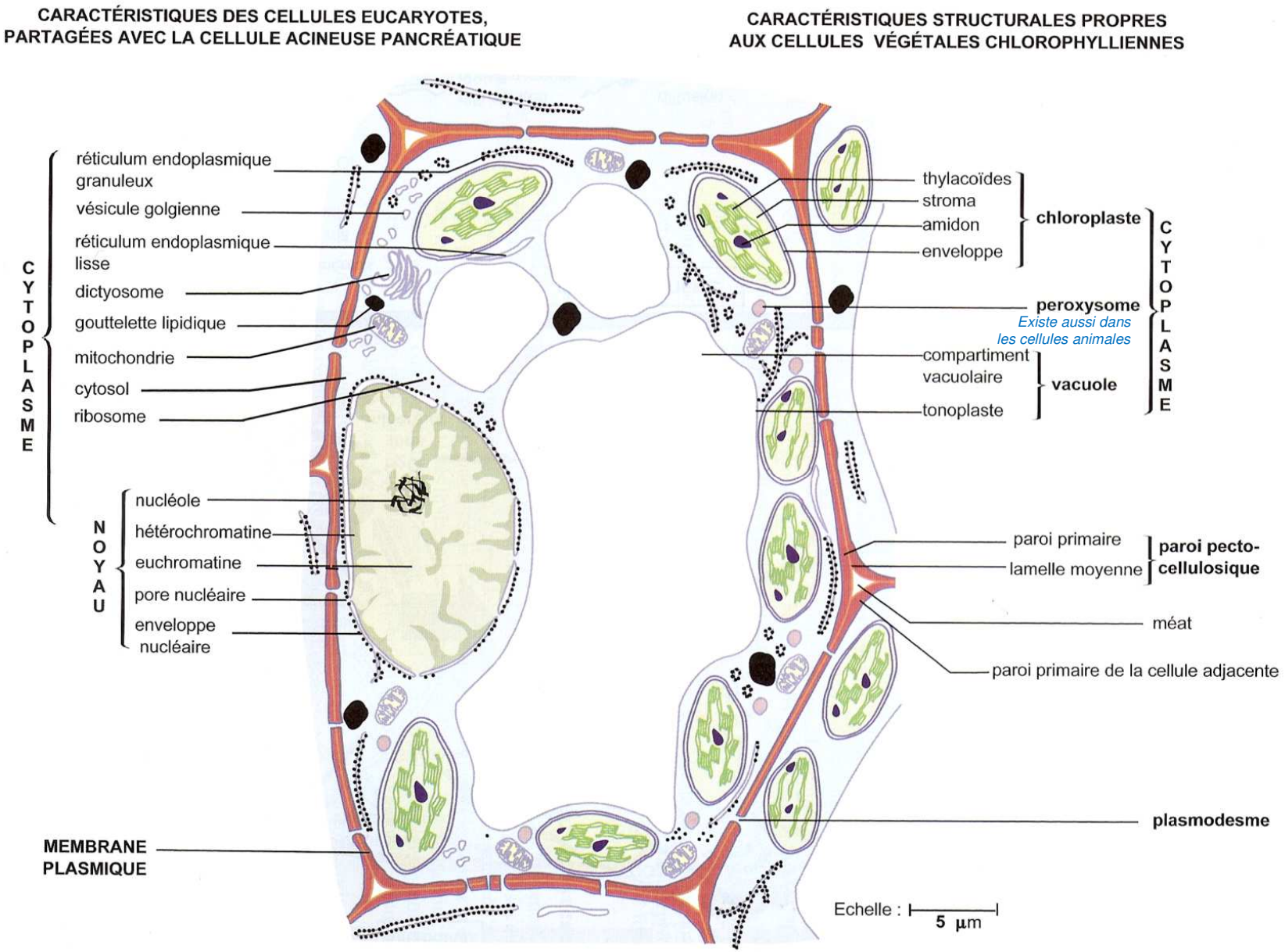


FIGURE 5. Cellule du parenchyme palissadique (CPP) d'Angiospermes : organisation.
À produire par l'étudiant. Version corrigée d'après PEYCRU *et al.* (2013).

5. Des compartiments globalement regroupés en organites : les principaux organites d'une cellule eucaryote

- Dans cette partie, nous effectuons conjointement la **présentation des organites** et la **comparaison entre cellule animale et cellule végétale**.

a. Un compartiment dominant qui n'est pas un organite : le cytosol ou hyaloplasme, liquide fondamental de la cellule contenant des ribosomes

- Le **cytosol (= hyaloplasme)** 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).

Le **cytosol** est parfois improprement appelé « ~~cytoplasme~~ » mais c'est **abusif** ; le **cytoplasme** est rigoureusement ***l'ensemble constitué par le cytosol ET tous les organites à l'exception du noyau***.

- Les **ribosomes** (figure 6) sont des ***complexes ribonucléoprotéiques (= composés d'ARN et de protéines) qui synthétisent les 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 ».

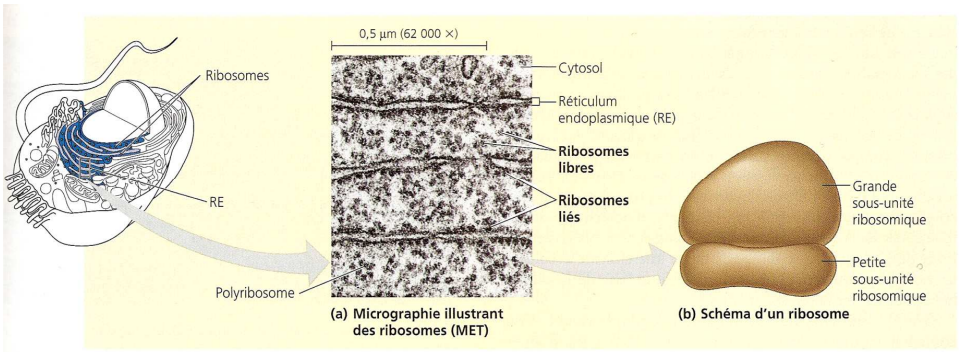
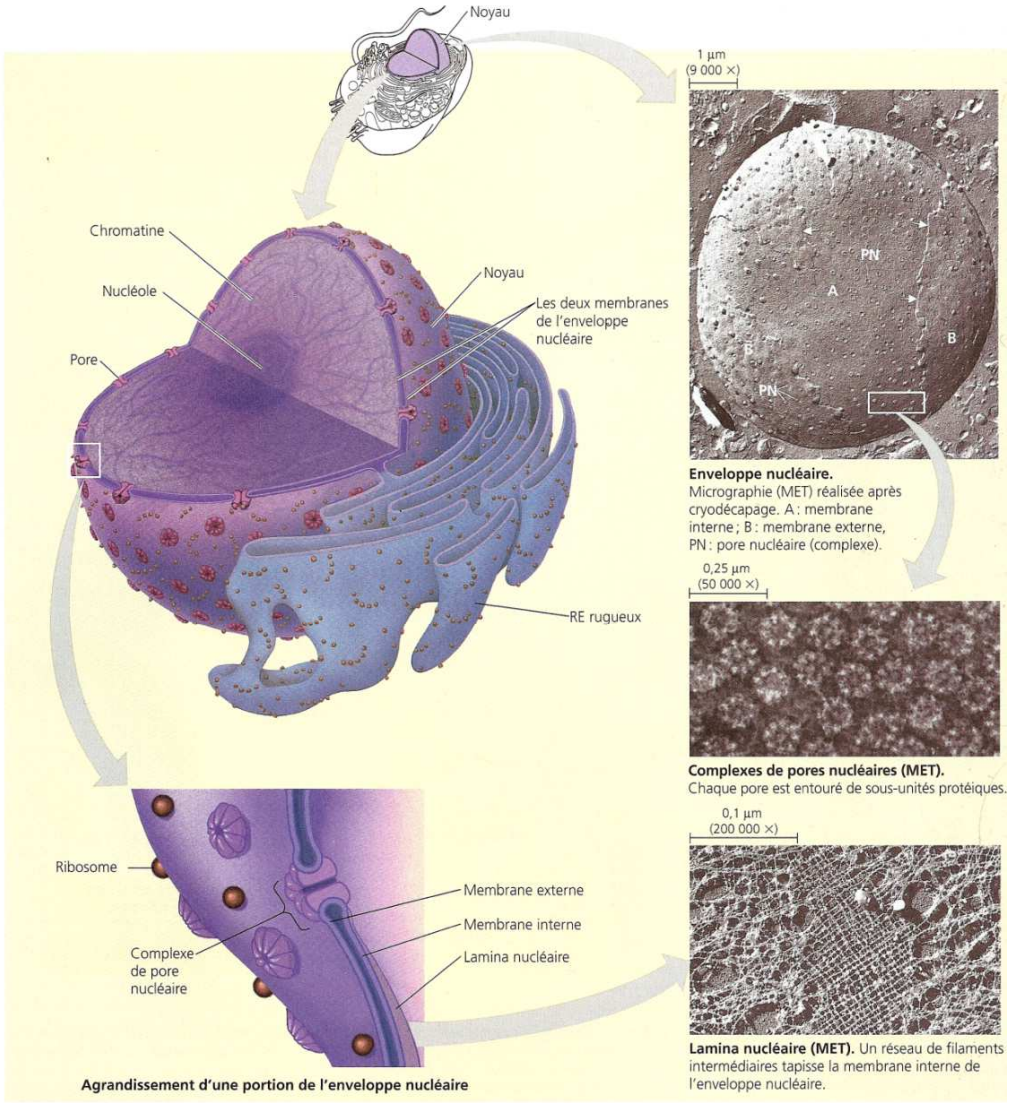


FIGURE 6. Les ribosomes. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

b. Les organites communs aux cellules animales et végétales

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

- Le **noyau** (figure 7) 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**.



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

Une cellule sans noyau (ex. hématie) 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** (voir plus loin), 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 (appartenant au 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**.

β. Les mitochondries, organites semi-autonomes assurant la respiration cellulaire

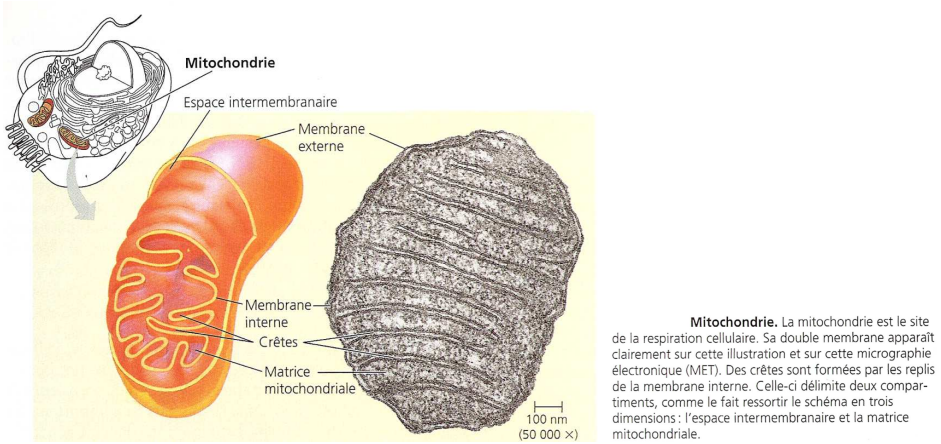
i. Des organites responsables de la respiration cellulaire

- Les **mitochondries** (figures 8-9) sont des ***organites pluricompartimentés limités par une enveloppe et 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 5 (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 8. Une mitochondrie. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

ii. Des organites semi-autonomes

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

iii. 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.*

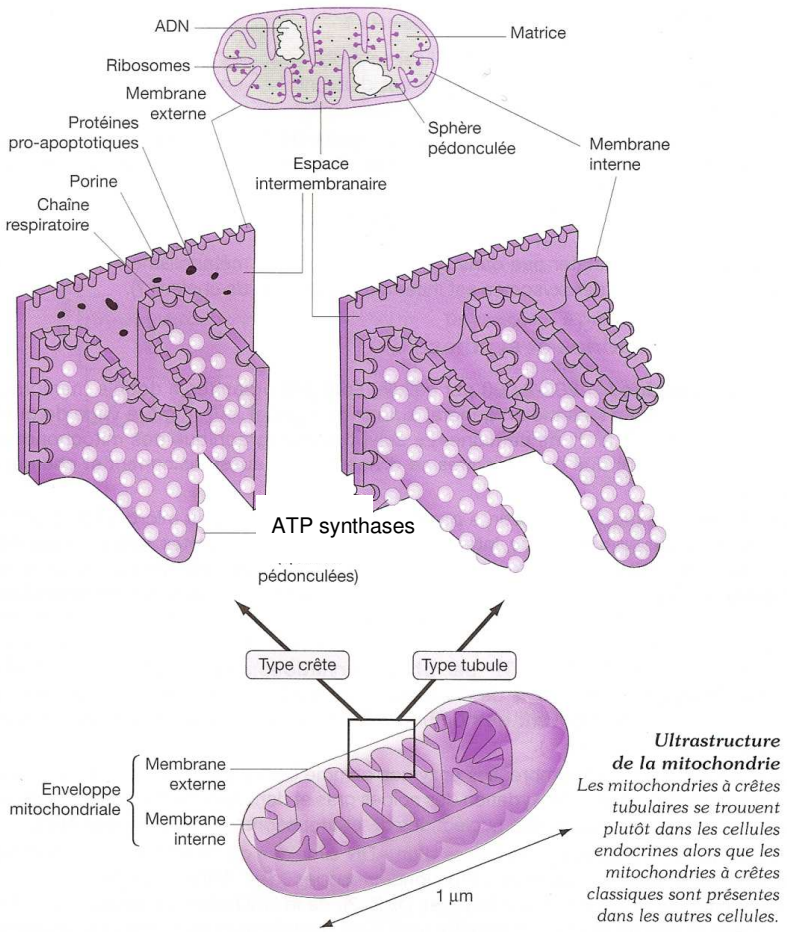


FIGURE 9. Ultrastructure de mitochondrie. D'après BREUIL (2007).

iv. Proposition d'un scénario

- L'**endosymbiose** (figure 10) 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**.

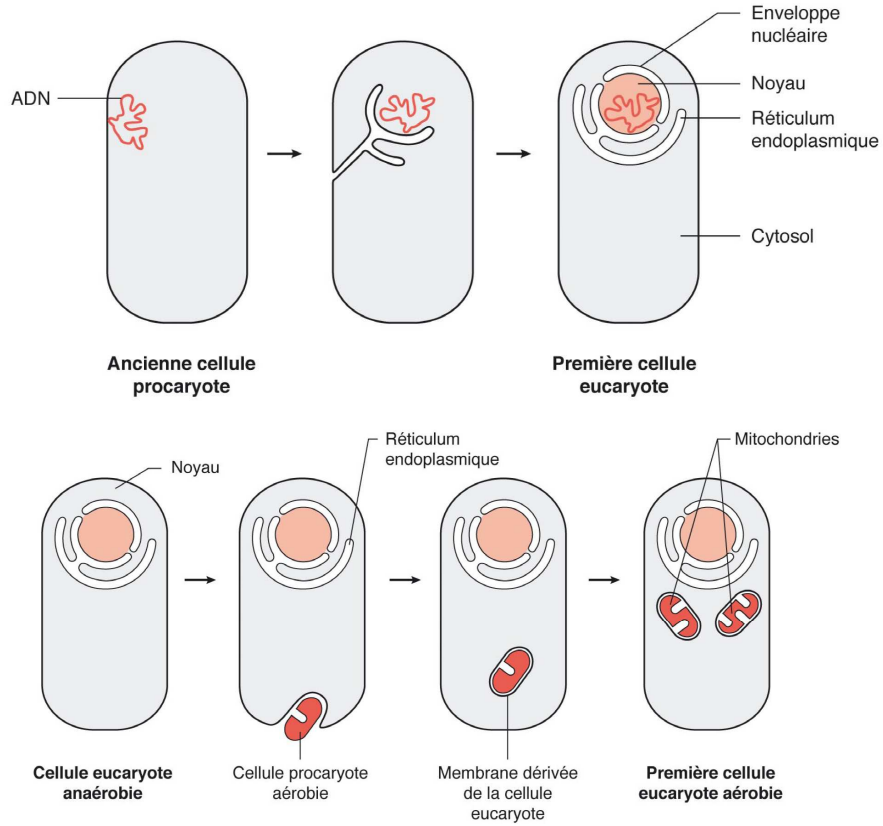


FIGURE 10. Endosymbiose mitochondriale : un scénario. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

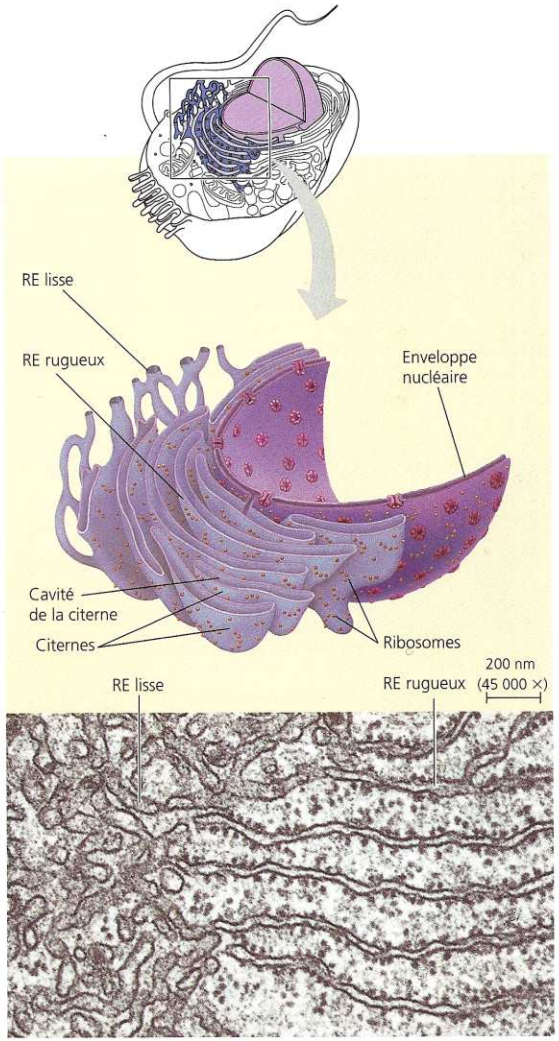
γ. Le réticulum endoplasmique rugueux (RER) = réticulum endoplasmique granuleux (REG), lieu de repliement des protéines sécrétées ou membranaires

- Structure (figure 11) : ***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 4)

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***.



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

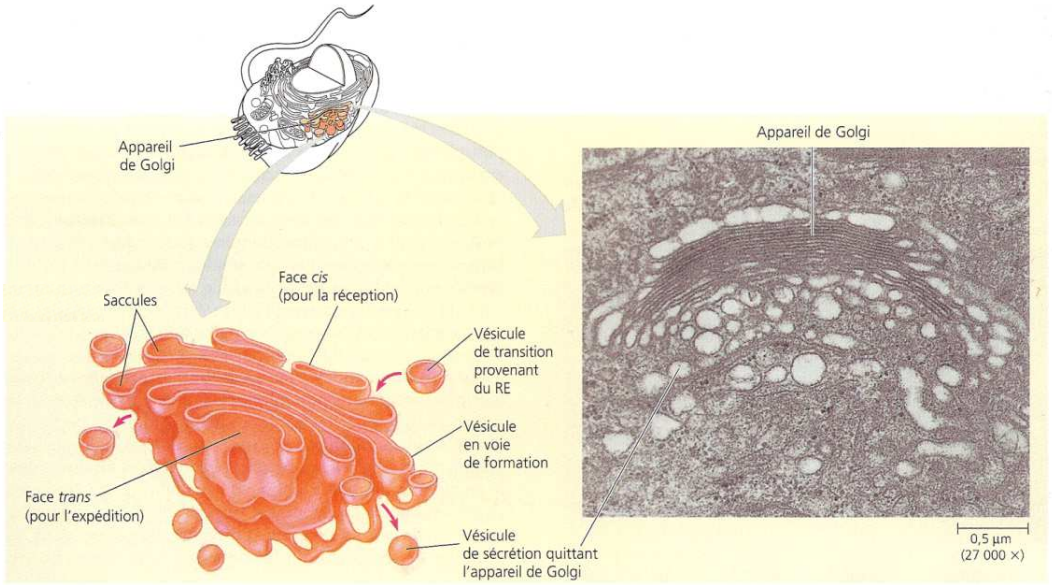
- Fonction : ***lieu de maturation* (en l'occurrence surtout repliement) des protéines membranaires et des protéines destinées à la sécrétion****.
  * **Maturation d'une protéine** = ***ensemble des transformations que subit une chaîne polypeptidique juste après sa synthèse jusqu'à devenir une protéine 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***.

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

- Structure (figure 11) : ***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 des membanes*** (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**.

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



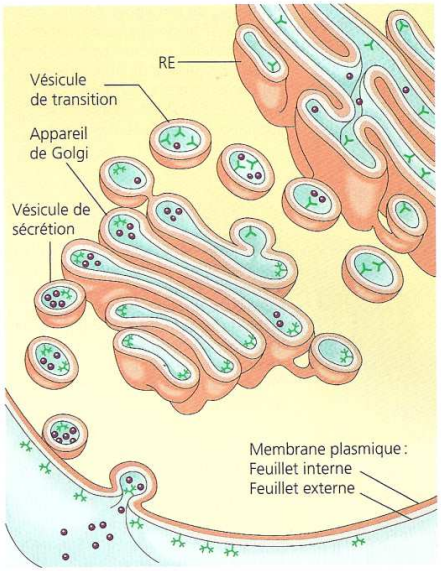
Appareil de Golgi. L'appareil de Golgi est formé de piles de saccules membraneux et aplatis qui ne sont pas reliés en réseau, contrairement aux citernes du RE. Il reçoit les vésicules de transition provenant du réticulum endoplasmique, modifie les matières qu'elles contiennent et les emmagasine en attendant 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 12. Un dictyosome. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Un **dictyosome** (figures 12-14) 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***.



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**.

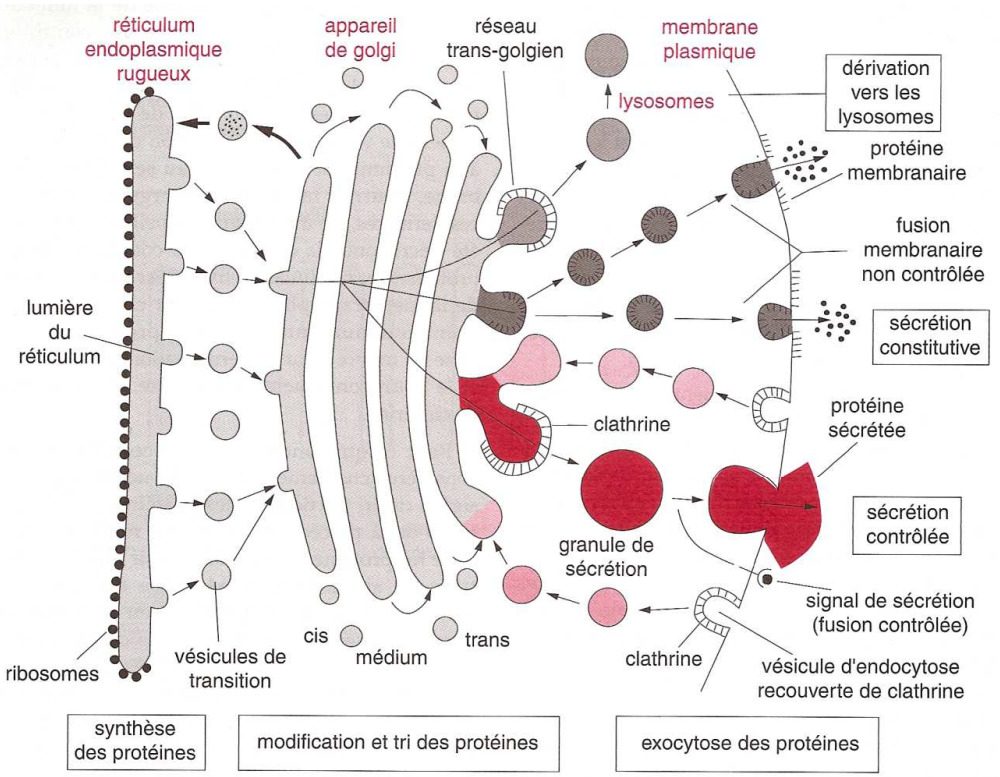
Le **passage** d'un saccule d'un dictyosome à un autre se fait par des **vésicules** également.

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 13. 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).

- En réalité, les **protéines transitant par l'appareil de GOLGI** peuvent (figure 14) :
  - 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 14) :
- La **sécrétion constitutive** est ***spontanée et régulière***, ***compensée par une endocytose compensatoire*** (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**.



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.

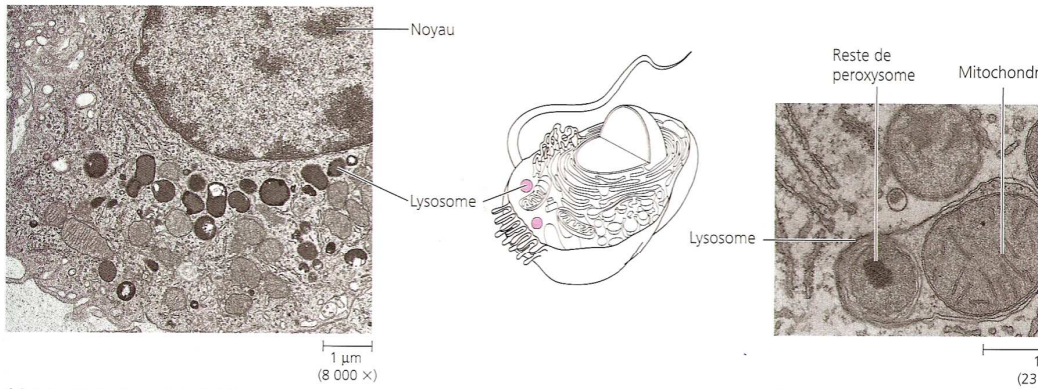
FIGURE 14. Appareil de Golgi et flux vésiculaire. D'après CALLEN (2005).

ζ. 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 réactives d'oxygène**, notamment le **peroxyde d'hydrogène H_2O_2**. Les péroxysomes interviennent également dans la **photorespiration** (chapitre 5 – *hors programme*).

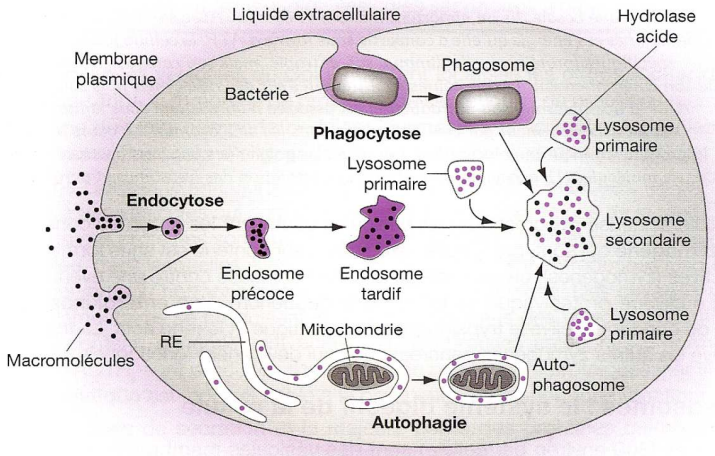
Chez les 'plantes', on trouve dans certaines cellules des **glyoxysomes** qui sont des ***péroxysomes particuliers***. S'y déroule le **cycle glyoxylique** ou **cycle du glycolate**, une ***variante du cycle de KREBS impliquée dans la production anabolique de glucose néoformé à partir d'acides gras***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

c. Les lysosomes, compartiments propres à la cellule animale dégradant des molécules d'origine extracellulaire ou des constituants intracellulaires



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 peroxysome (MET).

FIGURE 15. Les lysosomes. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



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

- Les **lysosomes** (figure 15) 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.***
- Les **lysosomes** permettent la **digestion du contenu des vésicules d'endocytose** (figure 16), **détruisent certains déchets** ainsi que **certaines molécules toxiques** ou encore des **organites endommagés** (figure 16) (*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*).
- *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**.*

- Sans être vraiment des organites, **on ne trouve pas, dans les cellules d'Angiospermes, d'expansions cytoplasmiques telles que des ~~flagelles~~ ou des ~~villosités~~**.
- Des **cellules flagellées** existent toutefois chez **d'autres groupes végétaux** (on peut penser aux **anthérozoïdes** de nombreuses Embryophytes par exemple – voir TP 5.3).

d. Des compartiments propres à la cellule végétale

α. Les chloroplastes, organites semi-autonomes réalisant notamment la photosynthèse

i. Structure et fonction

- Les **chloroplastes** (figure 17) sont des ***organites semi-autonomes dans lesquels se réalisent la photosynthèse et de nombreuses réactions anaboliques.***

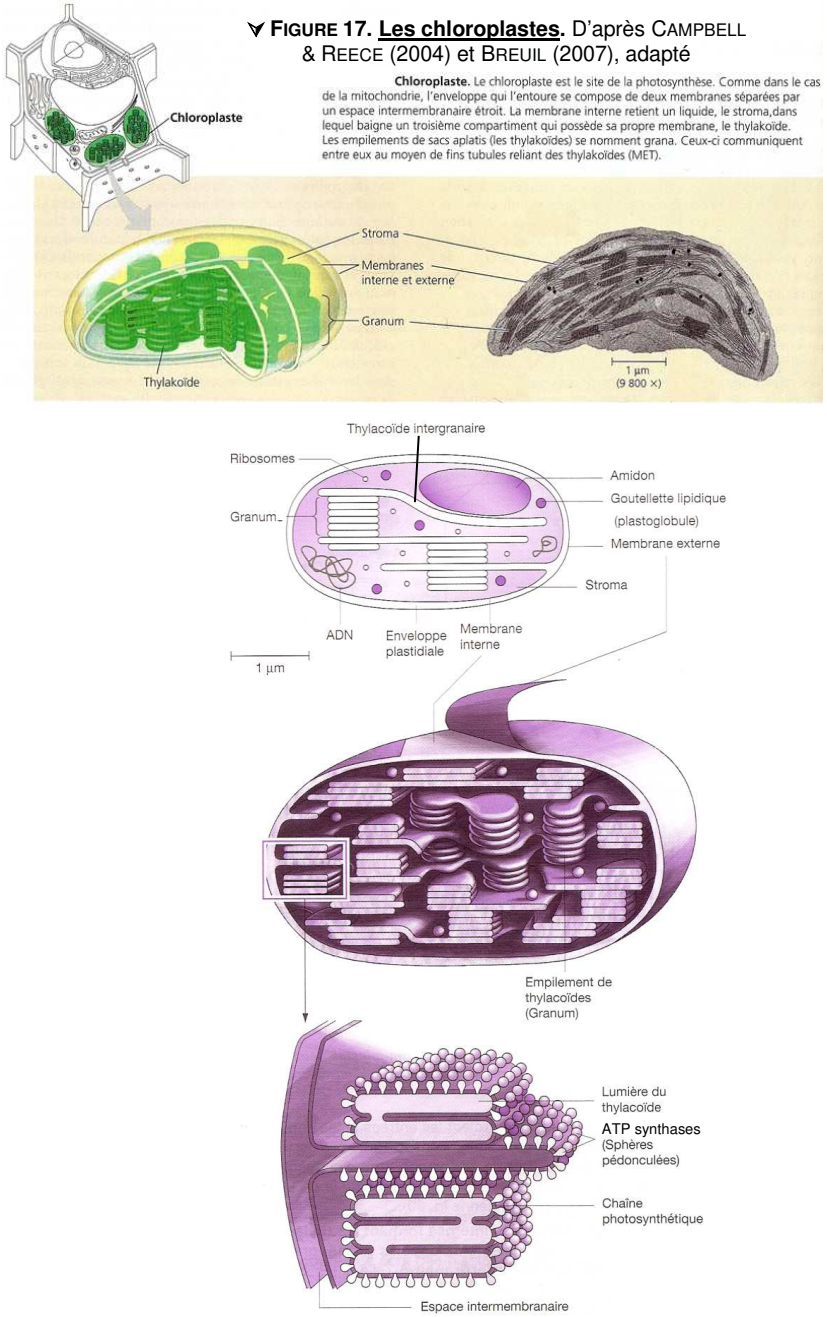
Voir chapitre 5 (métabolisme)

- 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).

ii. Origine endosymbiotique

- À partir d'**arguments semblables à ceux évoqués pour les mitochondries** et d'**autres arguments** (encadré A), 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 B – cf. TP 5.3) : **l'endosymbiose** a donc alors porté sur un **Eucaryote déjà photosynthétique** (dont le plaste était lui-même issu d'une endosymbiose primaire – voir figure c de l'encadré B).

⩛ FIGURE 17. Les chloroplastes. D'après CAMPBELL & REECE (2004) et BREUIL (2007), adapté



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

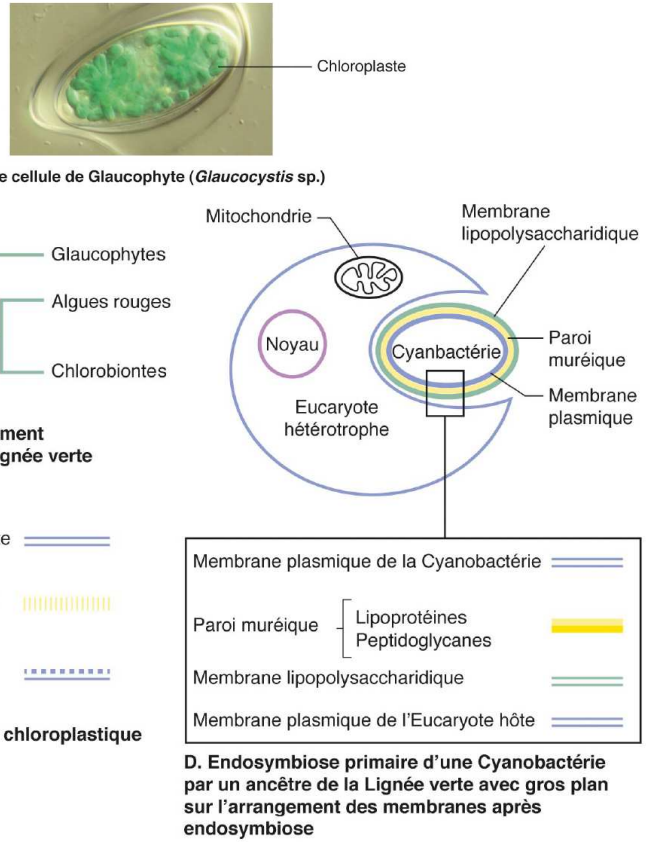


FIGURE a. Glaucophytes et endosymbiose primaire dans la Lignée verte.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

➢ 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 B — Les plastes, une convergence chez les Eucaryotes

(Anticipation sur le TP 5.3)

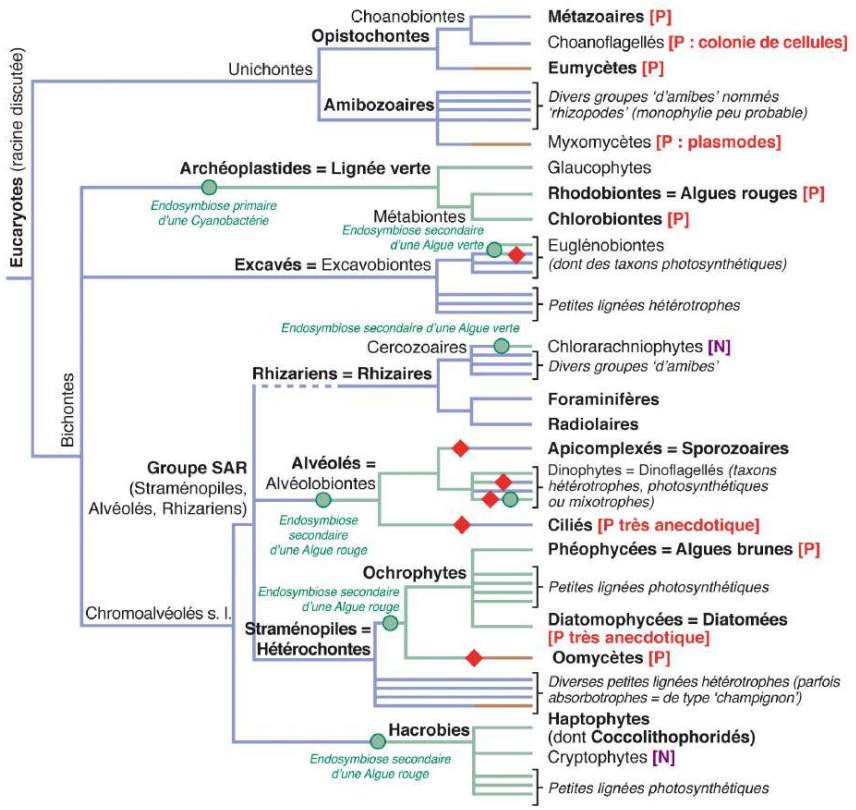


FIGURE a. Arbre phylogénétique des Eucaryotes avec positionnement des événements de plastidisation. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

➢ 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.*

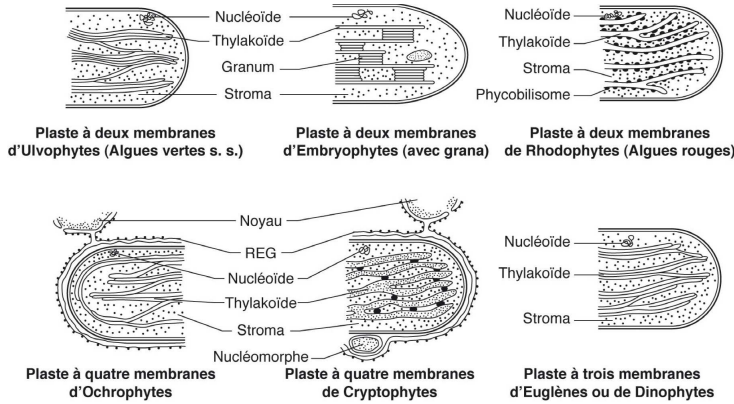


FIGURE b. Ultrastructures simplifiées de plastes. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

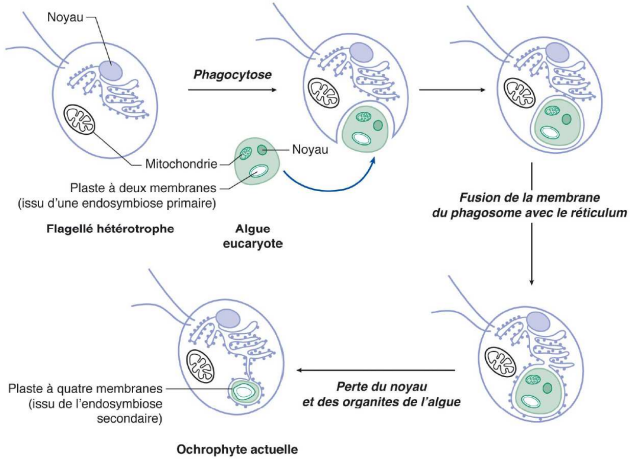


FIGURE c. Une endosymbiose secondaire : cas des Ochrophytes. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

β. L'existence d'autres types fonctionnels de plastes dans des cellules autres que la CPP

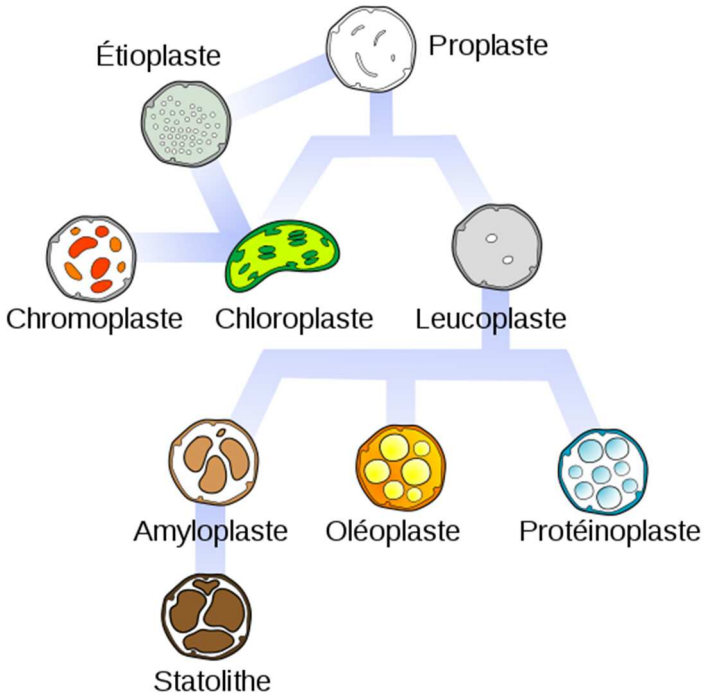


FIGURE 18. Diversité fonctionnelle des plastes chez les Angiospermes. *Wikipédia* (septembre 2015). Le terme de **leucoplaste** (du gr. *leucos*, blanc) renvoie à tous les plastes non pigmentés.

- 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** (figure 18) :
  - 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].

γ. La vacuole, compartiment aux multiples fonctions

- La **vacuole** (figure 19) 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***.

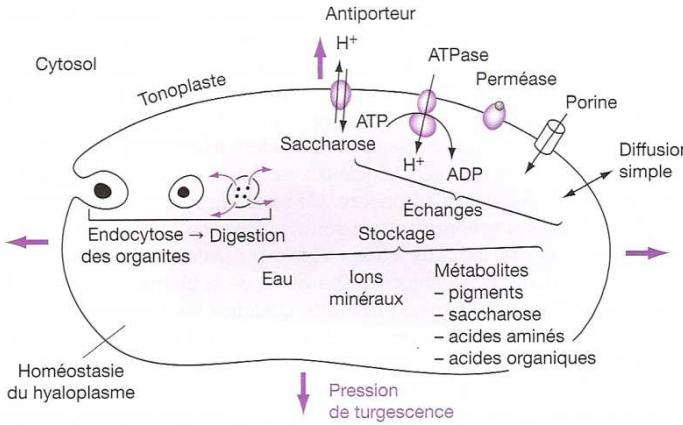


FIGURE 19. La vacuole. D'après BREUIL (2007)

- 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 :

- Maintien 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 chapitre 2 (Membranes) + voir TP 1.1.

- **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…

Bilan (adapté du programme)	✓ La **cellule eucaryote** est **compartimentée**. ✓ Les **cellules animales** et **végétales** présentent des **similitudes** (nombreux organites en communs) et des **différences** (structures propres).

À vous de jouer !	Bilan : quels organites composent une cellule eucaryote ?	
Savoirs à construire	Organites d'une cellule eucaryote animale ou végétale	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Tableau + schémas	

Travail à faire

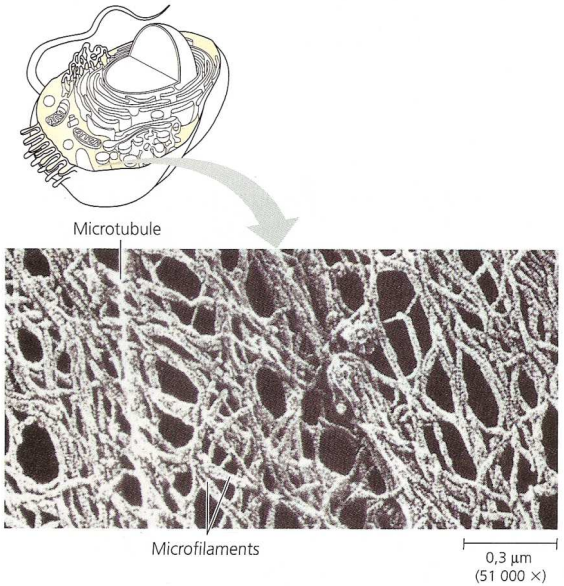
- *En utilisant les informations de la partie I-A, **réalisez** un **tableau bilan** résumant les caractéristiques des **principaux organites de la cellule eucaryote**. Votre tableau (à annexer au présent chapitre) sera réalisé à la main OU à l'ordinateur et comprendra quatre entrées :*
  - *Structure cellulaire*
  - *Organisation*
  - *Fonction*
  - *Schéma (à réaliser à la main impérativement)*

  *NB Vous préciserez si les **structures** sont présentes dans les **cellules animales et végétales**, ou seulement dans **un type cellulaire**.*

B. Le cytosquelette, une armature protéique qui structure la cellule et participe à son dynamisme

Capacités exigibles	✓ **Présenter** l'organisation des filaments du cytosquelette. ✓ **Présenter** le cytosquelette comme un système dynamique ✓ **Comparer** une cellule « animale » et une cellule « végétale ». ✓ **Trier** et **organiser** les principales idées issues de cette comparaison.

- Le **cytosquelette** (figure 20) 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.

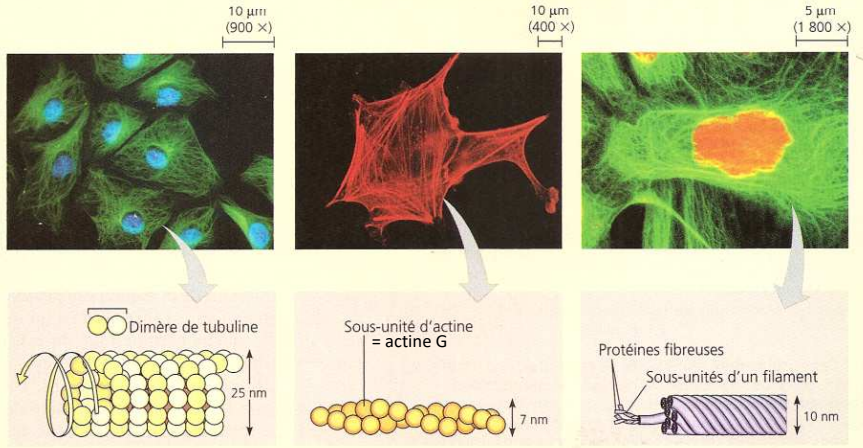
FIGURE 20. Le cytosquelette (MEB). D'après CAMPBELL & REECE (2004).

1. Des constituants variés : microtubules, filaments intermédiaires, microfilaments

- 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**.

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

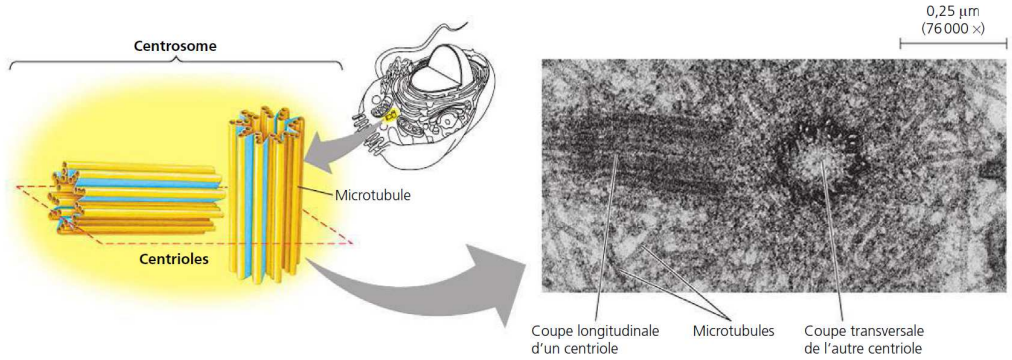
Propriétés	Microtubules	Microfilaments	Filaments intermédiaires
Structure	Cylindres creux; paroi formée de 13 colonnes de tubuline	Deux brins d'actine entortillés	Diverses protéines fibreuses enroulées de façon à former un gros câble (ou une superhélice)
Diamètre	25 nm hors tout dont 15 nm de diamètre 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.

>> 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 21) (*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. Il n'y a **pas de centrioles**.

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**.



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

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

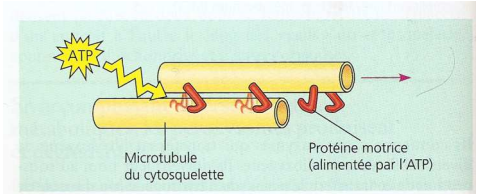
Les **filaments intermédiaires** sont **peu présents chez les 'plantes'** à l'exception des **lamines nucléaires**. On les trouve chez les **Métazoaires**.

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

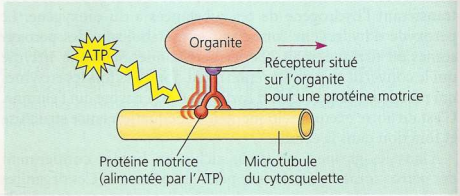
2. Le cytosquelette, acteur du dynamisme cellulaire : principales fonctions du cytosquelette

Voir les parties du programme concernées.

- 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).
- **Motilité** de la cellule (figure 22) : *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 22) :
  - *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 23).

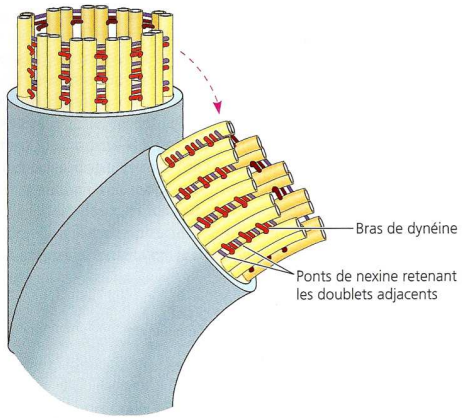


(a) Les protéines motrices fixées sur un microtubule (ou sur un microfilament) font glisser ce dernier sur les microtubules voisins, ce qui permet entre autres choses, le mouvement des cils et des flagelles. Lors de la contraction musculaire, les protéines motrices déplacent des microfilaments plutôt que des microtubules.



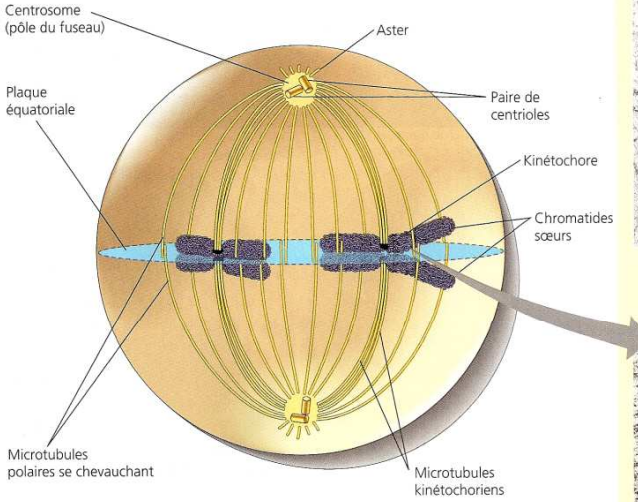
(b) Les protéines motrices fixées à des récepteurs situés sur des organites font glisser ces derniers le long de microtubules ou, parfois, de microfilaments. C'est ainsi que des vésicules remplies de neurotransmetteurs migrent vers l'extrémité des axones.

Protéines motrices et cytosquelette. Les molécules motrices sont des protéines qui interagissent avec les microtubules et les microfilaments du cytosquelette, créant un mouvement. Elles modifient leur conformation grâce à un apport d'ATP : elles bougent de l'arrière vers l'avant, et ainsi de suite, à la manière de bras microscopiques. À chaque glissement, la protéine motrice se détache du microtubule ou du microfilament et se fixe à un autre endroit situé plus en avant.



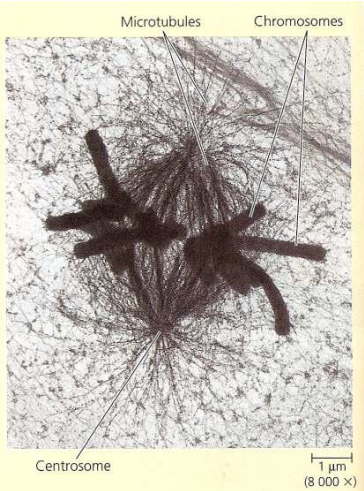
Rôle de la dynéine dans le mouvement des cils et des flagelles. Alimentés par de l'ATP, les bras de dynéine d'un doublet de microtubules s'attachent sur le doublet voisin, exercent une traction, se détachent, puis recommencent ce cycle. Le déplacement linéaire des doublets est limité par la présence de ponts de nexine et de ponts radiaires. Au lieu de s'allonger, le cil ou le flagelle fléchit. Pour plus de clarté, les deux microtubules centraux et les ponts radiaires n'ont pas été illustrés.

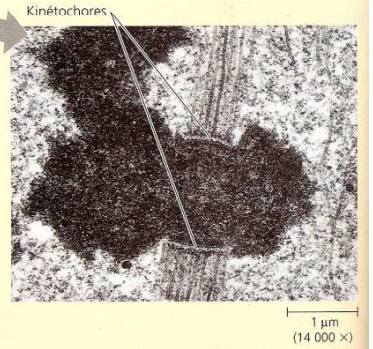
FIGURE 22. Cytosquelette et mobilité. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



(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.

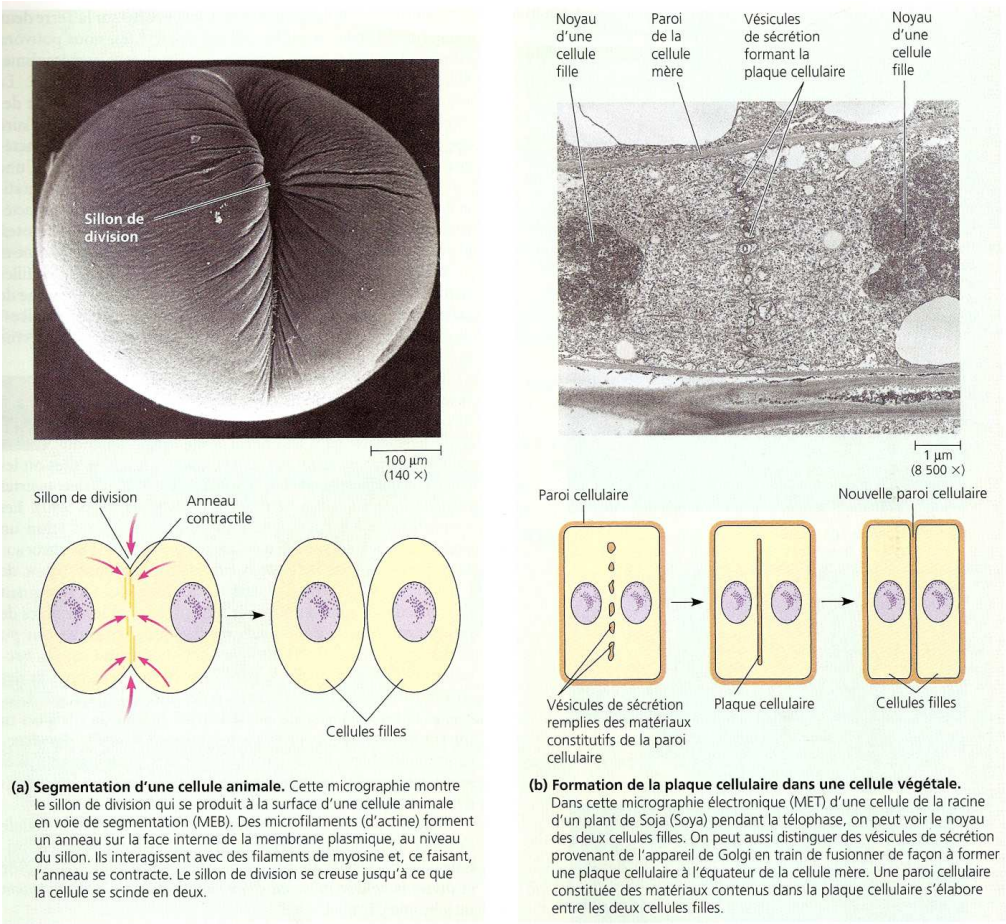




(b) Plaque équatoriale et kinétochores. Dans la micrographie du haut, on voit nettement le fuseau de division, ainsi que les chromosomes alignés sur la plaque équatoriale. Dans la micrographie du bas, remarquez que les kinétochores des deux chromatides sœurs d'un chromosome font face aux extrémités opposées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

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

FIGURE 23 (1/2). Cytosquelette et division cellulaire. 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 23 (2/2). Cytosquelette et division cellulaire. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

À vous de jouer !	Bilan : quelles sont les caractéristiques des constituants du cytosquelette ?	
Savoirs à construire	Microtubules, filaments intermédiaires, microfilaments	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Tableau + schémas	
Travail à faire		
▪ *En utilisant les informations de la partie I-B, **réalisez** un **tableau bilan** résumant les caractéristiques des **principaux constituants du cytosquelette**. Votre tableau (à annexer au présent chapitre) sera inspiré du tableau I et comprendra quatre entrées :* ° *Structure* ° *Fonctions principales* ° *Schéma (à la main) !*		

Bilan (adapté du programme)	✓ La **cellule eucaryote** est structurée par un **cytosquelette** qui participe à son **dynamisme**.

II. Une compartimentation dynamique qui autorise les échanges : des 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**.

Capacités exigibles	✓ **Mettre en évidence** la coopération fonctionnelle entre compartiments. ✓ **Associer** différents processus à des flux traversant la cellule.

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, interpréter, raisonner, mettre en relation des données	
Travail à effectuer		
▪ *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 :

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 la **fiche technique sur les méthodes d'observation et d'étude des cellules.**

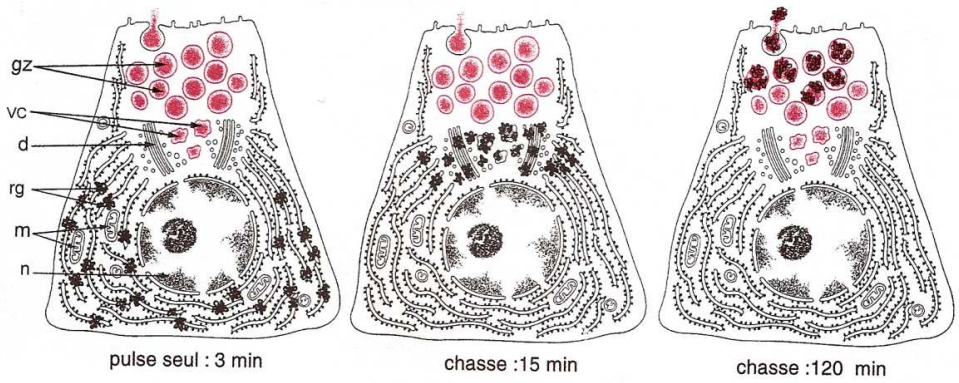
ENCART TECHNIQUE

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



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

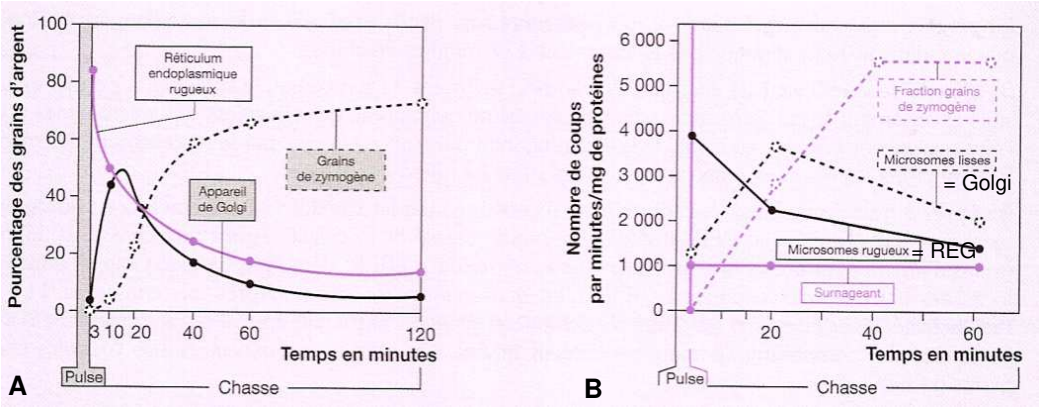


FIGURE 26. Localisation de la radioactivité par compartiments (à gauche par comptage de grains d'argent : à droite par dosage de radioactivité après ultracentriguation).
Les microsomes correspondent au RE et les grains de zymogènes sont les vésicules de sécrétion contenant les précurseurs d'enzymes pancréatiques. 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

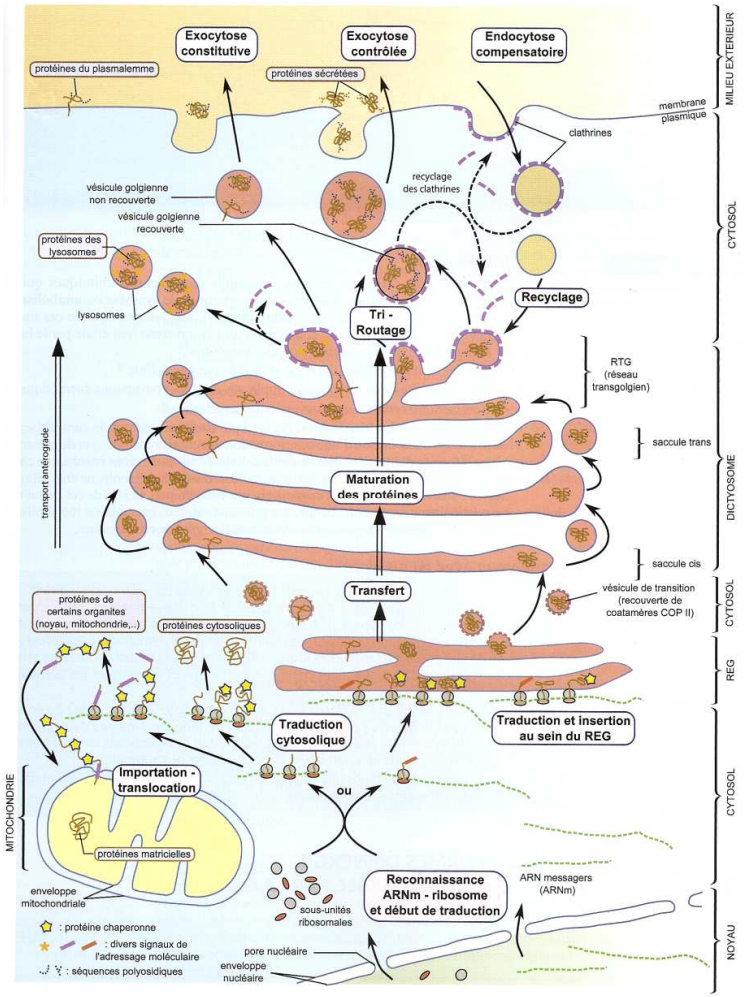


FIGURE 27. Compartimentation et fonctionnement polarisés de la cellule acineuse pancréatique. *Ce schéma est centré sur le trajet et l'adressage des protéines.*
D'après PEYCRU *et al.* (2013).

- 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 (figure 27) :

- ***Incorporation des AA dans les protéines au <u>pôle basal</u>*** : 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 **<u>partie centrale</u> de la cellule**.
- ***Stockage et exocytose des vésicules de sécrétion*** au **<u>pôle apical</u>** au niveau duquel les **grains de zymogènes** participeront à la formation du **suc pancréatique** qui pourra s'écouler par la lumière.

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

- La CAP (figure 28) 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 ***<u>coopération</u>*** et une ***<u>inter-activation des cellules d'un même tissu entre elles</u>***.

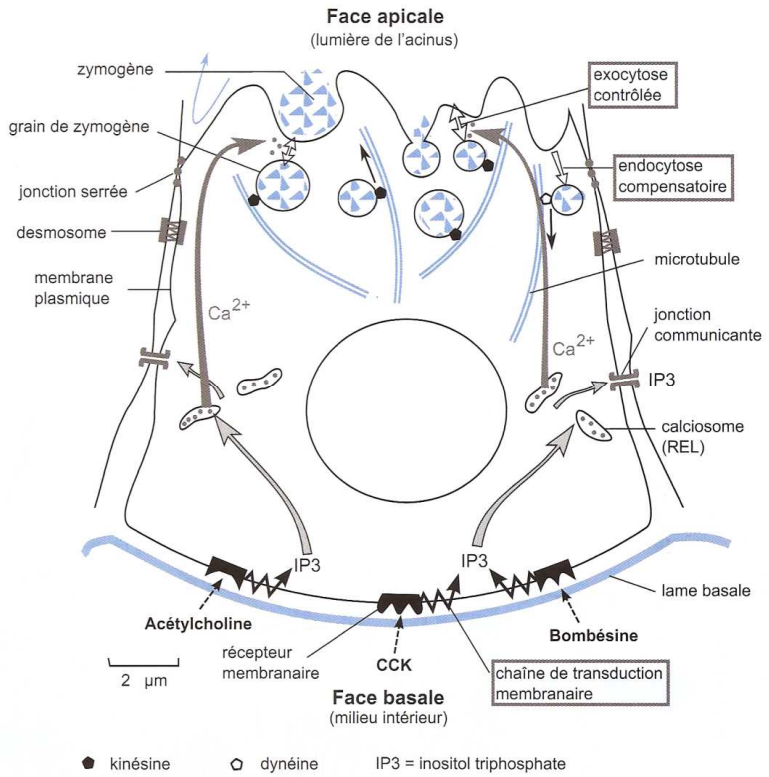


FIGURE 28. <u>Contrôle « externe » de l'activité de la cellule acineuse pancréatique</u>.
D'après PEYCRU *et al.* (2010*a*).

On trouvera aussi, dans ce schéma, 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**.

4. Généralisation : les 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 chapitre 2 (Membranes)

- Pour un bilan : voir les figures bilan à la fin.

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 29).

Voir chapitre 5 (Métabolisme)

- 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)…

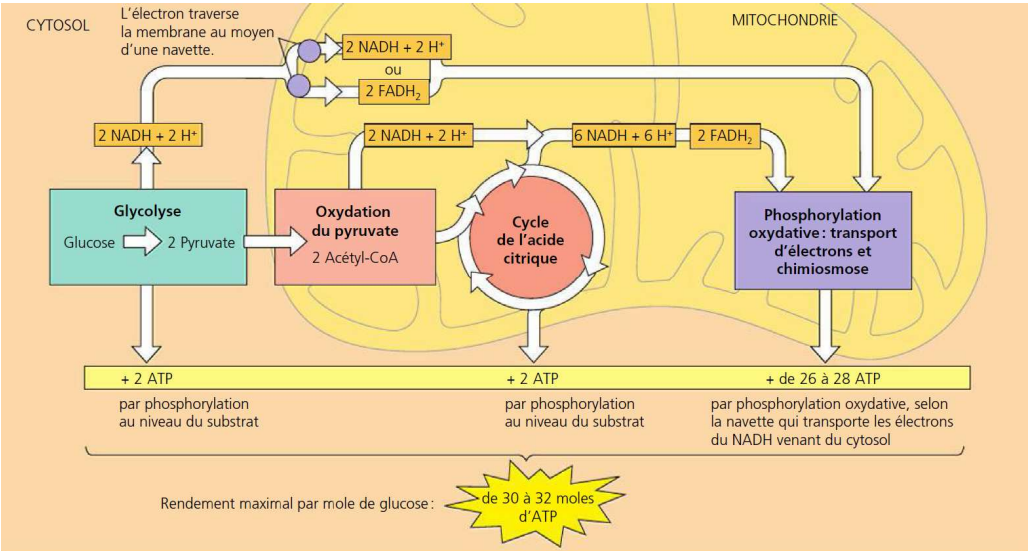


FIGURE 29. Une vision simplifiée du catabolisme.
D'après CAMPBELL *et al.* (2012). Voir chapitre 5 (TB2).

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 30). 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 chapitre 5 (Métabolisme)

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 $[CH_2O]$.)

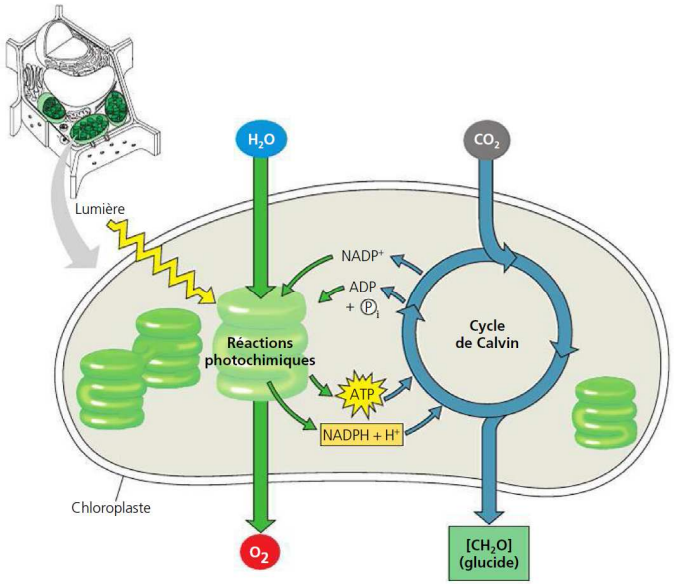


FIGURE 30. Une vision synthétique de la photosynthèse végétale.
D'après CAMPBELL *et al.* (2012). Voir chapitre 5 (TB2).

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).

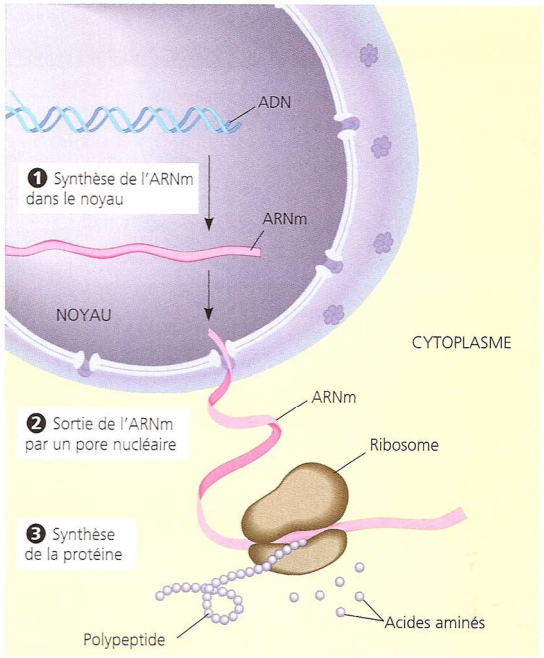
Voir le chapitre 4 (Expression génétique)

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**.



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

D. Bilan : les principaux flux dans une cellule eucaryote

- Les figures 32 et 33 proposent une vision synthétique des flux traversant les cellules eucaryotes proposées à notre étude.

À vous de jouer !	Quels sont les principaux flux dans une cellule eucaryote ?	
Savoirs à construire	Flux de matière / d'énergie / d'information dans la CAP et la CPP	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner les informations utiles dans un support	
	▪ Analyser, interpréter, raisonner, mettre en relation des données	
Travail à effectuer		
▪ *À partir des données vues précédemment, **proposez** un schéma-bilan des flux de matière, d'énergie et d'information dans la CAP et dans la CPP.*		

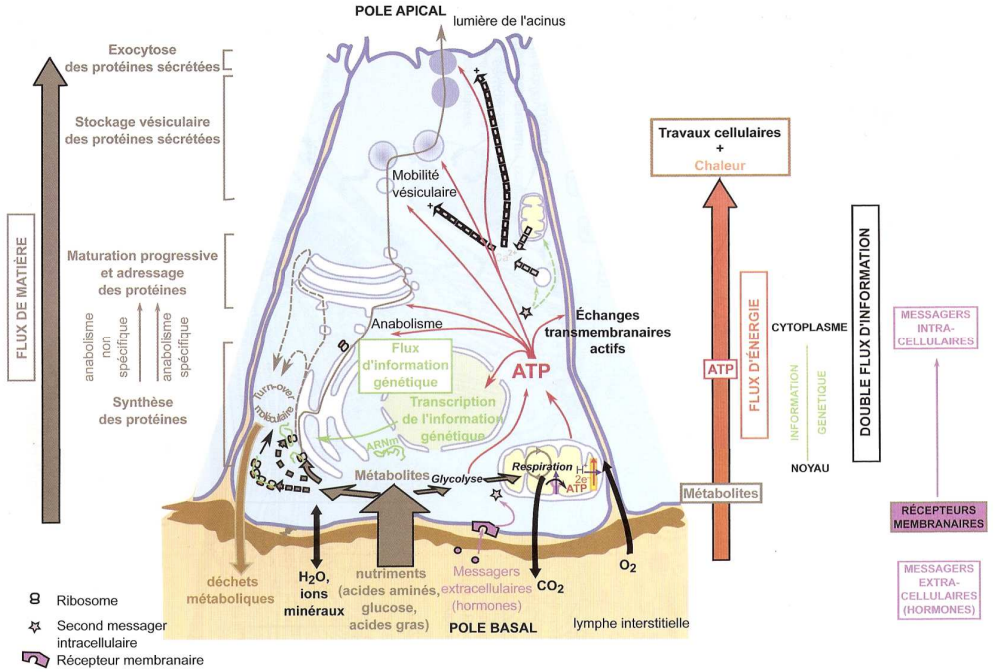


FIGURE 32. Les flux dans la cellule acineuse pancréatique.
Corrigé d'après PEYCRU *et al.* (2013). *À produire par l'étudiant*

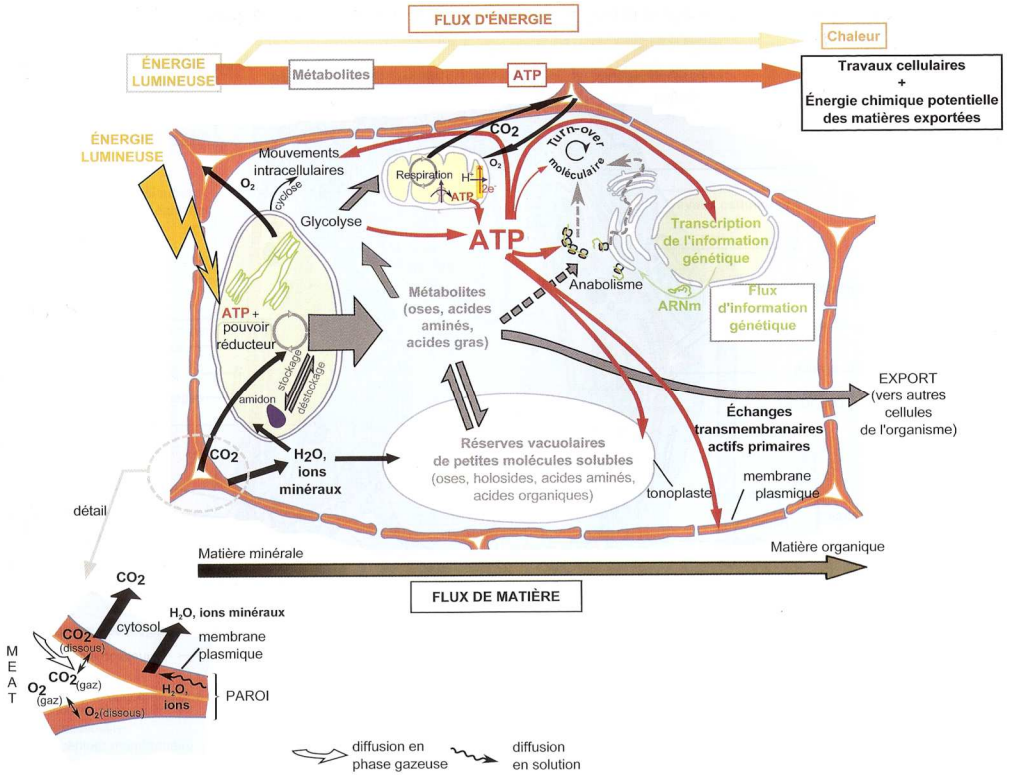


FIGURE 33. Les flux dans la cellule parenchymateuse palissadique.
Corrigé d'après PEYCRU *et al.* (2013). *À produire par l'étudiant*

E. Des flux impliquant la membrane cellulaire et les endomembranes

Voir chapitre 2 (Membranes)

- Comme nous aurons l'occasion de le montrer dans le chapitre 2 consacré aux membranes, ces flux impliquent :
  - Des **mouvements de vésicules** (impliquant le **cytosquelette**) ;
  - Des phénomènes d'**endo-** (***formation de vésicules permettant le prélèvement de substances extracellulaires***) ou d'**exocytose** (***sécrétion du contenu d'une vésicule dans le milieu extracellulaire***)
  - Des **transports transmembranaires**, c'est-à-dire des ***flux de substances passant au travers des membranes*** ;
  - Des systèmes membranaires de **transduction** de **signaux extracellulaires**, c'est-à-dire de ***conversion de ces signaux extracellulaires en message intracellulaire aboutissant à des actions cellulaires données*** ;
  - *Etc.*

- Les **membranes biologiques** sont donc largement **impliquées** dans les **flux cellulaires**. C'est l'occasion de présenter sommairement la composition d'une membrane : la **membrane plasmique** (figure 34). *Cette composition sera précisée et explicitée au chapitre 2. Il s'agit d'une simple présentation anticipée.*

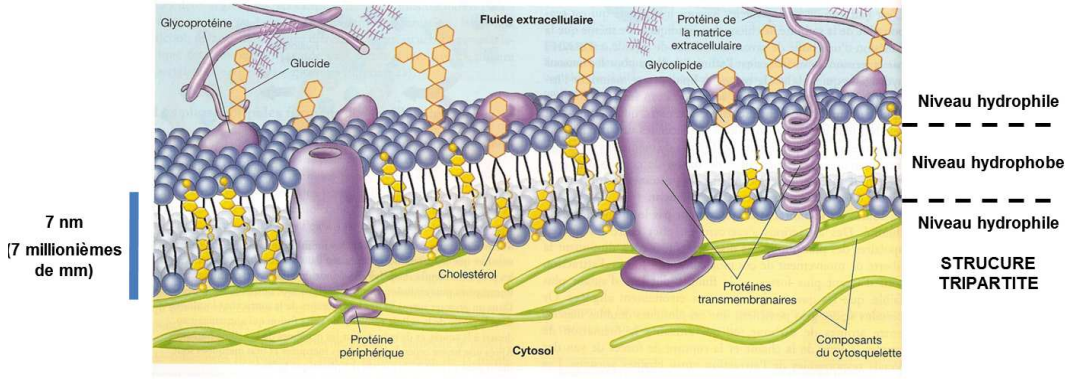


FIGURE 31. Une membrane biologique : la membrane plasmique.
Corrigé d'après RAVEN *et al.* (2007). *À produire par l'étudiant.*

Bilan (adapté du programme)	✓ La **cellule** est traversée par des **flux de matière**, **d'énergie** et **d'information**. ✓ Une partie de ces **flux** passe par la **membrane cellulaire** ou les **systèmes membranaires internes**.

III. Une information génétique essentiellement nucléaire et portée par des chromosomes linéaires

- L'**information génétique** désigne ***l'ensemble des informations qui permettent l'édification et le fonctionnement d'un organisme*** ; cette information est ***transmissible*** aux générations de cellules ou d'individus.
- Tous les **organismes** ont pour support de l'information génétique la **molécule d'ADN** (***acide désoxyribonucléique***). ***L'ensemble de l'information génétique caractéristique d'une espèce et son organisation*** peut s'appeler **génome**. Les génomes **se structurent de manière différente** chez les **Eucaryotes** et les **Eubactéries** ('procaryotes' au programme).

Notons que les **virus** peuvent avoir pour **support de l'information génétique** des **ARN** mais ce ne sont **pas vraiment des êtres vivants à part entière** : voir Biotechnologies.

A. L'ADN, support universel de l'information génétique chez les êtres vivants

Ces aspects, tant **théoriques** que **pratiques** (y compris les **expériences historiques**), sont traités en Biotechnologies. Il s'agit ici d'un **bref rappel**. On trouvera d'autre part un traitement de ces aspects dans le Complément 2. *Nous ne referons donc pas les schémas, considérant que le travail est déjà effectué ailleurs.*

1. La notion d'acide nucléique (rappels)

- Les **acides nucléiques** sont des ***polymères de nucléotides***. Il en existe deux types :
  - L'**ADN (acide désoxyribonucléique)** qui ***code l'information génétique et se transmet au fil des générations de cellules (et d'individus), malgré une certaine variabilité***.
  - Les **ARN (acides ribonucléiques)** qui ***permettent l'expression de l'information génétique et participent à la régulation de cette expression***.

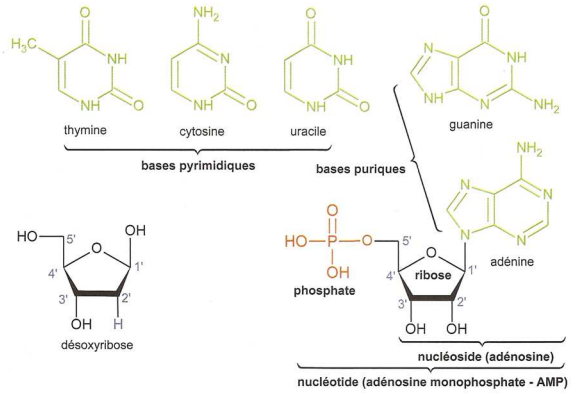
2. Les nucléotides, monomères de l'ADN (et des ARN) (rappels)

a. Rappels : nature et constitution des nucléosides et nucléotides

- Un **nucléoside** (figures 32-35) se compose de :
  - Une **base azotée** (= **nucléobase**) qui peut être
    - Une **purine** : **adénine A** ou **guanine G**
    - Une **pyrimidine** : **cytosine C**, **thymine T** ou **uracile U**

    La **thymine** est propre à l'**ADN** et l'**uracile** est propre à l'**ARN**.
  - Un **pentose** (*sucre à 5 carbones*) nommé **ribose** dans l'ARN et **désoxyribose** dans l'ADN.
- Un **nucléoside** se forme par établissement d'une **liaison N-glycosidique** entre le **C1 du pentose** et la **base**.
- Les **noms des nucléosides** sont formés *à partir du nom des bases* qui les définissent :
  - Dans l'ARN (**ribonucléosides**) : **adénosine**, **guanosine**, **cytosine**, **uridine**
  - Dans l'ADN (**désoxyribonucléosides**) (+ « désoxy » sauf thymidine) : **désoxyadénosine**, **désoxyguanosine**, **désoxycytosine**, **thymidine**

- Les **nucléotides** sont ***composés d'un nucléoside relié à un ou trois phosphates par une liaison phosphoester*** (figures 32-35). On les qualifie alors de **monophosphate**, **diphosphate** ou **triphosphate**.

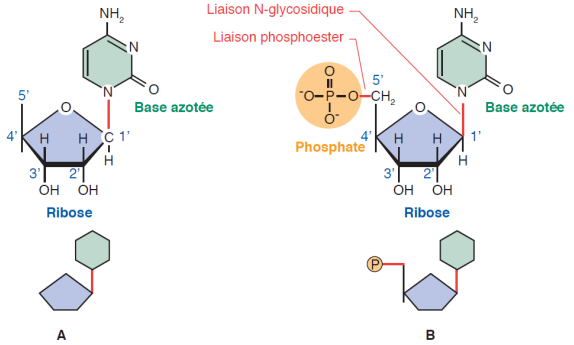


Les constituants des nucléotides et désoxynucléotides ; exemple de l'AMP.

NUCLÉOSIDES DE L'ARN ET DE L'ADN.

Bases azotées		Nucléosides de l'ARN	Désoxynucléosides de l'ADN (d- pour désoxy-)
Bases puriques	Adénine	Adénosine	d-Adénosine
	Guanine	Guanosine	d-Guanosine
Bases pyrimidiques	Cytosine	Cytidine	d-Cytidine
	Uracile	Uridine	-
	Thymine	-	Thymidine

FIGURE 32. Nucléosides. D'après PEYCRU *et al.* (2013).



A. Organisation d'un nucléoside (forme schématique en bas)
B. Organisation d'un nucléotide (forme schématique en bas).

FIGURE 33. Un nucléoside pyrimidique et son nucléotide (monophosphate) dans les ARN. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

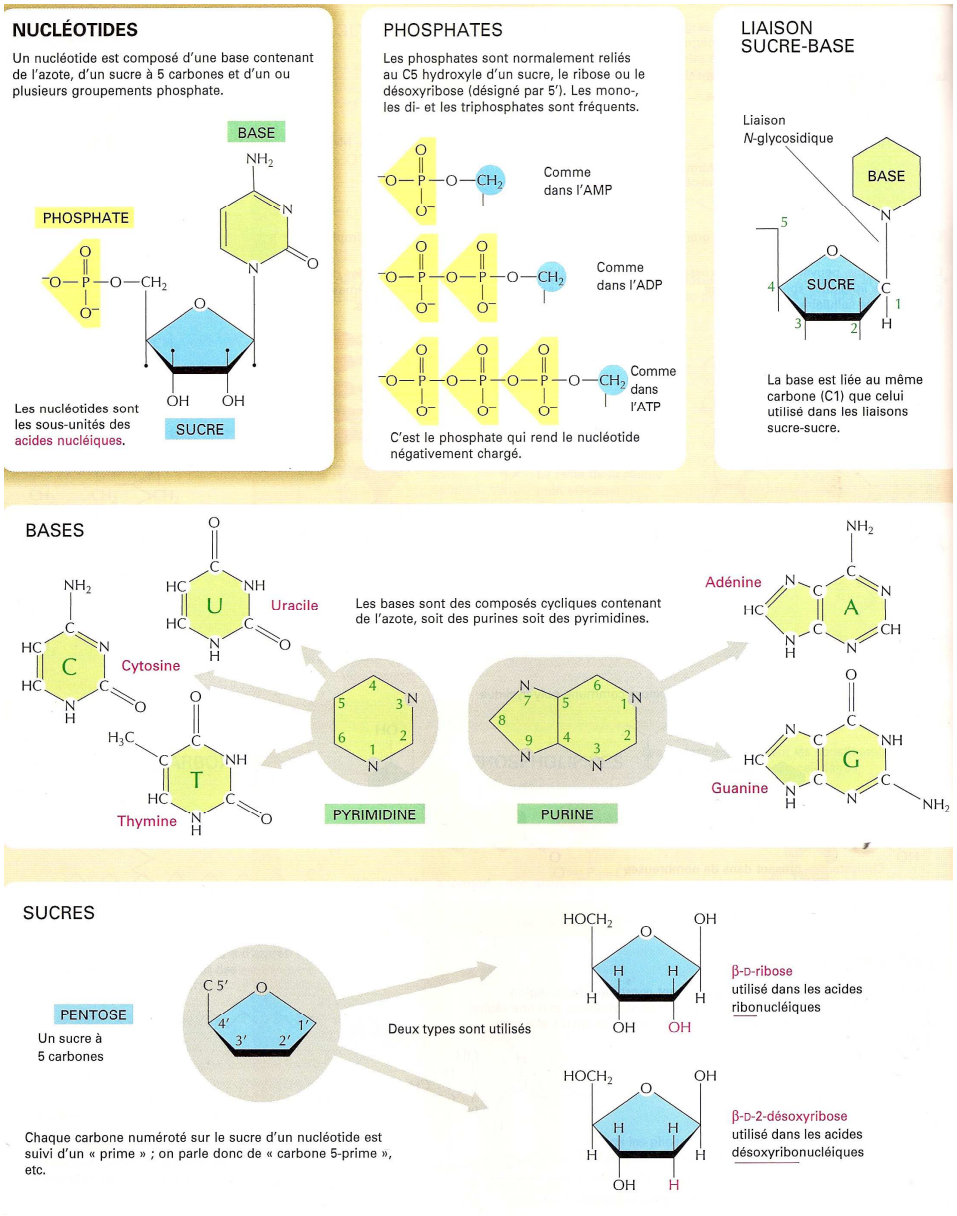


FIGURE 34. Les nucléosides et nucléotides : une planche de synthèse.
D'après ALBERTS *et al.* (2004).

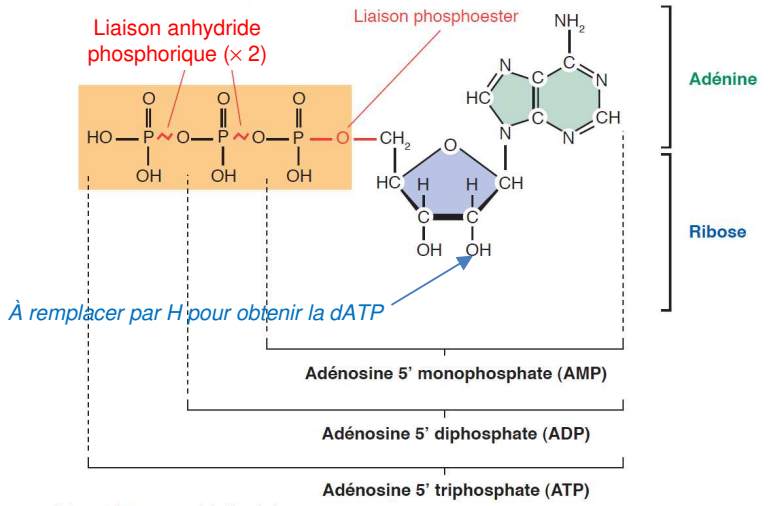


FIGURE 35. L'ATP (adénosine triphosphate). D'après SEGARRA *et al.* (2014), corrigé.

- Dans le cas où il y **plusieurs phosphates**, ceux-ci sont reliés entre eux par des **liaisons anhydride phosphorique** qui sont des **liaisons « riches en énergie »** d'où l'utilisation fréquente des **nucléotides** comme **intermédiaires énergétiques** dans le **métabolisme** (notamment l'**ATP**) (figure 35).

Vous devez savoir représenter l'ATP, au moins de manière simplifiée.

b. Variété des rôles des nucléotides et dérivés nucléotidiques

- Les **rôles des nucléotides** sont les suivants (tableau II).

TABLEAU II. Nucléosides et nucléotides : un bilan. Inspiré de SEGARRA *et al.* (2014).

Fonctions	Nucléotides ou dérivés nucléotidiques impliqués
Construction d'acides nucléiques : ADN, ARN (stockage et expression de l'information génétique)	Tous nucléotides
Participation à la synthèse de polyosides	UDP-glucose (synthèse du glycogène et de la cellulose) UDP-galactose
Signalisation cellulaire	**Seconds messagers :** AMPc (AMP cyclique) GMPc (GMP cyclique)…
Molécules énergétiques et coenzymes* (intermédiaires métaboliques)	**Transfert de phosphates :** Tous nucléotides, notamment ATP **Transfert d'électrons (coenzymes d'oxydoréduction) :** Dérivés nucléotidiques (figure 36) : ° NAD (nicotinamide adénine dinucléotide) ° FAD (flavine adénine dinucléotide) *Etc.* …

* On appelle **cofacteur** une ***substance non protéique mais qui se lie à une protéine en étant nécessaire à son activité biologique***. Un **coenzyme** est un cas particulier : c'est un ***cofacteur d'enzyme***.

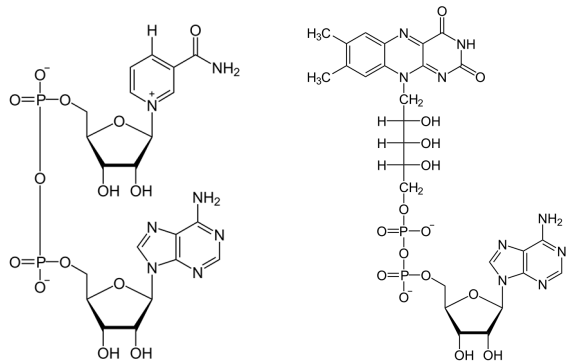


FIGURE 36. NAD et FAD, des dérivés de nucléotides. *Wikipédia* (août 2015).

c. Des composés polymérisables

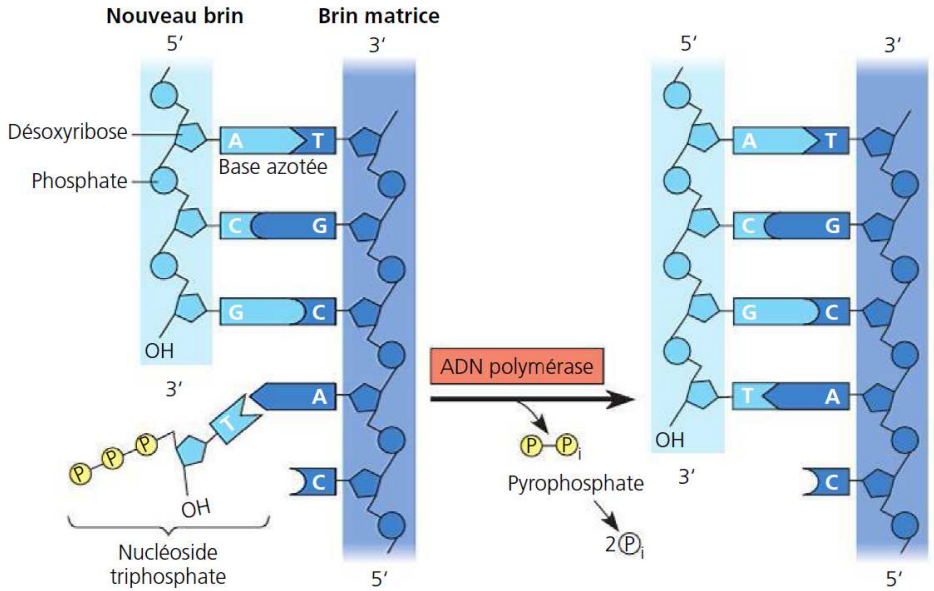


FIGURE 37. Polymérisation de l'ADN. D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

- Les **polynucléotides**, notamment l'ADN et l'ARN, sont ***réalisés par condensation de nucléotides triphosphates*** ; l'opération fait ***perdre deux phosphates*** (**pyrophosphaste**) au nucléotide incorporé (figure 37). La liaison formée entre nucléotides est une **liaison phosphoester**. Comme il y a *in fine* ***deux liaisons phosphoesters de part et d'autre de chaque phosphate dans l'acide nucléique***, on appelle souvent cet assemblage **liaison phosphodiester** (figure 38).

3. L'ADN, hétéropolymère de nucléotides

a. Une molécule bicaténaire

- L'**ADN** = **acide désoxyribonucléique** (figures 38-39) est un ***acide nucléique support de l'information génétique, contenue dans le noyau des Eucaryotes ou le nucléoïde des 'procaryotes'***.
- L'ADN est une molécule fondamentalement **bicaténaire**, c'est-à-dire qu'il est fait de ***deux brins*** : rigoureusement, il s'agit donc d'un ***double polymère de nucléotides associés par des liaisons hydrogène***.

Remarque : **ARN** = **acide ribonucléique** : ***molécule transitoire qui permet l'expression de l'information génétique***. L'ARN est fondamentalement **monocaténaire** (*un seul brin*). Il existe de multiples ARN (seuls trois sont explicitement au programme : ARN messager, ARN de transfert et ARN ribosomique).

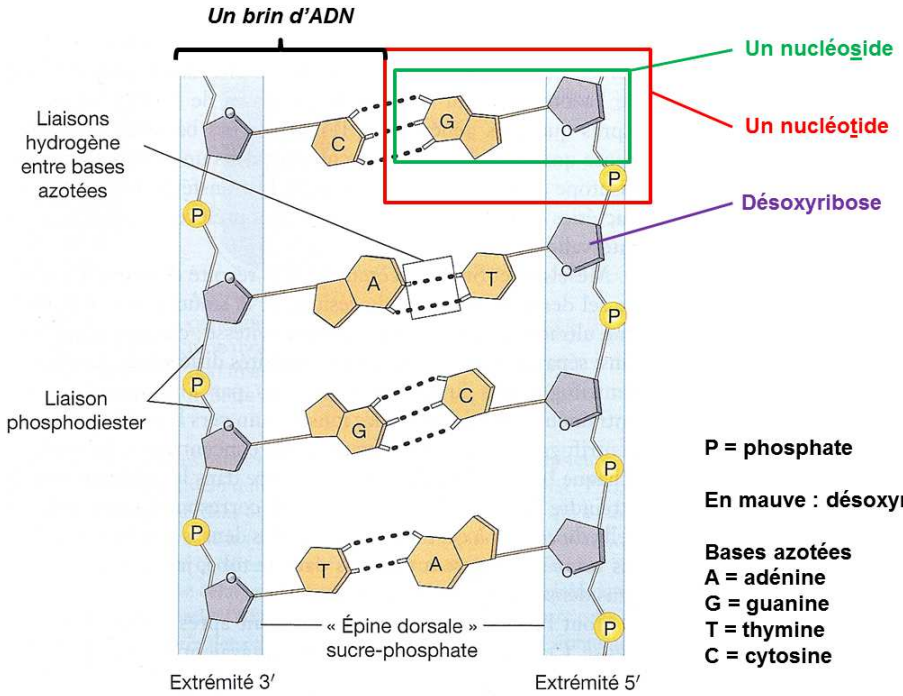
Voir Biotechnologies et chapitre 4 (Expression génétique)

b. Des brins orientables : extrémités 5′ et 3′

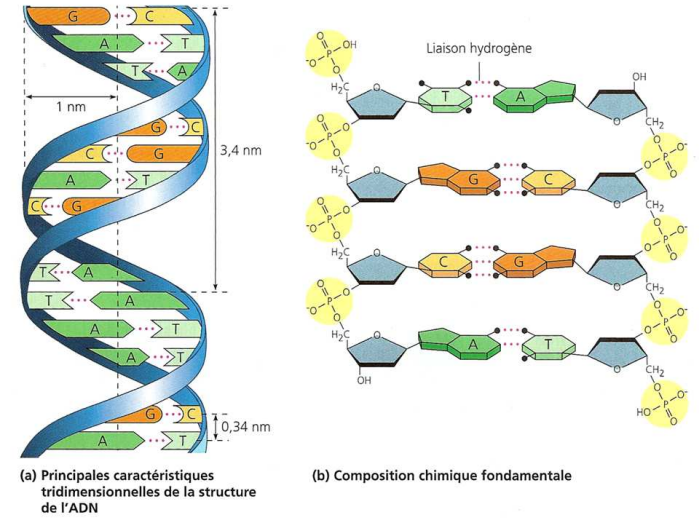
- Chaque brin peut être **orienté** : on trouve une **extrémité 5' P** (***carbone 5' associé à un groupement phosphate libre, sans nucléotide derrière***) et une **extrémité 3' OH** (***carbone 3' portant un groupement OH, non associé à un nucléotide***).

c. Structure secondaire : deux brins antiparallèles organisés en double hélice

- Pour qualifier la **structure secondaire de l'ADN**, on dit qu'il présente une **structure en double hélice** car il est fait de ***deux brins qui s'enroulent en hélice*** ; les deux brins sont **antiparallèles**, c'est-à-dire qu'ils sont ***orientés de manière inverse l'un par rapport à l'autre*** (un brin 3'→5' et l'autre 3'→5'). L'hélice est, dans la forme majoritaire de l'ADN (ADN-B) une hélice **droite**. Un tour de spire est réalisé toutes les **10 paires de bases** environ ; on note la présence, dans l'hélice, d'un **petit sillon** et d'un **grand sillon**.



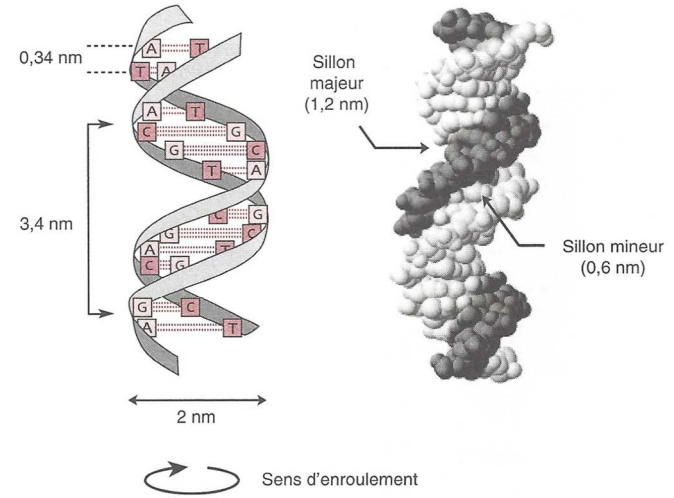
Structure et composition de l'ADN.
D'après RAVEN *et al.* (2007)



(a) Principales caractéristiques tridimensionnelles de la structure de l'ADN

(b) Composition chimique fondamentale

Autre vision de la constitution de l'ADN (à droite) et illustration de la structure en double hélice (à gauche).
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

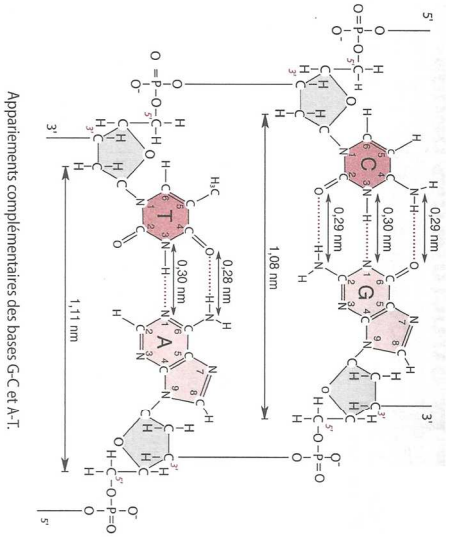


Représentation d'un fragment d'ADN en double hélice.
À gauche, avec les plateaux de bases ; à droite, les atomes sont représentés avec leurs rayons de Van der Waals.
D'après PETIT & JULIEN (2007)

FIGURE 38. Organisation de l'ADN. Sources variées

Origine de l'ADN	Bases (%)				(A + T)/(G+C)	(A + G)/(T + C)
	A	G	C	T		
Bactériophage T7	26,0	23,8	23,6	26,6	1,11	0,99
Escherichia coli B	23,8	26,8	26,6	23,1	0,88	1,01
Neurospora	23,0	27,1	26,6	23,3	0,86	1,00
Drosophile	30,7	19,6	20,2	29,5	1,51	1,01
Saumon	28,0	22,0	20,0	27,8	1,33	1,05
Poule	28,0	22,0	21,6	28,4	1,29	1,00
Rat	28,6	21,4	21,6	28,4	1,33	1,00
Vache	27,3	22,5	22,5	27,7	1,26	0,99
Homme	29,3	20,7	20,0	30,0	1,46	1,00

COMPOSITION EN BASES DE L'ADN DE DIFFÉRENTES ORIGINES.



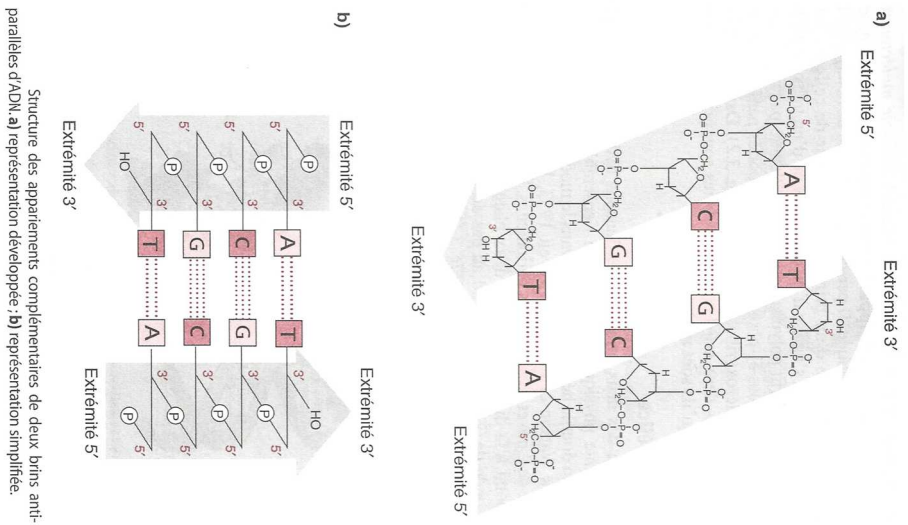


FIGURE 39. Organisation de l'ADN : une autre vision. D'après PETIT & JULIEN (2007).

d. Une molécule qui respecte les règles de CHARGAFF

- Les **brins** sont associés par des **liaisons H entre bases azotées** des nucléotides en vis-à-vis dans les brins, toujours de la même façon : **A en face de T (*2 liaisons H*)**, **C en face de G (*3 liaisons H*)**. Ce sont les **règles de complémentarité** entre nucléotides ou **règles d'appariement exclusif** des nucléotides.

Rappelons que les **liaisons hydrogène** sont des **liaisons faibles** (contrairement aux liaisons phosphodiesters de nature covalente). Ces liaisons sont donc plus **labiles** et plus **faciles à rompre** que des liaisons covalentes, ce qui ***permet à la molécule d'être aisément ouverte et refermée***, notamment lors de l'**expression génétique (transcription)** ou lors de la **réplication**. Ces aspects seront traités plus tard dans le programme.

- Proposées par le biologiste autrichien Erwin CHARGAFF (1905-2002), les **règles de CHARGAFF** sont les suivantes :
  - **1re règle** : ***Une molécule d'ADN est caractérisée par une quantité équivalente de thymine et d'adénine, et une quantité équivalente de guanine et de cytosine : A/T = C/G = 1***.

CHARGAFF découvrait donc « en avance » (en 1950) ce qu'on baptisera les **règles de complémentarité** entre nucléotides, quoique la structure de l'ADN n'ait pas encore été élucidée et qu'il soit donc alors **impossible, à l'époque, de penser les choses en ces termes**.

  - **2e règle** : ***Chaque espèce est caractérisée par un rapport (A+T)/(C+G) caractéristique*** (figure 39 : tableau).

Cela ne présage rien des séquences nucléotidiques possibles.

4. L'ADN, une molécule séquencée capable de porter une information

a. La capacité de porter une information : approche intuitive

- L'ADN est un **hétéropolymère** constitué de l'enchaînement de **nucléotides variables**, de **quatre types** différents. Cette molécule est donc **séquencée**, c'est-à-dire définie par la ***nature et l'ordre des nucléotides qui la composent*** (**séquence nucléotidique**).
- Le caractère séquencé de l'ADN permet le **codage, dans une sorte d'alphabet à quatre lettres, d'une information qui est l'information génétique de l'individu** (***ensemble des informations nécessaires au fonctionnement et au développement de l'individu***) : ***la séquence nucléotidique de l'ADN (ou de l'ARNm) code ainsi la séquence peptidique de la protéine concernée***.

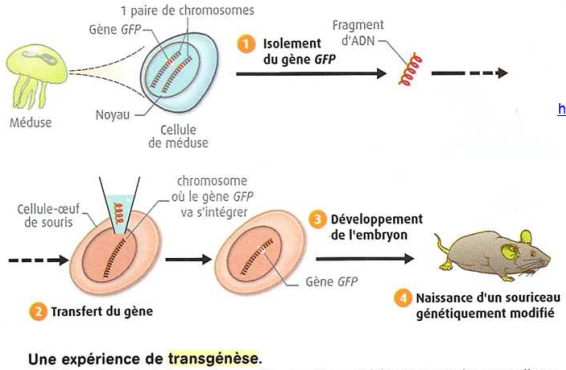
Voir plus bas l'organisation des **séquences codantes et** les parties correspondantes du programme

b. Le caractère universel du codage de l'information génétique : mise en évidence par la transgénèse

- En laboratoire, il est possible d'effectuer le ***transfert d'un gène (portion d'ADN) d'un organisme donneur à un organisme receveur appartenant généralement à une espèce différente*** : c'est la **transgénèse** (figure 40).

Voir Biotechnologies

- Sauf difficultés techniques (et il y en a !), ***le caractère codé par le gène s'exprime alors dans l'organisme receveur***, même s'il n'est pas de la même espèce que l'organisme donneur : **l'information génétique est donc écrite dans un langage universel, à savoir l'ADN**.



http://blinks.free.fr/d_2e/planete_Terre/06/GFP/index.html (consultation janvier 2012)

Une expérience de transgénèse.
La transgénèse est une technique qui permet de transférer, au laboratoire, un fragment d'ADN d'un organisme à un autre. Ici, le fragment d'ADN transféré est le gène déterminant le caractère héréditaire « fluorescence de couleur verte » (gène *GFP*) chez la méduse *Aequorea victoria*. L'organisme obtenu est dit génétiquement modifié : c'est un OGM.

D'après Manuel Seconde Belin 2010.

FIGURE 40. Transgénèse et universalité de la molécule d'ADN.

c. Un codage par triplets de nucléotides de l'ADN (= codons dans l'ARNm) : le code génétique

extrémité 5'	deuxième base U	deuxième base C	deuxième base A	deuxième base G	extrémité 3'
première base U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys	U
	UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys	C
	UUA Leu	UCA Ser	UAA Stop	UGA Stop	A
	UUG Leu	UCG Ser	UAG Stop	UGG Trp	G
première base C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg	U
	CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
	CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
	CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
première base A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser	U
	AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
	AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
	AUG Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
première base G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	U
	GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
	GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
	GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G

FIGURE 41. Le code génétique (exprimé, comme presque toujours, par rapport à l'ARNm).
D'après http://www-lemm.univ-lille1.fr/biologie/biocellulaire/apprendre/chapitre9/ch9_page1.htm (octobre 2015).

α. Un système de correspondance (quasi-) universel entre séquence nucléotidique et séquence peptidique

- Parmi les **portions codantes de l'ADN**, l'information génétique s'organise en **triplets de nucléotides (*ensembles de 3 nucléotides*)** qui équivalent à des **codons sur l'ARN messager**, lesquels seront lus par les **ribosomes** lors de la **traduction** et convertis en **acides aminés**. On appelle le ***système de correspondance entre acides aminés et codons de l'ARN (ou triplets de l'ADN)*** le **code génétique** (figure 41). Ce code est **le même pour tous les êtres vivants** (sauf chez **quelques rares organismes** qui parfois ont un ou deux codons qui diffèrent du code génétique classique) : c'est **l'universalité du code génétique**.

β. Des codons initiateurs ou terminateurs de la traduction

- Il existe un **codon initiateur** ou **codon start** (***capable d'initier la traduction*** – qui code également l'AA méthionine : AUG dans l'ARNm) et des **codons stop** (qui ***arrêtent la synthèse protéique*** : UAA, UAG, UGA dans l'ARNm).

γ. Un code caractérisé par sa redondance (ou dégénérescence)

- Comme il existe **64 codons possibles (4^3)** mais seulement **20 acides aminés protéinogènes**, il y a des ***codons qui codent le même acide aminé*** : on dit que le code génétique est **redondant** ou **dégénéré**.

Cela explique l'existence de **mutations silencieuses** : ***quand une mutation modifie un codon en un codon équivalent, la mutation ne modifie pas la séquence peptidique de la protéine codée***. Attention, les mutations silencieuses ne sont qu'un cas particulier de mutations neutres (voir partie C).

d. La notion d'ORF, cadre ouvert de lecture

- La **notion d'ORF** est très **présente dans la littérature scientifique** mais **pas si facile à conceptualiser** parce qu'elle est **rarement définie** et que **plusieurs définitions** ont pu ou peuvent encore **coexister** ; il n'empêche qu'un **usage dominant** s'est aujourd'hui répandu (**définition 2** ci-dessous) et convient d'être adopté.

- On peut définir :
  - Le **cadre de lecture (*reading frame*)** comme ***la division d'une séquence nucléotidique en triplets non-recouvrants et subséquents (= qui se suivent immédiatement) de nucléotides***, base d'une possible **lecture de la séquence** lors de **l'expression génétique**.
  - Un **cadre ouvert de lecture** ou plus souvent **ORF (*open reading frame*)** de **deux manières principales** qui semblent encore coexister :
    - 1/ Usage plutôt historique en désuétude (mais parfois encore observé) : il s'agit d'une ***partie de cadre de lecture (donc d'une séquence découpée en triplets) susceptible d'être traduite en protéine***.

Il s'agissait là d'un **outil « pragmatique »** lors des **premiers grands chantiers de séquençage de génomes** permettant d'**inférer** la **position** de **gènes potentiels**.

    - 2/ Usage répandu plutôt moderne (à retenir prioritairement) : il s'agit de la ***partie d'un cadre de lecture effectivement codante et traduite en protéine allant du triplet start ou triplet stop (ce dernier étant généralement inclus)*** ; cette dernière acception peut être pragmatiquement mise en **synonymie** du terme **cistron** ou encore **séquence codante**.

Évidemment, dans le cas de **gènes morcelés** (cas typique des **Eucaryotes**), **l'ORF peut s'étendre sur plusieurs exons**.

Même si on trouve **quelques définitions rarissimes** et déjà un peu **datées** qui les **incluent (incluaient)**, **la plupart des définitions de l'ORF excluent donc clairement les ~~introns~~** (et *a fortiori* les ~~séquences régulatrices~~, les ~~régions exoniques non traduites (UTR)~~, *etc.*).

5. L'ADN, une molécule en interaction avec des protéines qui s'exprime, se conserve, se transmet et peut varier

- En interaction avec les **constituants alentour**, notamment des **protéines**, et selon des **modalités qui présentent des similitudes** mais **peuvent** tout de même **varier** entre les **Eubactéries** et les **Eucaryotes**, **l'ADN** est une molécule :
  - Qui **s'exprime**, notamment en **protéines**, par le biais de la **transcription** en **ARN** et la **coopération des différents types d'ARN**.
  - Dont l'**expression** est soumise à **régulation** en fonction des besoins de la cellule ou de l'organisme, en lien avec des signaux extérieurs.
  - Qui se **conserve** au travers de la **réplication** et se transmet au travers des **divisions cellulaires**.
  - Qui se peut subir des **mutations**, des **réparations post-mutationnelles** et une **variation** au fils des générations par les mécanismes de **recombinaison** (**méiose**, **parasexualité bactérienne**…).

Voir les nombreux items du programme de Biotechnologies et SVT concernés.

Parmi les **protéines associées à l'ADN**, on peut en distinguer caricaturalement deux types : les **protéines de travail** ou **protéines « fonctionnelles »** qui ***assurent le dynamisme du génome (expression, réplication, régulation… bref, l'ensemble des « activités génétiques »)*** et les **protéines de structure** qui ***permettent de structurer la molécule et assurent sa condensation*** (voir B).

B. Localisation, organisation et structuration des génomes eucaryotes

Ce point est à comparer à la partie consacrée aux génomes

- Le mot **génome** peut avoir plusieurs définitions selon les auteurs ou le contexte d'emploi :
  - Il peut désigner ***l'ensemble de l'information génétique d'un individu***. Quand on s'intéresse à la **variété interindividuelle**, il sera plus pertinent d'employer la notion de **génotype**.
  - Il peut désigner ***l'ensemble de l'information génétique d'une espèce***, définition à laquelle nous faisons ici référence. Néanmoins, au sein de cette définition, certains auteurs font référence :
    - ***À l'ensemble des unités informatives (gènes) seulement***.
    - ***À l'ensemble des unités transcrites ou transcriptibles en ARN*** (y compris les ARN autres que messagers).
    - ***À la totalité de l'ADN, qu'il soit codant ou non***.

1. Un génome comprenant une composante principale nucléaire et une composante mineure cytoplasmique

- Le **génome des Eucaryotes** comprend (tableau III) :
  - Le **génome nucléaire** : des **chromosomes** **au sens strict**, ***longs filaments d'ADN associés à des protéines présentant des niveaux variables de condensation***. La taille totale est très variable mais généralement nettement plus important que celle du génome bactérien (un peu plus de 3 Gb chez l'homme).

Chez les Eucaryotes, il existe généralement une **phase haploïde** du cycle de vie où ***les chromosomes sont en un seul exemplaire*** (ex. gamètes chez les Mammifères) et une **phase diploïde** où ***les chromosomes sont en deux exemplaires*** (ex. toutes les autres cellules chez les Mammifères). Les chromosomes sont alors représentés en paires de **chromosomes homologues** ou **autosomes** (***chromosomes de même taille, portant les mêmes gènes***) auxquels s'ajoute, chez de nombreux Animaux, une paire de **chromosomes sexuels** ou **gonosomes**. On appelle **caryotype** soit le ***cliché des chromosomes d'une cellule ou d'un individu classés par paires*** (figure 12), soit le ***nombre de chromosomes d'une espèce, d'un individu ou d'une cellule*** (= « garniture chromosomique », terme désuet à éviter).

Capacité exigible	✓ **Établir un lien** entre le chromosome bactérien et le génome des organites semi-autonomes.

  - Le **génome extranucléaire (= cytoplasmique)** : il s'agit du **génome des organites semi-autonomes (plastes, mitochondries)** situé dans la **matrice** ou le **stroma**. Il s'agit de ***petits chromosomes circulaires de type bactérien***, dans leur structure comme leur fonctionnement (ce qui confirme la **théorie de l'endosymbiose**), qui code **une partie des polypeptides de l'organite**. Notons que ***la majorité des polypeptides mitochondriaux ou plastidiaux sont codés par le génome nucléaire*** (cas de **70 %** environ des polypeptides mitochondriaux **chez l'Homme**) : ***de nombreux gènes ont été transférés de l'organite vers le noyau au cours de l'évolution***. Ces génomes sont d'ailleurs **très petits** (ex. génome mitochondrial humain env. 16 kb). On trouve souvent ce **génome** en de **multiples exemplaires**.

Voir chapitre 1bis (La cellule eubactérienne) et le cours de Biotechnologies au sujet de l'organisation du génome de type eubactérien.

⩔ TABLEAU III. Comparaison des génomes eucaryotes et eubactériens.

Inspiré de PEYCRU *et al.* (2013).

pb = paire de base (*correspond à une paire de nucléotides*). L'unité accepte les préfixes multiplicateurs : 10^3 pb = 1 **kb** (kilobase), 10^6 pb = 1 **Mb** (mégabase), 10^9 pb = 1 **Gb** (gigabase).
ADNmt = ADN mitochondrial.

	Localisation	Organisation de l'ADN	Nombre de molécules d'ADN	Taille du génome	Séquences répétées non codantes	Structure des gènes
Eucaryotes	Noyau (= **génome nucléaire**)	Linéaire	Plusieurs différentes (état souvent dominant : diploïdie)	Élevée : généralement de 10^6 à 10^{11} pb Homme : $3{,}2 \times 10^9$ pb (cas de certaines 'amibes' : 10^{11} à 10^{12} !!)	Proportion souvent élevée Homme 50 % du génome (mais peut tomber à quelques % chez certaines espèces)	Introns + exons (gènes morcelés) Quelques espèces avec très peu d'introns (ex. levure *Saccharomyces cerevisiae*)
	Organites semi-autonomes (= **génome extra-nucléaire**)	Circulaire	1 en plusieurs copies Mitochondrie humaine : 1 à 15 copies, souvent 5	Petite : de 10^4 à 10^6 pb ADNmt humain : $16{,}6 \times 10^3$ pb	Proportion nulle ou faible	Pas d'introns Quelques gènes avec introns auto-épissables chez certaines espèces
Eubactéries	Cytoplasme : **chromosome bactérien** (dans nucléoïde)	Souvent circulaire (linéaire chez quelques espèces)	1 (très rarement plusieurs)	Moyenne : de 10^6 à 10^7 pb *E. coli* : $4{,}64 \times 10^6$ pb (Mycoplasmes : 10^5 pb)	Proportion nulle	Pas d'introns
	Cytoplasme : **Plasmides** (génome extra-chromosomiq ue)	Circulaire	Nombre variable	Très petite : 10^3 à 10^5 pb (en moyenne quelques milliers de pb)	Proportion nulle	Pas d'introns

Caryotype d'une femme.
http://burgues.svt.pagesperso-orange.fr/troisieme/unite_diversite/caryotypes.html/
(consultation janvier 2012)

Caryotype d'un homme.
http://burgues.svt.pagesperso-orange.fr/troisieme/unite_diversite/caryotypes.html/
(consultation janvier 2012)

FIGURE 43. Caryotype humain.
[Rappel : 23 paires de chromosomes : 22 paires d'autosomes, 1 paire de gonosomes]
Notation du caryotype humain diploïde : $2n = 46$ [si c'était un gamète haploïde : $n = 23$]

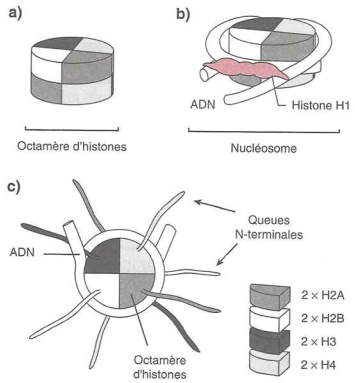
Bilan (adapté du programme)	✓ Les **cellules eucaryotes** contiennent une **information génétique nucléaire** et **cytoplasmique** (**organites semi-autonomes** – organisation **procaryote**).

2. Le génome nucléaire, une entité composée de chromosomes linéaires pouvant présenter des niveaux variables de condensation

Capacité exigible	✓ **Décrire** l'organisation de la chromatine et **mettre en relation** les associations ADN/protéines avec les variations de condensation de la chromatine.

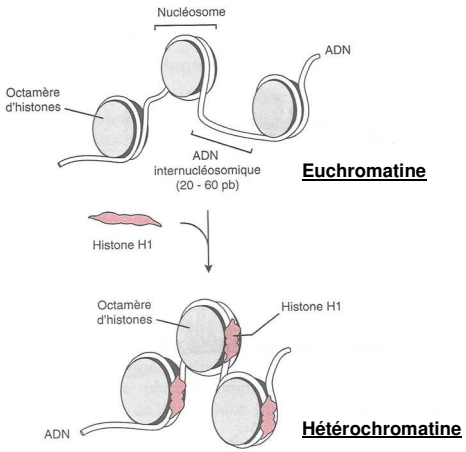
a. Organisation fondamentale : des chromosomes comportant une ou deux chromatide(s) impliquant des protéines associées à l'ADN (dont les histones)

- Le **génome nucléaire eucaryote** est fondamentalement **fragmenté en de multiples chromosomes linéaires** (ex. 8 chez la Drosophile, 46 chez l'Homme).
- On appelle **chromatide** une ***molécule d'ADN eucaryote associée à des protéines*** : on trouve deux types de protéines associées, les **protéines de travail** (permettant la transcription, la réplication, l'expression génétique…) et les **protéines de structures** dont les **histones** (figure 44). Là encore, ce sont des **protéines fortement basiques** qui facilitent les liaisons à l'**ADN chargé négativement**.
- Un **chromosome** est constitué d'***une chromatide*** (**chromosome simple** – en phase G1 du cycle cellulaire) ou bien de ***deux chromatides*** (**chromosome double** = **dupliqué** – en phase G2 du cycle cellulaire). Dans ce second cas, il s'agit de deux ***chromatides identiques*** (**chromatides sœurs**) (aux erreurs de réplication près).



Structure simplifiée d'un nucléosome.
a) l'octamère d'histones ; **b)** l'enroulement de l'ADN autour de l'octamère et sa solidification par l'histone H1 ; **c)** protubérance vers l'extérieur des queues N-terminales d'histones de l'octamère.

Chacune des classes d'histones est constituée de petites protéines riches en amino-acides chargés positivement (lysine et arginine). Leurs séquences en amino-acides sont restées remarquablement identiques au cours de l'évolution. Les **histones H2A**, **H2B**, **H3** et **H4** (11 à 15 kd) sont en quantité égale et chacune en double exemplaire, elles forment un **octamère** d'histones (*Fig.*) constituant un « cœur » protéique discoïde de 8 protéines autour duquel l'**ADN nucléosomal** d'une taille de 147 paires de bases est enroulé (*Fig.*). L'histone **H1** (20 kd) ne fait pas partie du « cœur ». Elle est attachée d'une part, à l'ADN de liaison situé entre les nucléosomes et, d'autre part, à l'ADN nucléosomal ce qui a pour effet de solidifier l'ensemble (*Fig.* ').



Représentation simplifiée d'un enchaînement de trois nucléosomes montrant le rôle de l'histone H1 dans le resserrement de l'ADN autour de l'octamère d'histones.

FIGURE 44. Histones et nucléosomes. D'après PETIT & JULIEN (2007).

b. L'ADN en interphase : notions d'euchromatine et hétérochromatine

- Dans un **noyau en interphase** (figure 45), on trouve de la **chromatine** (***essentiel de l'ADN + protéines***) et un ou plusieurs **nucléoles** (***où sont synthétisés les ARNr en lien avec une très forte densité de protéines***).

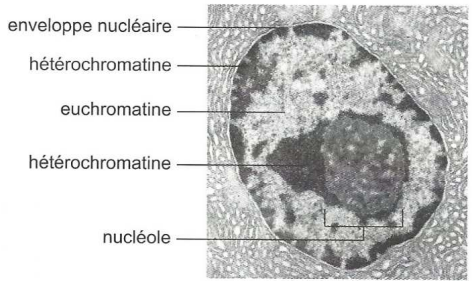
Attention : ne pas confondre chromatine et chromatide !

- On peut ensuite distinguer au sein de la chromatine, en fonction du **niveau de densité aux électrons au MET**, l'**euchromatine** et l'**hétérochromatine** ; ***seule la première est accessible aux ARN polymérases qui réalisent la transcription***.

La chromatine baigne dans le nucléoplasme. La microscopie électronique à transmission permet de reconnaître deux catégories bien différentes :

- l'**hétérochromatine** (ou chromatine dense, très opaque aux électrons) localisée essentiellement en périphérie contre la face interne de l'enveloppe nucléaire et autour du ou des nucléoles.
- l'**euchromatine** dispersée dans le nucléoplasme.

Sur le plan fonctionnel, l'hétérochromatine est inaccessible aux ARN pol, à la différence de l'euchromatine ; c'est pourquoi l'hétérochromatine est qualifiée d'inactive contrairement à l'euchromatine.



Noyau cellulaire et chromatine observés au M.E.T.

(Cliché J. André labo, BC4, Orsay, « Atlas de Biologie cellulaire , J.-C. Callen, J.-C. Rolland, A. et D. Szöllösi, 5e éd. Dunod, 2001).»

FIGURE 45. Allure du noyau au MET (taille env. 4 µm). D'après PEYCRU *et al.* (2013).

c. Histones et nucléosomes

- On appelle **nucléosome** ***l'assemblage régulier d'histones et d'ADN*** (figure 44). Le **premier niveau de condensation** ainsi formé s'appelle **fibre nucléosomique** (ou **nucléofilament**, ou encore « collier de perles ») (figure 44).

Vous devez savoir **représenter simplement un nucléosome** et **expliquer sa constitution**.

d. Degrés de condensation de l'ADN

- On peut citer les **niveaux de compaction** suivants de l'ADN (figures 46-47) :
  - **Fibre nucléosomique** (déjà abordée ci-dessus) (facteur de compaction : 6) [correspond à l'**euchromatine**].
  - **Fibre épaisse = chromatinienne**, dite en **solénoïde**, ou **fibre de 30 nm** ***constituée de l'enroulement d'environ 6 nucléosomes en hélice*** ; cette structure est stabilisée par les histones H1 (facteur de compaction : 40) [correspond à l'**hétérochromatine**].

Au-delà, les niveaux de compaction suivants ne sont atteints que lors de la condensation de l'ADN au moment des divisions cellulaires. C'est d'ailleurs seulement lors des divisions que les chromosomes sont **visibles** et **individualisés**.

  - **Fibre compacte de 300 nm** formée par la ***réalisation de boucles qui s'associent sur un cœur protéique non composé d'histones***.
  - Cette fibre s'enroule ensuite en **domaines d'ordre de grandeur 700 nm** que l'on retrouve au sein des **chromosomes condensés** (largeur environ **1400 nm**), le **chromosome métaphasique** étant le point culminant de la condensation.

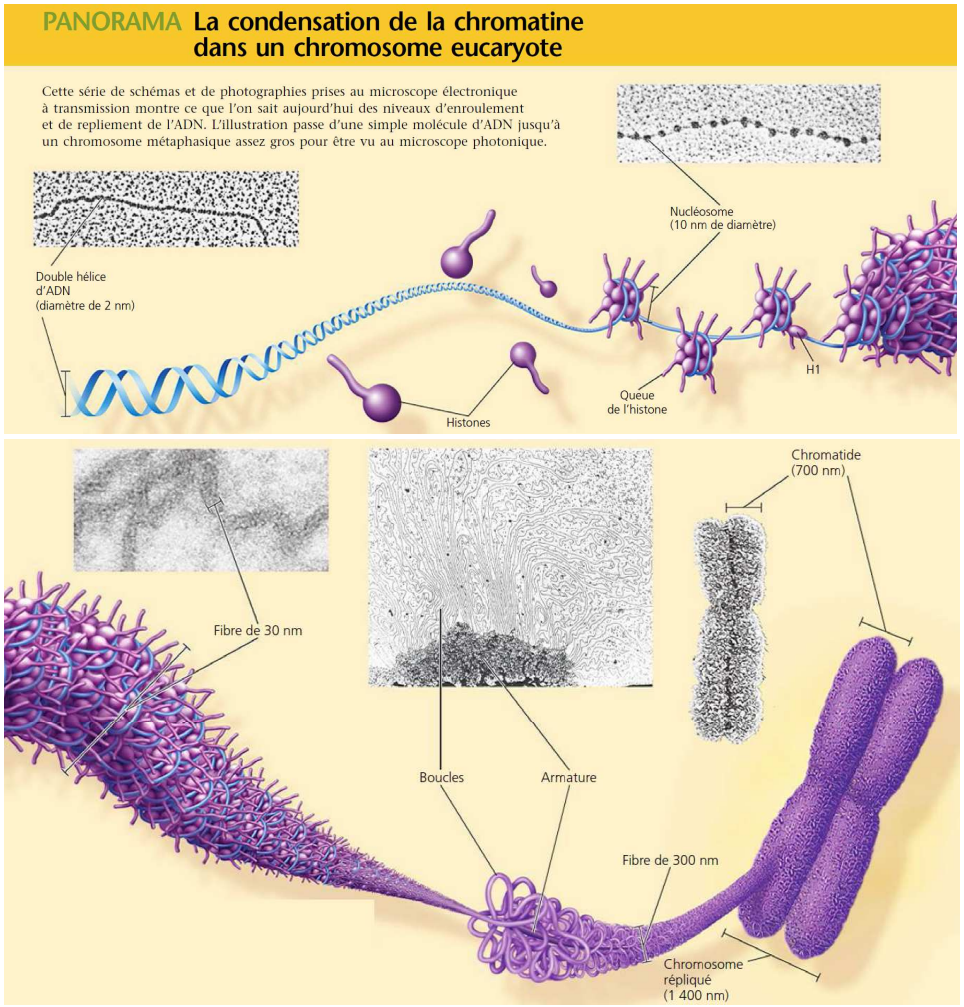


FIGURE 46. Niveaux de condensation de l'ADN chez les Eucaryotes.
D'après CAMPBELL *et al.* (2012).
*[Attention à **savoir reconnaître ces niveaux de compaction** sur les **électronographies** + maîtriser les **échelles** !]*

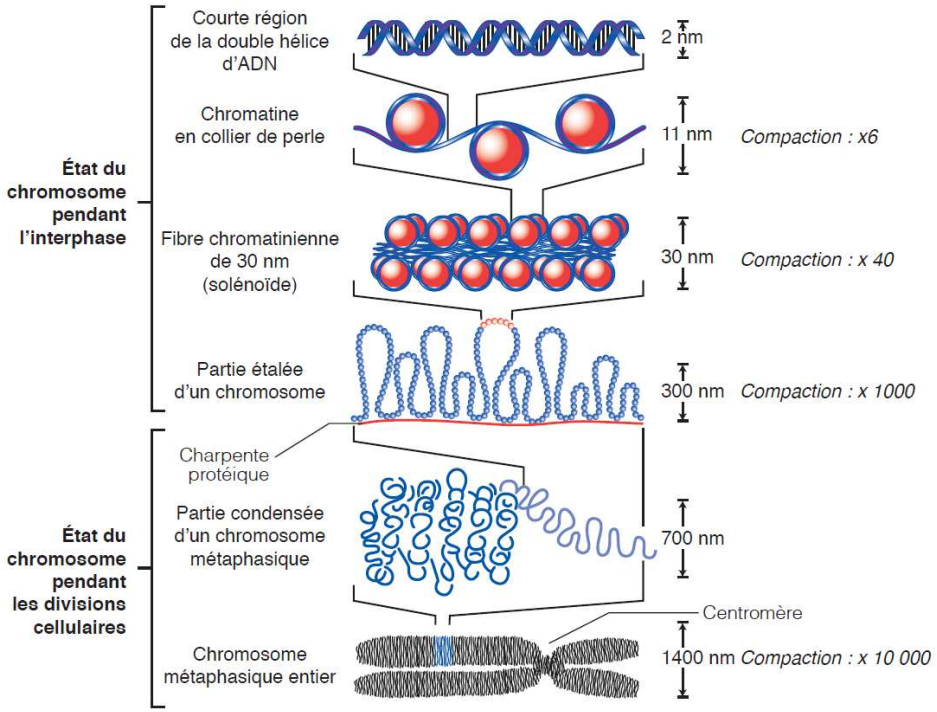


FIGURE 47. Niveaux de condensation de l'ADN eucaryote (vision simple).
D'après SEGARRA *et al.* (2014). *À refaire par l'étudiant.*

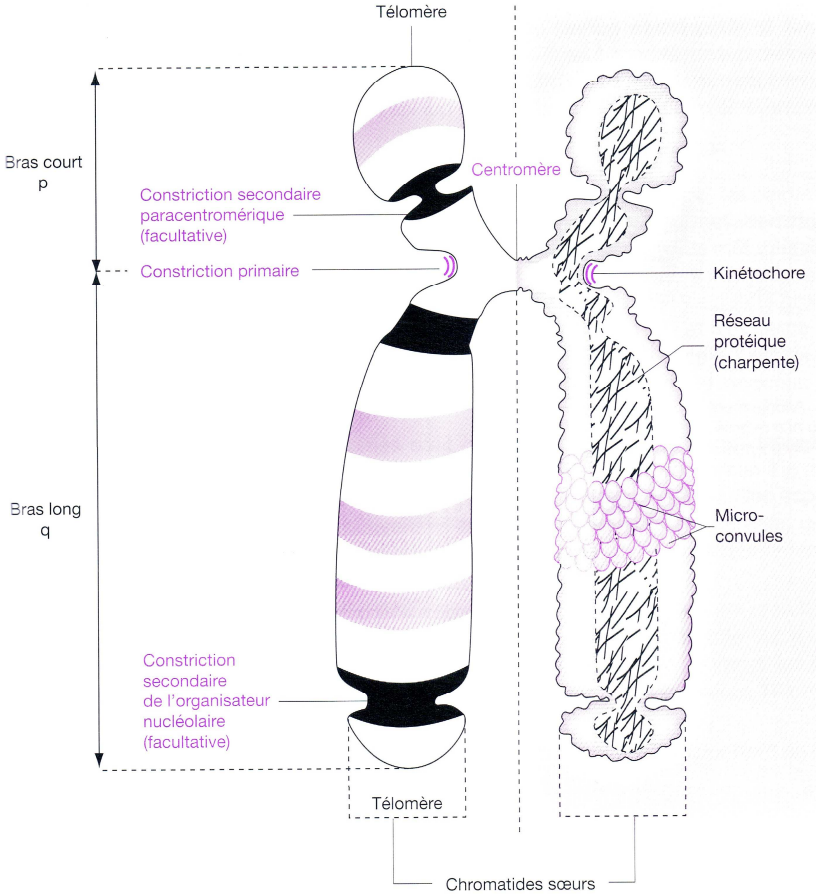


FIGURE 48. Le chromosome métaphasique. D'après BREUIL (2007).

e. Le chromosome métaphasique

- Dans un **chromosome condensé** (figure 48), on constate que **les deux chromatides sont associées** par un **centromère**. On appelle **télomères** les ***extrémités chromosomiques***. Le **kinétochore** est un ***complexe protéique où viennent s'attacher les fuseaux de division*** en prophase.

Notez que télomères et centromères existent sur les chromosomes décondensés mais ne se distinguent alors pas en microscopie.

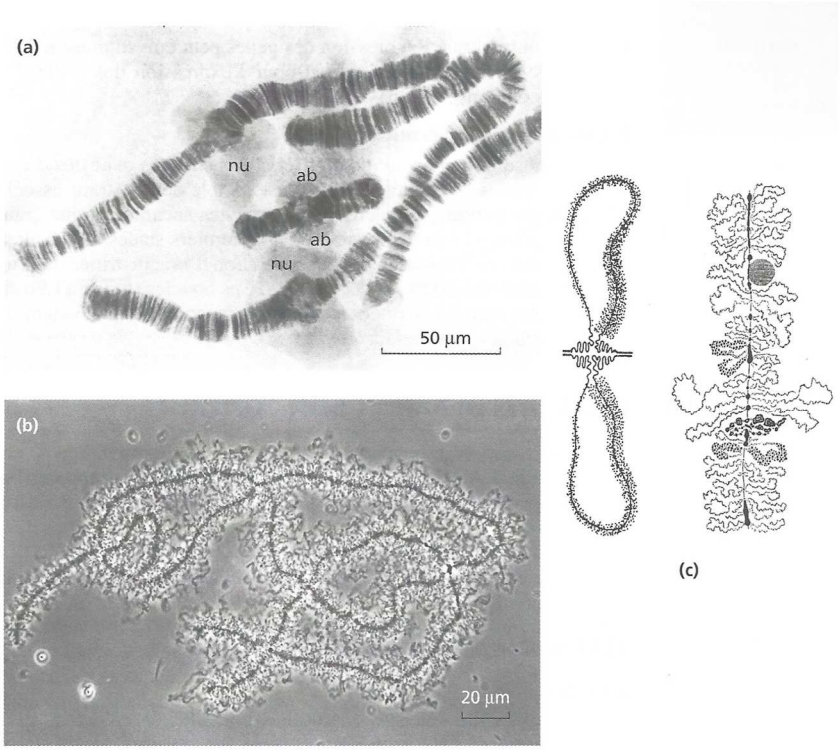
- La **morphologie** des chromosomes peut varier : beaucoup d'auteurs présentent les **chromosomes géants** ou les **chromosomes en écouvillon**, souvent abordés en classe préparatoires. Notez qu'ils ne sont pas explicitement au programme : les données de l'encadré C sont donc proposées seulement *à titre d'information*… mais on ne sait jamais avec ce concours ! ☺

Encadré C Des chromosomes particuliers

(Au-delà du programme : pour information)

Les chromosomes géants (chromosomes polyténiques)

➢ Ce sont des chromosomes **observables** dans les **cellules larvaires de glandes salivaires d'Insectes Diptères** (figure a.a). Il s'agit de ***chromosomes constitués du regroupement de très nombreux chromosomes interphasiques ayant subi de multiples réplications en restant solidaires*** (un chromosome polyténique peut compter jusqu'à 512, voire 1024 copies !). On y distingue, en microscopie électronique, des **bandes** sombres hautement condensées et des **interbandes** moins condensées. Les ***puffs*** ou **anneaux de BALBIANI** (ab sur la figure a) sont des ***zones décondensées d'intense transcription*** qui ont permis de **démontrer que l'état décondensé était indispensable à la transcription des gènes** ; certains puffs constituent le **nucléole**. L'état polyténique permet une **synthèse protéique très intense**.



Des chromosomes particuliers.

(a) Chromosomes polyténiques, glandes salivaires d'une larve d'insecte (Chironome) x 900, *(Cliché W. Beermann)*. Dans les noyaux des cellules des glandes salivaires, plusieurs cycles de réplication de l'ADN se succèdent sans séparation des chromosomes fils. Les chromosomes polyténiques ou chromosomes géants qui en résultent rassemblent des faisceaux de chromosomes interphasiques. Les bandes sombres sont des régions riches en ADN condensé et les inter-bandes claires ne contiennent que 15 % de l'ADN du chromosome. Les puffs ou anneaux de Balbiani (ab) sont des zones où l'ADN est décondensé ; à ce niveau, l'incorporation d'uracile tritiée ou d'uridine tritiée démontre l'existence d'une transcription intense. Les bandes sombres sont donc des zones où sont localisés des gènes ; les puffs sont des zones où les gènes sont fonctionnels. Au niveau de certains puffs sont synthétisés les ARN ribosomiques ; ces puffs correspondent donc aux nucléoles (nu).

(b) Chromosomes en écouvillon, ovocyte de triton, contraste de phase x 900, *(Cliché J. Gall)*. Une paire de chromosomes homologues a été isolée d'un noyau d'ovocyte en prophase de méiose. A ce stade les chromosomes présentent des expansions latérales en forme de boucles ; à ce niveau, l'incorporation d'uracile tritiée ou d'uridine tritiée démontre l'existence d'une transcription intense.

(c) Schémas d'interprétation (chromosomes en écouvillon).

FIGURE a. <u>Chromosomes polytènes (= polyténiques = géants) et chromosomes en écouvillon</u>.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

Les chromosomes en écouvillon

➢ Ce sont des chromosomes **observables** dans les **ovocytes d'Amphibiens en prophase I de méiose (stade diplotène)** montrant également le **lien entre décondensation et transcription** (figure a.b-c). Ces **ovocytes** accumulent une grande quantité de **réserves** utiles à la **gamétogenèse** et au **développement embryonnaire**. Les chromosomes en écouvillon ***présentent des boucles disposées en vis-à-vis où l'ADN est décondensé*** ; cette organisation lui donne un **aspect plumeux**, d'où l'expression écouvillon.

Bilan (adapté du programme)

✓ Les **chromosomes nucléaires**, **linéaires**, sont une **association** entre **ADN** et **protéines** : la **chromatine**.

C. Des génomes organisés en unités fondamentales, les gènes

Voir Biotechnologies

1. Notions de gène, cistron, locus, allèle, hétérozygotie, homozygotie, dominance et récessivité [Rappels du secondaire]

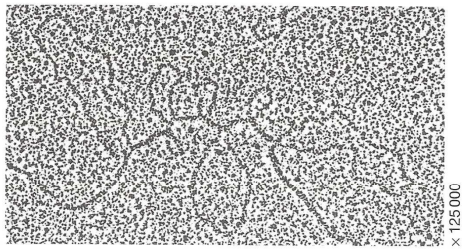
- Un **gène** est fondamentalement un ***fragment d'ADN qui code la séquence peptidique d'un polypeptide*** (c'est donc une sorte de « plan de montage » de protéine). La ***partie effectivement codante d'un gène*** (la séquence ***codant rigoureusement la protéine***) peut être appelée un **cistron**.
- Un gène occupe une ***position précise sur son chromosome*** qu'on peut nommer **locus**.
- Les ***différentes versions d'un gène*** (c'est-à-dire les ***séquences nucléotidiques possibles de ce gène***) constituent des **allèles**.

Chez une espèce **diploïde** qui possède **deux fois le même gène** (un sur chaque chromosome homologue), on dit que l'individu est **homozygote** ***s'il possède deux fois le même allèle*** et **hétérozygote** ***s'il possède deux allèles différents***. Dans le cas d'un individu hétérozygote pour un gène donné, on appelle **allèle dominant** ***celui qui s'exprime*** et **allèle récessif** ***celui qui ne s'exprime pas***. Il arrive que les deux allèles soient **coexprimés**, on les dira alors **codominants**.

2. Des gènes morcelés (= gènes mosaïques) chez les Eucaryotes avec des régions non codantes (introns) séparant les portions codantes (exons)

a. Mise en évidence des introns par hybridation ARN-ADN monobrin (1977)

- En mettant en relation un fragment d'**<u>un</u> brin d'ADN dénaturé par la chaleur** (= ***dont les deux brins ont été artificiellement séparés thermiquement***) et **l'ARN messager correspondant à son expression** (**technique d'hybridation**, basée sur la **complémentarité entre nucléotides**), l'équipe du médecin strasbourgeois Philippe CHAMBON (né en 1931) met en évidence l'existence de **séquences dans l'ADN qui ne se retrouvent pas dans l'ARNm** (figure 49). Il s'agit des **introns**, ***séquences non codantes qui subissent une excision lors de la maturation de l'ARNm***. Hélas, cette équipe n'aura pas le prix Nobel car les introns avaient été découverts un an plus tôt sur un ADN de virus par des chercheurs américains (Philipp A. SHARP [1944] & Richard J. ROBERTS [1943] – Nobel 1993).



• L'hybridation entre un gène et son ARN messager

En mettant en présence les deux chaînes (dissociées par la chaleur) de la molécule d'ADN d'un gène de procaryote et l'ARN messager transcrit à partir de ce gène, on a observé qu'une molécule constituée d'un brin d'ADN et d'un brin d'ARN pouvait se reformer : c'est l'hybridation moléculaire. D'un bout à l'autre de cette molécule hybride, chaque nucléotide de la chaîne simple d'ADN est apparié avec un nucléotide complémentaire de l'ARN messager. On pensait qu'il en était de même chez tous les êtres vivants.

• Une observation inattendue

En 1977, P. Chambon et son équipe étudient le gène de l'ovalbumine, la principale protéine du blanc d'œuf. Ils mélangent l'ADN dénaturé du gène et son ARN messager cytoplasmique. En observant au microscope électronique les résultats de cette hybridation (*photographie* ci-contre), ils constatent qu'elle n'est pas totale : l'ARN messager est plus court que l'ADN du gène !

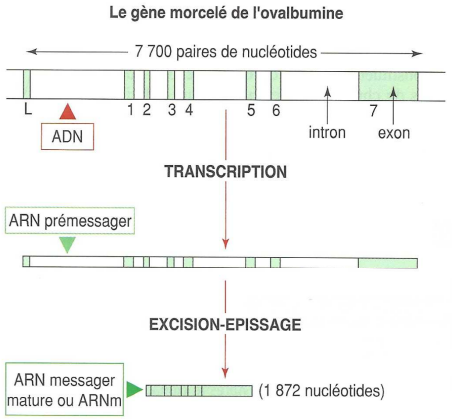
Un résultat surprenant obtenu par des chercheurs de Strasbourg en 1977.

L'ARN messager était jusque-là considéré comme une copie complète du gène. Les résultats obtenus par différentes équipes, dont celle de Strasbourg, permettent de proposer un nouveau modèle de transcription.

Dans le noyau des cellules eucaryotes, le gène est d'abord entièrement transcrit en un ARN prémessager. Des séquences de bases, les **introns**, sont ensuite excisées (éliminées) ; celles qui restent, les séquences codantes ou **exons**, sont épissées (recollées les unes aux autres). Le mécanisme d'excision-épissage donne naissance à un ARN messager mature qui sort du noyau et est traduit en séquence polypeptidique.

La découverte d'introns et d'exons dans les gènes d'eucaryotes introduit un **nouveau concept**, celui de **gène morcelé**.

À titre d'exemple, le gène humain du facteur VIII de coagulation (dont les mutations sont à l'origine de l'hémophilie A) est une séquence de 183 000 paires de bases avec 26 exons et son ARNm cytoplasmique contient 8 860 bases.



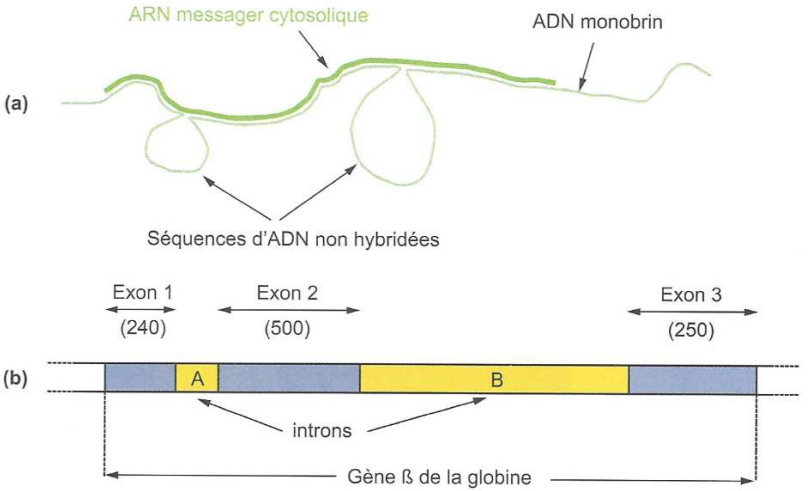
L'ARN messager cytoplasmique n'est pas une copie complète du gène.

FIGURE 49. **La découverte des introns chez les Eucaryotes et l'idée d'excision-épissage des ARN prémessagers.** *Manuel de Terminale S, spécialité SVT* (dir. R. TAVERNIER & C. LIZEAUX, Bordas, Paris, 2002).

b. Organisation des gènes eucaryotes

- Les **gènes eucaryotes** sont fondamentalement **monocistroniques** : ils sont ***composés d'une seule séquence codante de protéine***. En revanche, cette séquence est fragmentée en **exons** entrecoupés de ***portions non codantes excisées*** nommées **introns** (figures 49-50). La **transcription** d'un ADN produit ainsi un **ARN prémessager (ARNpm)** qui subit une maturation caractérisée par l'***élimination des introns*** (**excision**) et le ***raboutage des exons*** (**épissage**) : il y a alors obtention d'un **ARN messager (ARNm)**.

Les données ont été acquises grâce à la technique d'hybridation moléculaire entre un segment d'ADN génomique et l'ARNm cytosolique codé par ce même segment d'ADN (figure 17.5). Cette technique a été appliquée aux gènes de l'ovalbumine et de la globine β. L'ADN génomique est rendu monocaténaire par dénaturation thermique puis il est mis en présence de son ARNm cytosolique. La microscopie électronique à transmission permet de visualiser l'appariement éventuel de ces deux molécules a priori complémentaires.



Hybridation ADN-ARNm cytosolique et gènes morcelés.

Cas du gène ß de la globine des mammifères. Il comprend 3 exons et 2 introns ; l'ARNm final correspond aux seuls exons. Les chiffres indiquent les nombres de paires de bases, respectivement 120 et 550 pour les introns A et B. **(a)** Figures d'hybridation (d'après observation au MET), **(b)** Gène ß de la globine.

Plusieurs constats s'imposent :

- l'ADN du gène est beaucoup plus long que l'ARNm ;
- les deux extrémités de l'ADN n'ont pas d'équivalent chez l'ARNm ;
- l'ADN montre des secteurs appariés à l'ARNm séparés par des boucles d'ADN dépourvues de segment complémentaire chez l'ARNm.

FIGURE 50. **Une autre représentation des expériences d'hybridation ARN-ADN et du morcellement des gènes. Les portions régulatrices ne sont pas représentées.** D'après PEYCRU *et al.* (2013).

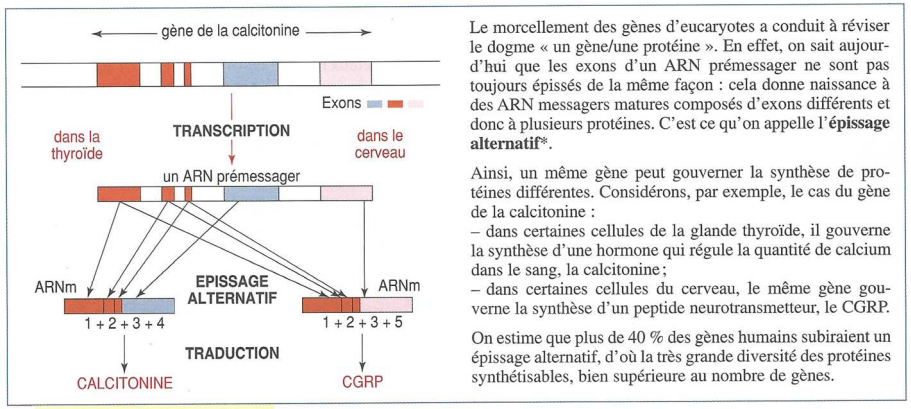
- **IMPORTANT**. Les **gènes eucaryotes** présentent également des **séquences régulatrices** en amont des portions codantes.

L'organisation des gènes eucaryotes sera précisée plus tard, notamment dans le chapitre 4 sur l'expression génétique.

- Remarque : **certains gènes eucaryotes peuvent coder plusieurs protéines** par le biais de l'**épissage alternatif** (encadré D).

Encadré D — Un gène, plusieurs protéines ?

➢ La figure ci-dessous présente la notion d'**épissage alternatif** et initie à la **génétique** très complexe **des anticorps**.



Le morcellement des gènes d'eucaryotes a conduit à réviser le dogme « un gène/une protéine ». En effet, on sait aujourd'hui que les exons d'un ARN prémessager ne sont pas toujours épissés de la même façon : cela donne naissance à des ARN messagers matures composés d'exons différents et donc à plusieurs protéines. C'est ce qu'on appelle l'**épissage alternatif***.

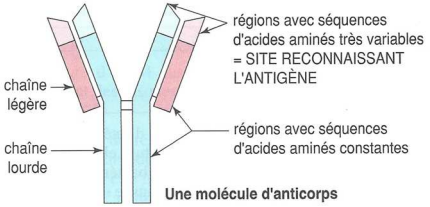
Ainsi, un même gène peut gouverner la synthèse de protéines différentes. Considérons, par exemple, le cas du gène de la calcitonine :
– dans certaines cellules de la glande thyroïde, il gouverne la synthèse d'une hormone qui régule la quantité de calcium dans le sang, la calcitonine ;
– dans certaines cellules du cerveau, le même gène gouverne la synthèse d'un peptide neurotransmetteur, le CGRP.

On estime que plus de 40 % des gènes humains subiraient un épissage alternatif, d'où la très grande diversité des protéines synthétisables, bien supérieure au nombre de gènes.

Un seul gène, plusieurs protéines !

Vous avez vu ou vous verrez en immunologie que l'organisme est susceptible de fabriquer des milliards d'anticorps différents capables chacun de reconnaître un antigène et un seul. Les anticorps, synthétisés par les lymphocytes B, sont formés par 4 chaînes polypeptidiques et c'est une région déterminée des chaînes, dont la séquence d'acides aminés est différente d'un anticorps à un autre, qui permet cette reconnaissance spécifique.

La variabilité des anticorps est codée génétiquement. Or, chez l'homme, il n'y a pas des milliards de gènes mais sans doute seulement entre 20 000 et 30 000 gènes. Lors de la formation d'un lymphocyte B à partir d'une cellule souche, différents segments de gènes répartis en différents ensembles sur les chromosomes sont assemblés au hasard. Chaque lymphocyte B né d'une cellule souche possède donc un réarrangement unique de segments de gènes ; cet assemblage constitue son gène fonctionnel qui gouverne la synthèse d'un anticorps.



Deux lymphocytes B issus de deux cellules souches différentes produisent donc des anticorps différents.

Un exemple plus complexe : une combinatoire entre segments d'ADN.

FIGURE a. Épissage alternatif (en haut). Génétique des anticorps (en bas).
Manuel de Terminale S, spécialité SVT (dir. R. TAVERNIER & C. LIZEAUX, Bordas, Paris, 2002).

D. La présence importante de séquences répétées et d'ADN non codant chez les Eucaryotes

Capacité exigible	✓ **Distinguer** les notions de séquences codantes et non codantes et **appréhender** leur importance relative.

1. Mise en évidence des séquences répétitives par les expériences de dénaturation-renaturation de l'ADN

- Par la **chaleur** (et éventuellement de l'urée), on peut **dénaturer** l'ADN, c'est-à-dire ***en séparer les deux brins*** (*suppression des liaisons H*). La **baisse de température** aboutit à la ***reformation de la structure bicaténaire*** (**renaturation**) (figure 51).

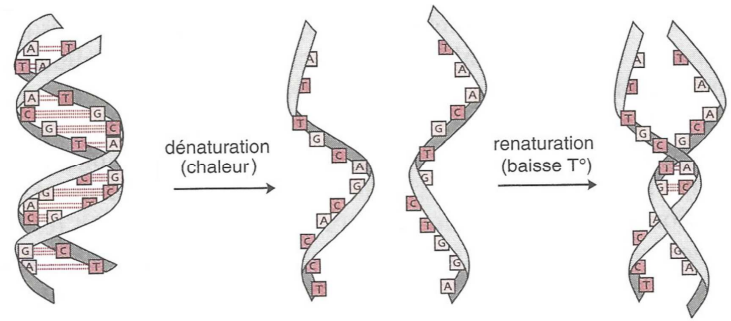
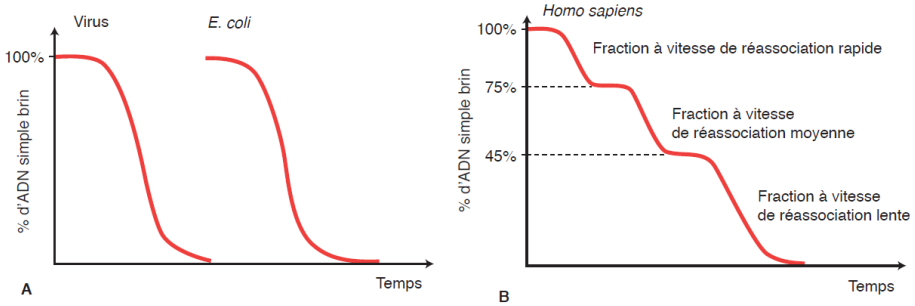


FIGURE 51. Principe de la dénaturation-renaturation de l'ADN. D'après PETIT & JULIEN (2007).



Les cinétiques monophasiques de réassociation de l'ADN dénaturé d'organismes sont caractéristiques de génome ne présentant pas de séquences répétées (A). Chez l'Homme (B), apparaissent trois paliers correspondant aux trois fractions retrouvées : plus le réappariement est rapide, plus les séquences se réhybridant sont présentes en grand nombre.

FIGURE 52. Résultats des expériences de dénaturation-renaturation de l'ADN de virus, d'*E. coli* et de l'Homme. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

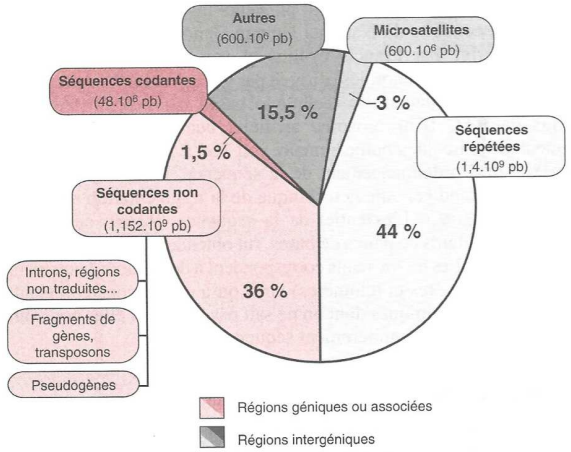
- **Deux situations** (figure 52) sont alors possibles :
  - Si **les deux brins se renaturent à une vitesse qui ne subit pas de changements brusques**, on en déduit que **chaque brin ne peut s'apparier qu'avec son brin d'origine porteur de la séquence complémentaire**. C'est le cas des **Eubactéries** (mais aussi de la plupart des **virus**) chez lesquelles on admet qu'***il y a très peu de séquences répétées***.

Notons que, ***chez les Eubactéries, on considère que la majorité de l'ADN est codant***. Chez *E. coli* par exemple, **90 % de l'ADN** serait transcrit en ARN. Les 10 % restants correspondent en majorité à des **portions régulatrices** (+ un peu d'**ADN espaceur** et des **séquences transposables**) ainsi que les séquences codant les **ARNr**, **ARNt**…

  - Si **les deux brins se renaturent à une vitesse qui présente des paliers**, on en déduit que **les portions qui se renaturent en premier sont hautement répétées** (*elles trouvent facilement une séquence complémentaire*) alors que **les séquences qui se renaturent en dernier ne sont présentes qu'en un seul exemplaire** (*elles ne peuvent s'associer qu'avec leur séquence complémentaire d'origine*). C'est le cas chez les **Eucaryotes**.

2. Nature des séquences répétitives des Eucaryotes

- ***La proportion de séquences répétitives varie grandement d'un Eucaryote à un autre***.



Différents types de séquences au sein du génome humain.

La majorité des séquences ne codent pas des protéines. Seules 1,5 % des séquences soit 48 mégabases sur 3 200 pour le génome complet, correspondent à des exons au sein de gènes codants.

FIGURE 53. Composition du génome humain : une vision possible.
D'après PETIT & JULIEN (2007).

- Nous proposons d'étudier l'exemple du **génome de l'Homme** (figure 53) en sachant que les proportions avancées peuvent varier selon les auteurs. On trouve ainsi :
  - **25 % de séquences hautement répétées**
  - **30 % de séquences moyennement répétées**
  - **45 % de séquences uniques**

- Au sein du génome humain, on trouverait **30 %** (variable selon les auteurs) qui correspond à de l'**ADN génique au sens le plus large** incluant :
  - Pour **moitié, des gènes uniques** ;
  - Pour **moitié, des familles multigéniques** ;
  - Pour **1 % environ**, des **gènes répétés en de très nombreux exemplaires** codant par exemple les **ARNt**, les **ARNr** ou encore les **histones** exprimés dans toutes les cellules.

Notons que les **séquences codant des ARN non messagers** sont **considérées par certains auteurs comme « non codantes »**, restreignant la notion d'**ADN codant** aux **exons protéiques**.

L'**ADN génique** est *l'**ADN transcrit*** mais, au sein de ces séquences, seule une **petite proportion** est constituée d'**exons codant des portions de protéines**. On pense que ***les exons hors séquences non traduites (ADN codant au sens le plus strict) représentent environ 1,5 % du génome***. ***Beaucoup d'ADN transcrit correspond à des introns*** qui seront **excisés**.

- Au sein du génome humain, on trouve de l'**ADN espaceur non répété** : il composerait près de **25 % de l'ADN total** humain et sa fonction reste floue. On y trouve des **pseudogènes** (***gènes inactifs au sein d'un génome, du fait d'altérations génétiques comme des mutations les rendant incapables de conduire à la production d'une protéine***). Ce sont souvent d'**anciens gènes fonctionnels**.

- Enfin, on trouve les **séquences répétées (hors gènes répétés)** qui correspondraient à environ **45 % de l'ADN total**. Parmi ces séquences, on peut citer :
  - Là encore des **pseudogènes** appartenant à des **familles mutigéniques**.
  - Les **séquences satellites**, **microsatellites**, **minisatellites** : ***courtes séquences (100 à 500 pb) formées hautement répétées, parfois formées par la répétition de motifs de quelques nucléotides*** (cas des séquences des **centromères** ou des **télomères**). Leur fonction n'est pas complètement comprise.
  - Les **transposons** : ***séquences d'ADN mobiles dans le génome qui se déplacent de manière autonome***. Les mécanismes de la transposition dépassent toutefois le cadre de ce cours.
  - …

Pour désigner l'***ADN non codant***, certains auteurs parlent d'**ADN « poubelle »** (*junk DNA*), **notamment celui sans fonction connue**, mais des **fonctions hypothétiques** sont proposées par cet ADN. *Sans nul doute, la biologie moléculaire apportera de nouvelles données sur cet ADN dans les décennies à venir.*

E. Des génomes de taille variable et sans lien avec la position phylogénétique du taxon : le paradoxe de la valeur c

- On peut appeler **valeur c** la ***taille d'un génome en nombre de paires de bases***. On appelle **paradoxe de la valeur c** le constat qu'il n'existe ***pas de lien entre la position phylogénétique d'un taxon et la taille de son génome*** (tableau IV-V).

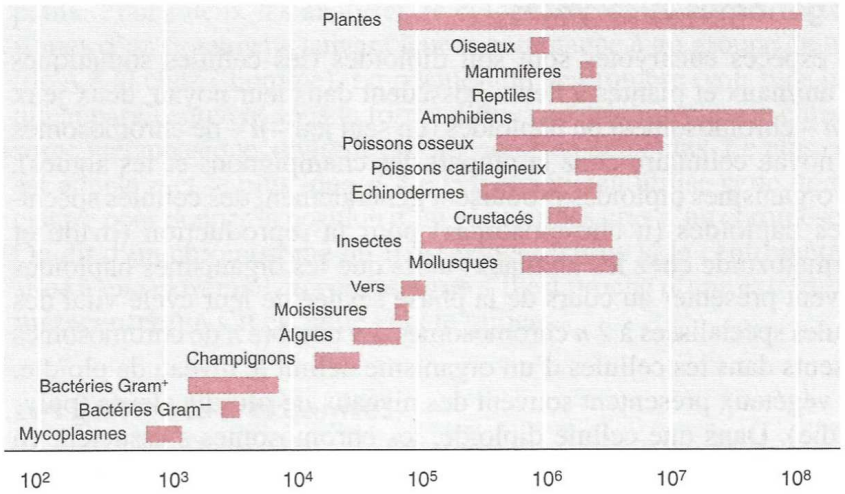
Certains auteurs disent plutôt qu'il n'existe pa***s de lien entre la « complexité » des organismes et leur taille de génome*** mais **cette notion de « complexité » n'a jamais reçu de définition pertinente et unanime** (encadré E).

⩛ TABLEAU IV. Comparaison du génome de quelques organismes.
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

Taille des génomes de quelques êtres vivants procaryotes (*Mycoplasma* et *E. coli*) et eucaryotes (les autres)

Organisme	Nombre de paires de bases	Nombre de gènes estimés	Densité génique (Gènes/Mb)
Mycoplasma	$0{,}6.10^6$	450	860
E. coli	4.10^6	4 000	950
Saccharomyces cerivisiae	12.10^6	6 000	480
Arabidopsis thaliana	142.10^6	26 000	220
Caenorhabditis elegans	97.10^6	19 000	190
Drosophila melanogaster	137.10^6	14 000	82
Homo sapiens	3.10^9	20 à 25000	6.25

⩛ TABLEAU V. Comparaison du génome de quelques organismes (en kb).
D'après PETIT & JULIEN (2007).



Quantité d'ADN présent dans les génomes de différents groupes d'organismes.

Bilan (adapté du programme)

✓ Le **génome des Eucaryotes** présente une **part variable** de **séquences non codantes** selon les espèces.

Encadré E « Complexité » et paradoxe de la valeur c

(Au-delà du programme : pour information)

La « complexité » des organismes, l'impossible définition

➢ De manière surprenante, il est « **évident** » pour nombre de scientifiques qu'une bactérie comme *Escherichia coli* est moins complexe qu'un être humain. Pourtant, **cette « évidence » repose-t-elle sur des critères objectifs ou bien sur une indéfinissable « intuition » empreinte de subjectivité et de jugement de valeur ?** Sur **quels critères** peut-on dire qu'**un organisme est plus « complexe » qu'un autre** ? Le tableau 1 montre qu'il n'existe **aucun critère vraiment opérationnel** pour définir une notion que l'on baptiserait « complexité » dans l'ensemble du vivant. Il faudrait alors **combiner plusieurs critères** mais dans ce cas, si deux critères s'opposent, il conviendra de définir un ordre de précession des critères… qu'il faudra pouvoir justifier scientifiquement ! On voit donc que ***poser la question de la « complexification » du vivant est quasi-impossible puisque la question même ce qu'est ou de ce qui fonde la « complexité » des organismes ne trouve pas de réponse satisfaisante et n'est, en tout cas, certainement pas tranchée*. La science ne peut pas évaluer quelque chose qu'on ne parvient pas à conceptualiser ni à appréhender rigoureusement**. La « complexité » apparaît donc davantage comme un **jugement de valeur** que comme un concept scientifique et dès lors, il appartient à d'autres champs disciplinaires que celui de la biologie (comme la philosophie ?) de s'interroger sur ce concept. .

Le paradoxe de la valeur c est-il un vrai paradoxe ?

➢ Il est dit de longue date qu'***il n'existe pas de lien entre la « complexité » d'un organisme et la taille de son génome*** (nommée **valeur C** car c'est une constante pour un organisme donné), ce qu'on appelle « **paradoxe de la valeur C** ». La formulation de **ce paraxode ne nous dit néanmoins pas quel autre critère est retenu pour appréhender la complexité** et, comme nous avons vu qu'**aucun critère d'appréciation de la complexité** autre que génomique n'était vraiment objectivable (et le paradoxe ainsi formulé fait clairement référence à une complexité autre que génomique), il apparaît qu'**il y aurait un « paradoxe » entre la taille du génome et quelque chose d'intuitif qu'on n'arrive pas à définir ni à appréhender rigoureusement !** D'autres auteurs, conscients du problème et de la **vacuité de la notion de complexité** des organismes, ont proposé de formuler le paradoxe différemment : ***il n'existe pas de lien entre taille du génome et position phylogénétique d'un organisme***, ce qui est pour le coup **beaucoup plus rigoureux** (puisque la position phylogénétique est une réalité biologique appréhendable). En réalité, cet apparent paradoxe peut être levé en remarquant que :

- Dans certains taxons (comme les Angiospermes où la valeur C varie de 10^7 à 10^{11} pb), les phénomènes de **modification du caryotype**, notamment par **polyploïdisation**, sont **fréquents**, ce qui **augmente grandement la taille du génome**.
- Les **processus d'augmentation de la taille du génome (duplications, transpositions, mutations chromosomiques…) sont fréquents à l'échelle de l'évolution** et peuvent faire **varier** de manière importante la **taille des génomes**.
- Il existe à l'inverse des **simplifications de génomes qui peuvent intervenir suite à la perte d'une fonction** (cas de la **diminution du nombre de gènes chloroplastiques** dans les taxons ayant perdu les plastes ou ayant des plastes non photosynthétiques).

➢ **L'évolution est un processus qui modifie les génomes en permanence, y compris entre taxons apparentés, sans obéir à une tendance régulière et uniforme**. Il y a **ajustement adaptatif** de la **taille du génome** en fonction des **forces évolutives** (dont la sélection) qui s'exercent sur les organismes associés à leur milieu de vie ou aux contraintes de leur plan d'organisation.

TABLEAU 1. Les critères possibles d'évaluation de la complexité des organismes et leurs limites.

Critère retenu	Limites du critère
Nombre de cellules	▪ Ce critère ne fonctionne pas pour comparer pour des unicellulaires entre eux (comment comparer la complexité de deux Eubactéries par exemple ?). ▪ Il est impossible de compter les cellules de la plupart des pluricellulaires : on ne les estime que de manière indirecte et spéculative par des calculs se fondant sur des extrapolations. ▪ Le nombre de cellules est souvent fonction de la taille dans beaucoup de groupes (notamment animaux), ce qui n'est pas forcément un grand indice de « complexité » : ainsi une Souris serait présentée comme moins complexe qu'un Éléphant.
Nombre de types cellulaires	▪ Des « types cellulaires » peuvent apparaître ou disparaître de manière imprévisible dans l'évolution. ▪ Sur quels critères peut-on dire de deux cellules qu'elles font partie d'un même type cellulaire ou qu'elles relèvent de deux types cellulaires différents ?
Nombre d'organes	▪ Ce critère ne permet pas de comparer des organismes qui n'ont pas déjà un plan d'organisation un temps soit peu similaire. ▪ Des organes peuvent apparaître ou disparaître assez inopinément dans l'évolution. ▪ Sur quels critères peut-on dire de deux structures qu'elles font partie d'un même organe ou qu'elles constituent deux organes différents ?
Diversité des tissus	▪ Les organismes assez proches ont globalement les mêmes types de tissus donc ne peuvent être appréhendés par ce critère. ▪ Là encore, il conviendra de définir à partir de quels critères on peut que dire deux tissus sont différents ou constituent un seul et même tissu. ▪ Ce critère est d'usage impossible chez des organismes n'ayant pas un même plan d'organisation et donc des tissus homologues.
Complexité comportementale	▪ On a parfois proposé de retenir ce critère sans qu'aucune définition plausible de la « complexité » d'un comportement n'ait jamais pu être aportée : une attention particulière a été portée sur le comportement social mais, en réalité, il s'agit plus de comparer la socialité animale à la socialité humaine prise comme référence (et considérée *a priori* comme la plus complexe) que de fournir un vrai substrat objectif. ▪ Les organismes n'ayant pas de vrai « comportement » ne peuvent être ainsi appréhendés, ce qui réduit le champ d'application de ce critère aux Métazoaires.
Complexité du système nerveux	▪ Ce critère ne fonctionne que pour les organismes eumétazoaires (qui sont pourvus d'un système nerveux). ▪ Il convient de définir ce qui fonde la complexité du système nerveux : le nombre de neurones ? la présence ou non de cellules gliales engainantes autour des axones (comme la gaine de myéline des Gnathostomes) ? La taille du cerveau (dans ce cas, le Cachalot est beaucoup plus complexe que l'Homme) ?
Nombre de gènes dans le génome	▪ Il s'agit là (enfin) d'un critère objectivement appréhendable dont l'étude est permise par les travaux de séquençage génomique dont nous disposons ▪ Les phénomènes de polyploïdisation évolutivement fréquents, particulièrement dans les génomes de groupes tels que les Angiospermes, peuvent « gonfler » le nombre de cadres de lecture détectés mais impliquent-ils vraiment une « complexification »? ▪ Il faut être prêt à dire qu'un plant de maïs (50 000 gènes) est nettement plus complexe qu'un être humain (30 000 gènes) – ce qui n'a rien de choquant scientifiquement.
Taille du génome (valeur *c*)	▪ Il s'agit là encore d'un critère objectivement appréhendable. ▪ Les phénomènes de polyploïdisation peuvent là encore « gonfler » la taille des génomes mais impliquent-ils vraiment une « complexification » ? ▪ Il faut être prêt à dire qu'un unicellulaire comme l'amibe *Polychaos* (675 000 Mpb) est nettement plus complexe qu'un être humain (3 400 Mpb).

IV. Des cellules qui peuvent s'intégrer structuralement et fonctionnellement dans un organisme pluricellulaire

- La **cellule acineuse pancréatique** et la **cellule du parenchyme foliaire palissadique**, les deux exemples de cellules que nous avons abordé pour l'instant, appartiennent toutes deux à un **organisme pluricellulaire** dans lequel elles ***s'intègrent structuralement et fonctionnellement***.
- Notre étude va également nous amener ici à aborder d'**autres types cellulaires**.

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** (revoir Encadré B) et **parfois secondairement perdue** (exemple : les « levures » au sein des Eumycètes).

A. Une intégration qui suppose la spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules par différenciation

Capacités exigibles
- ✓ **Caractériser** une cellule différenciée, notamment par **comparaison** avec une cellule souche.
- ✓ **Associer** l'état pluricellulaire à la spécialisation cellulaire

- Dans un **organisme pluricellulaire**, les **cellules** sont généralement **spécialisées**, c'est-à-dire qu'***elles remplissent une fonction donnée***. Ces **caractéristiques fonctionnelles particulières** sont dues à ***l'acquisition de particularités structurales*** par **différenciation** à partir ***cellules peu ou pas différenciées*** qu'on peut appeler **cellules-souches**.

1. Deux exemples de cellules animales différenciées et leur intégration dans l'organisme

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

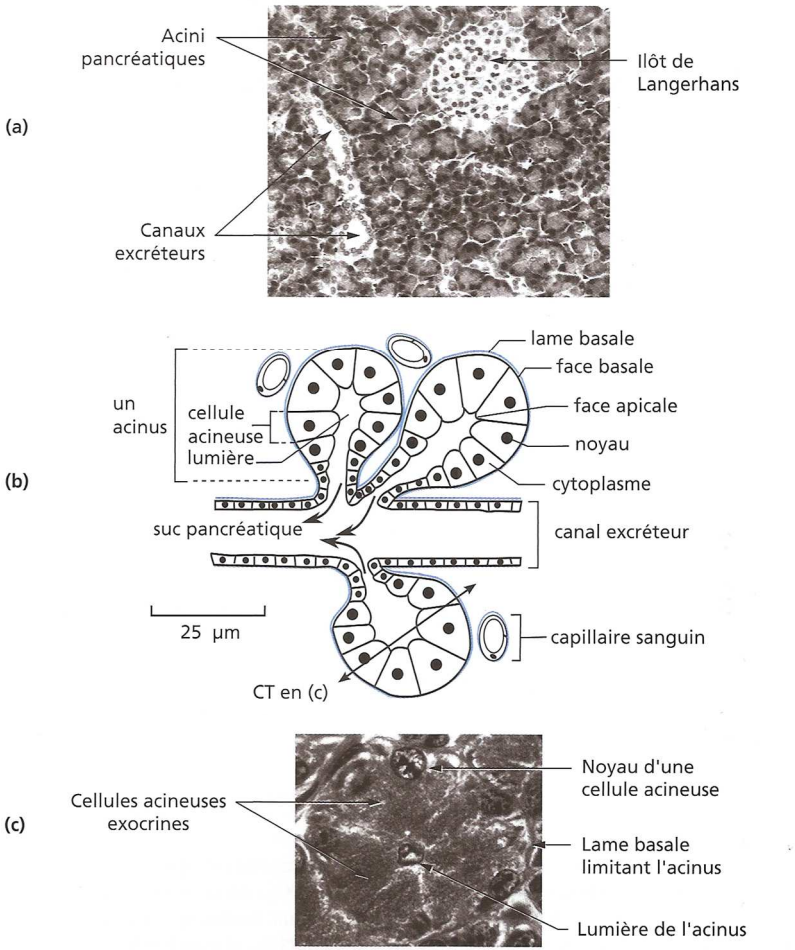
α. Le pancréas, organe amphicrine

- Le **pancréas** est un **organe glandulaire amphicrine** : il possède ***à la fois une activité de sécrétion endocrine (sécrétion d'hormones dans le sang) et une activité exocrine (sécrétion de substances dans les lumières de l'organisme ou à l'extérieur de l'organisme – en l'occurrence dans une lumière)***.
- 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). Il comprend 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 54).
- Au sein des acini, les **cellules exocrines** produisent des **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 pancréatique** qui ***sécrète également des ions bicarbonates*** (figure 54). ***Les enzymes et le liquide riche en bicarbonates*** forment ensemble le **suc pancréatique**.
- 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. 55).

Voir **TP 1.1.** + 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***.



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 54. Organisation tissulaire du pancréas. D'après PEYCRU *et al.* (2010a)
À compléter par l'étudiant.

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 %

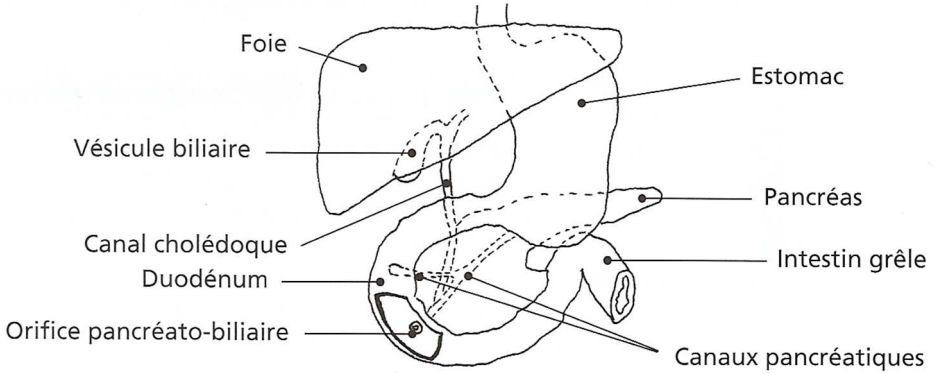


FIGURE 55. Situation anatomique du pancréas. D'après PEYCRU *et al.* (2010a)
À compléter par l'étudiant.

À vous de jouer !	Comment la CAP s'insère-t-elle structuralement dans un tissu et l'organisme des Mammifères ?	
Savoirs à construire	Tissu pancréatique et pancréas	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à effectuer		
▪ *À partir des données présentes dans le texte et du TP 1.1., **complétez** les légendes des figures 54-55.*		

β. La CAP, une cellule sécrétrice exocrine : éléments de rappels des relations structure-fonction (abordées plus haut)

- *Revoir les éléments vus en début de cours (I, II).*
- On peut rappeler les **caractéristiques suivantes** :
  - Des **organites** dont le **nombre** et **l'organisation** est en lien avec la **fonction de sécrétion** :
    - **Noyau développé** en lien avec une **forte activité génétique**,
    - **Réseau endoplasmique REG-Golgi-vésicules d'exocytose développé** en lien avec une **forte activité sécrétoire**,
    - **Mitochondries nombreuses**, assurant la **fourniture en ATP** des cellules ;
  - Une **polarité structurale et fonctionnelle** en lien avec des **flux polarisés** de **matière**, **d'énergie** et **d'information** (revoir I et II).
  - L'**organisation en acinus** qui permet
    - Une **convergence des sécrétions** dans une même **lumière** ;
    - Une **coordination de l'activité des cellules en contact** grâce à des **jonctions *gap*** et une **sensibilité aux mêmes signaux**.

b. La cellule musculaire striée squelettique (CMSS), une cellule plurinucléée hautement différenciée au cytosquelette contractile

α. Le muscle, organe contractile à l'origine du mouvement

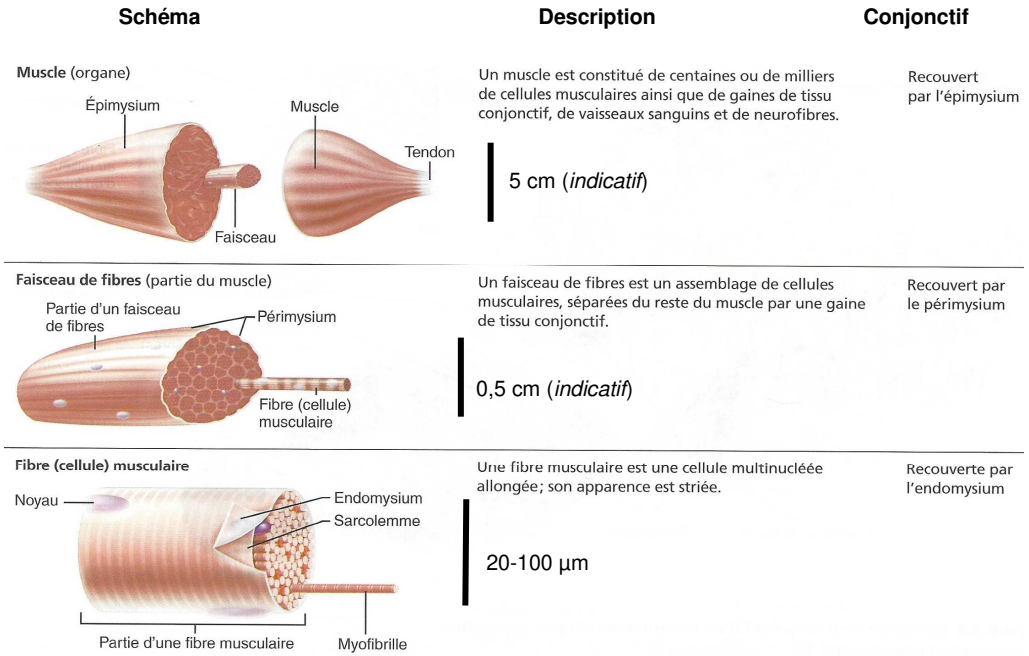


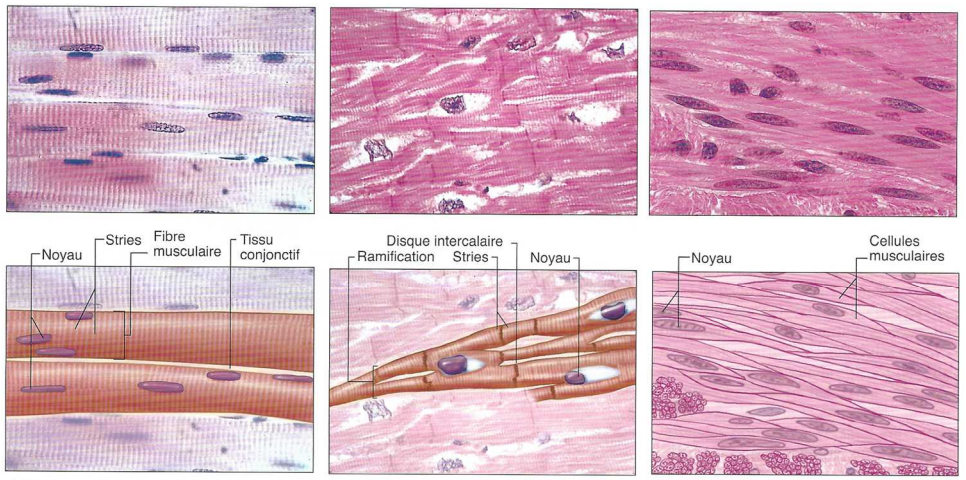
FIGURE 56. Le muscle, un ensemble de fibres musculaires.
D'après MARIEB & HOEHN (2015). *À compléter par l'étudiant.*

- Un **muscle squelettique** (figure 56) est un ***organe contractile attaché aux os et dont le raccourcissement (contraction) permet l'exécution d'un mouvement***.
- Les **muscles squelettiques** participent aussi au **maintien de la posture** ou permettent encore la **ventilation**.

*Remarque : il existe **deux autres types de muscles** (**muscle strié cardiaque**, **muscles lisses**) qui sont chacun caractérisés par un **tissu musculaire particulier**. Ces autres tissus et muscles (encadré F) seront traités avec la **circulation animale** essentiellement (chapitre 10).*

Encadré F Les trois types de muscles : une vision illustrée

D'après VANDER et al. (2013)



Comparaison des muscles a) squelettique, b) cardiaque et c) lisse, observés en microscopie optique (en haut) et représentés sous forme schématique (en bas). Les muscles cardiaques et squelettiques ont un aspect strié. Les cellules des muscles cardiaque et lisse tendent à n'avoir qu'un noyau, alors que les fibres musculaires squelettiques sont multinucléées.

Le **muscle cardiaque** et les **muscles lisses** sont abordés dans les chapitres concernés.
Voir aussi le **complément 3** sur l'histologie animale.

i. Organisation fondamentale du muscle squelettique : du tissu musculaire et du tissu conjonctif

- Un **muscle** (figure 56) comprend des **tissus variés** : tissu musculaire strié squelettique, tissu conjonctif, vaisseaux sanguins, cellules sensorielles et fibres nerveuses. Le **tissu conjonctif** assure la ***cohésion d'ensemble*** de l'organe ; il est produit par des **fibroblastes**.
- Les **cellules musculaires** peuvent être appelés **cellules musculaires striées squelettiques** ou **fibres musculaires striées squelettiques** (ou encore **myocytes striés squelettiques**) ; dans la suite, on dira simplement « fibres » ou « fibres musculaires ». Elles sont ***entourées d'un tissu conjonctif*** nommé **endomysium**. En leur sein, on trouve de ***longues structures cytosquelettiques cylindriques disposées dans le sens de la longueur des cellules*** qu'on appelle **myofibrilles**.
- Chaque **fibre musculaire** appartient elle-même à un ***assemblage de fibres musculaires recouvertes chacune d'endomysium*** qu'on appelle **faisceau musculaire** et qui est ***recouvert d'un conjonctif*** nommé **périmysium**.

- Enfin, ***tous les faisceaux de fibres musculaires d'un muscle*** forment justement ce **muscle** et sont ***recouverts d'un conjonctif*** nommé **épimysium**.

Relation structure-fonction

On notera que **toutes ces structures**, quelle que soit **l'échelle** considérée, sont **rectilignes** et **disposées dans le sens d'allongement du muscle** qui est aussi la **direction du mouvement** (voir iii).

ii. Les muscles, des organes ancrés aux os par des structures conjonctives résistantes nommées tendons

- Un **muscle** est relié au **squelette** en **au moins à deux endroits** par des **tendons** qui sont des ***structures résistantes de tissu conjonctif dense s'arrimant sur un os*** (figure 57). Leur importante **richesse en collagène** leur permet de **résister aux forces de tension** particulièrement **fortes** qui peuvent s'y exercer.
- Entre deux os, une **articulation** (***zone de jonction entre deux os s'emboîtant plus ou moins***) assure une **mobilité des segments** concernés de l'organisme ; ***l'attachement des os*** est permis par des **ligaments** et ***un fluide visqueux lubrifiant est présent entre les os*** (**synovie**) (figure 58).

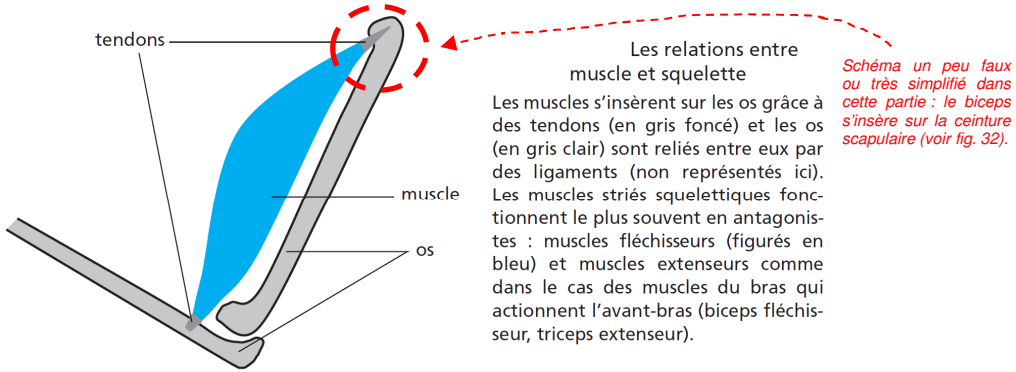


FIGURE 57. L'ancrage squelettique d'un muscle. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

Notion d'articulation

Les **os** peuvent être **associés les uns aux autres** tout en restant **mobiles**, maintenus proches par des **ligaments** (également ***constitués de conjonctif dense très résistant***) au sein de **zones complexes** qu'on appelle **articulations** (figure 58) ; un ***liquide de composition complexe produit par la capsule articulaire*** et qu'on appelle **synovie** assure la **lubrification du système** ainsi que d'autres fonctions annexes.

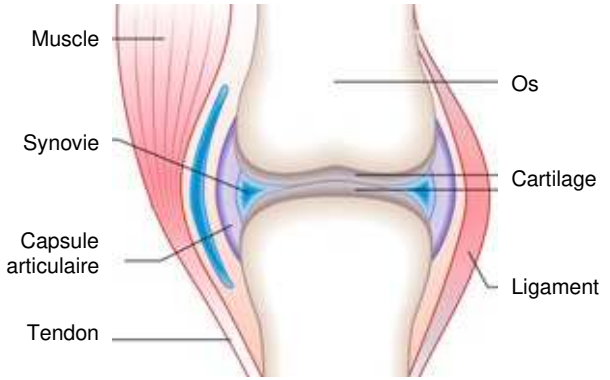


FIGURE 58. Organisation très simplifiée d'une articulation. http://www.procell-nutrition.com/fr/myostim-solution-arthrose-et-sante-musculaire (consultation avril 2016).

iii. Les muscles, des organes dont la contraction assure un déplacement rectiligne d'une partie du corps par rapport à une autre (mouvement)

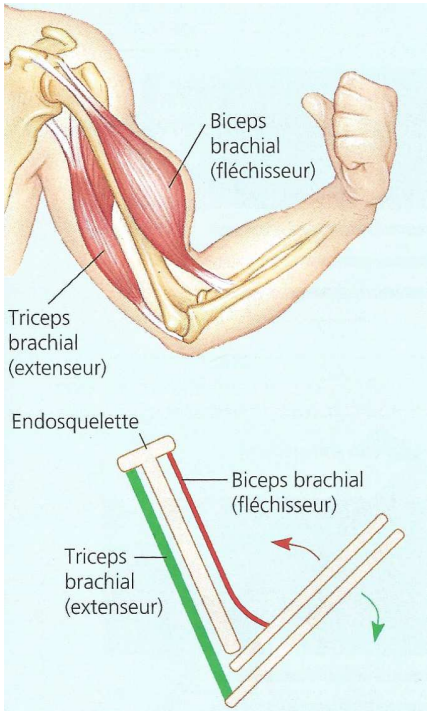


FIGURE 59. Les mouvements assurés par deux muscles antagonistes : le fléchisseur du bras et son extenseur. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- La **contraction** d'un muscle, c'est-à-dire son ***raccourcissement***, permet de ***déplacer une portion de l'organisme correspondant à un os sur lequel le muscle est arrimé***. On appelle **mouvement** un tel ***déplacement d'une partie du corps par rapport à une autre***.
- Le **mouvement assuré par la contraction d'un muscle** donné est **rectiligne** : il se fait ***dans une seule direction*** qui est à mettre en lien avec le **caractère rectiligne des fibres musculaires** et de l'organisation des **myofibrilles** à l'intérieur (voir plus loin). En vis-à-vis d'un muscle donné existe souvent un **muscle antagoniste *capable de réaliser le mouvement opposé*** (figure 59).

β. La cellule musculaire striée squelettique : relations structure-fonction

Le **contrôle de la contraction** est en partie abordé dans le **chapitre 2 (Membranes)** lorsqu'il est question du **fonctionnement synaptique**. Le **fonctionnement énergétique de la CMSS** sera abordé dans le **chapitre 5 (Métabolisme)**.

Le couplage excitation-contraction n'est pas explicitement au programme.
Voir aussi le **TP 1.1.** (étude microscopique de la cellule musculaire)

i. Des fibres musculaires dont les myofibrilles peuvent se raccourcir

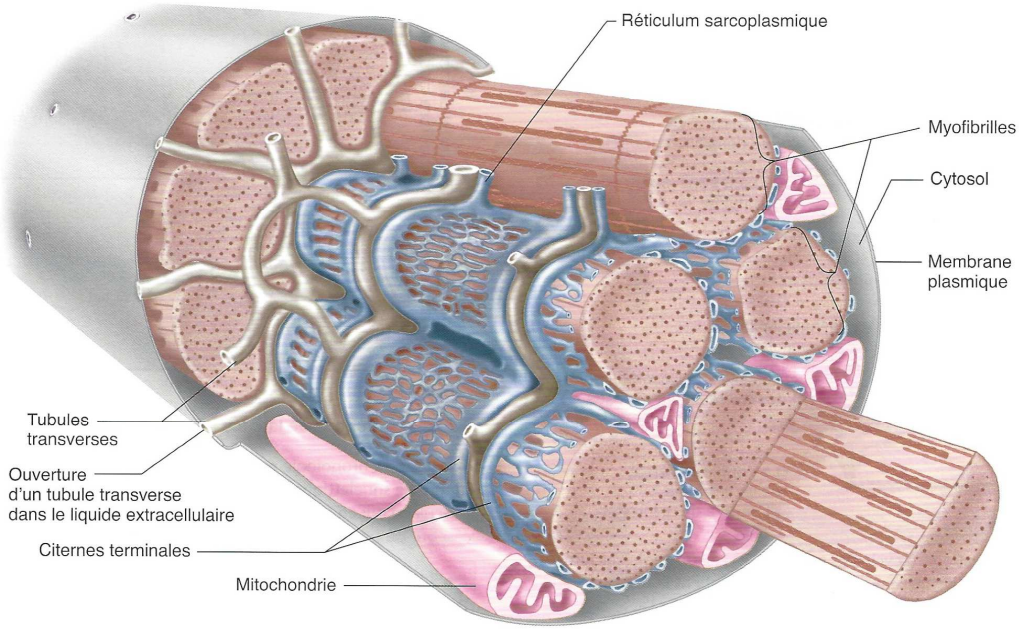


FIGURE 60. Ultrastructure schématique en trois dimensions d'une fibre musculaire.
D'après VANDER *et al.* (2013). *À compléter par l'étudiant.*
Les noyaux ne sont pas représentés.

- Les **fibres musculaires** (figure 60) présentent les caractéristiques suivantes :
  - Elles sont **rectilignes** et **peuvent aller d'un tendon à l'autre** dans le muscle, pouvant atteindre **plus de 40 cm** dans **certains muscles**. Elles font en revanche **entre 20 et 100 µm de diamètre**.
  - Elles comprennent de très **nombreux noyaux** rejetés à la **périphérie de la cellule** (figure 60). Chaque fibre est donc un **syncytium**[1] (pl. *syncytiums* ou *syncytia*), c'est-à-dire une ***cellule multinucléée issue de la fusion de cellules préexistantes***. Les fibres musculaires sont en effet ***formées par fusion de myoblastes mononucléés*** (encadré F – voir chapitre 17).
  - Le ***cytosol*** s'appelle **sarcoplasme** et comprend essentiellement des ***agrégats rectilignes, de section circulaire et composés de cytosquelette qui permettent le raccourcissement*** qu'on appelle **myofibrilles**. Une **myofibrille *s'étend longitudinalement d'un bout à l'autre de la fibre musculaire***.

Le **sarcoplasme** est en outre riche en **glycogène** (réserve glucidique utilisée lors de l'effort), en **enzymes glycolytiques** permettant la **production d'énergie** et souvent en **myoglobine** qui facilite la **captation de dioxygène sanguin**.

Encadré G L'origine de la structure syncytiale des fibres musculaires

Voir chapitre 17 (Développement animal)

➢ Les **fibres musculaires striées squelettiques** sont mises en place lors de **l'organogenèse** mais aussi **tout au long du développement** (et même de la **vie adulte**, lorsque des **fibres usagées** sont **remplacées** ou que de **nouvelles** sont **formées**). Lors du développement précoce, des **cellules mononuclées du myotome** (déterminées à donner du muscle) fusionnent en **myotubes *très longs et plurinucléés*** (donc **syncytiaux**) dont la **différenciation progressive** permettra de former des **fibres musculaires** (figure a).

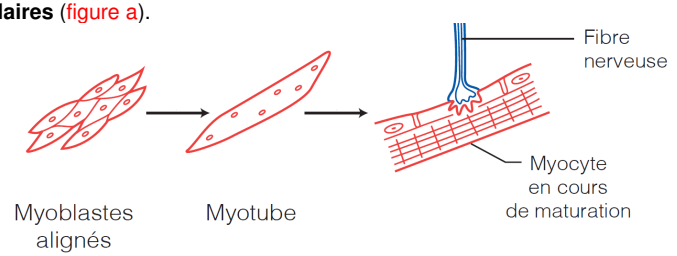


FIGURE a. Formation d'une fibre lors de l'organogenèse. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

- Chaque **myofibrille** est entourée de ***réticulum endoplasmique qui forme un réseau engainant*** et qu'on appelle ici **réticulum sarcoplasmique** (figure 22). Ce compartiment est un ***réservoir de calcium*** (rôle de **calciosome**).
- La ***membrane plasmique*** s'appelle **sarcolemme** et présente des ***petites perforations tubulaires qui plongent dans la cellule*** qu'on nomme **tubules transverses** ou simplement **tubules T** (figure 22). Ces **tubules T** ***entourent localement et extérieurement les myofibrilles et sont extrêmement proches du réticulum sarcoplasmique***, ce qui ***permet d'apporter les potentiels d'actions musculaires au plus près du réticulum et de favoriser ainsi la libération de calcium contrôlant la contraction***.

[1] Ne confondez pas un **syncytium** (= ***cellule multinucléée issue de la fusion de nombreuses cellules préexistantes***) avec un **cœnocyte** (= ***cellule multinucléée où les noyaux sont issus de nombreuses caryocinèses, sans qu'il y ait eu cytocinèse***). Les **cœnocytes** se trouvent surtout chez les **organismes végétaux**.

- On notera enfin la présence d'**abondantes mitochondries** qui permettent la ***production d'ATP*** fortement consommée par la **cellule en exercice**. Celles-ci ***s'insinuent entre les myofibrilles*** (figure 60).

ii. Des myofibrilles dont les unités de raccourcissement sont des sarcomères

- Les **sarcomères** constituent les ***unités de raccourcissement des myofibrilles, allant d'une ligne Z à une autre ligne Z*** (figures 23-24 – bien lire l'encadré rouge page 22). Les **sarcomères**, longs de **quelques µm** et très **riches en protéines du cytosquelette**, sont constitués de **myofilaments épais de myosine** entre lesquels se trouvent des **myofilaments fins d'actine**. Les **stries Z** comprennent des protéines **Cap Z** qui ***stabilisent l'ensemble et au niveau desquelles s'ancrent les filaments fins ainsi que la titine ou connectine***, une ***protéine élastique qui associe les filaments épais à la ligne Z*** (souvent figurée par un « ressort » dans les schémas).

Pour voir l'allure d'une **coupe transversale dans les sarcomères** : consulter l'encadré G.

- On peut citer aussi la **tropomoduline** qui empêche ***les filaments d'actine (actine F) de se dépolymériser en actine globulaire (actine G)*** (figure 39).

L'encadré H propose une **vision d'ensemble** de **l'organisation des fibres jusqu'à l'échelle moléculaire**. On y notera aussi la présence d'une **micrographie au microscope optique** (on notera que seuls les **noyaux** et le **cytosquelette** sont ici **colorés** ; la coloration est en partie artificielle).

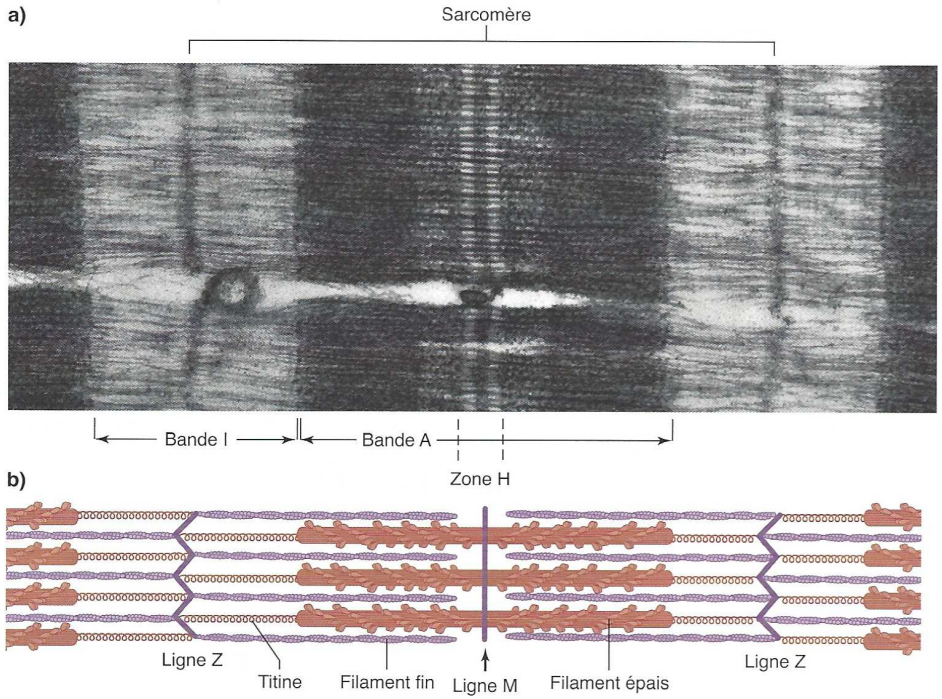
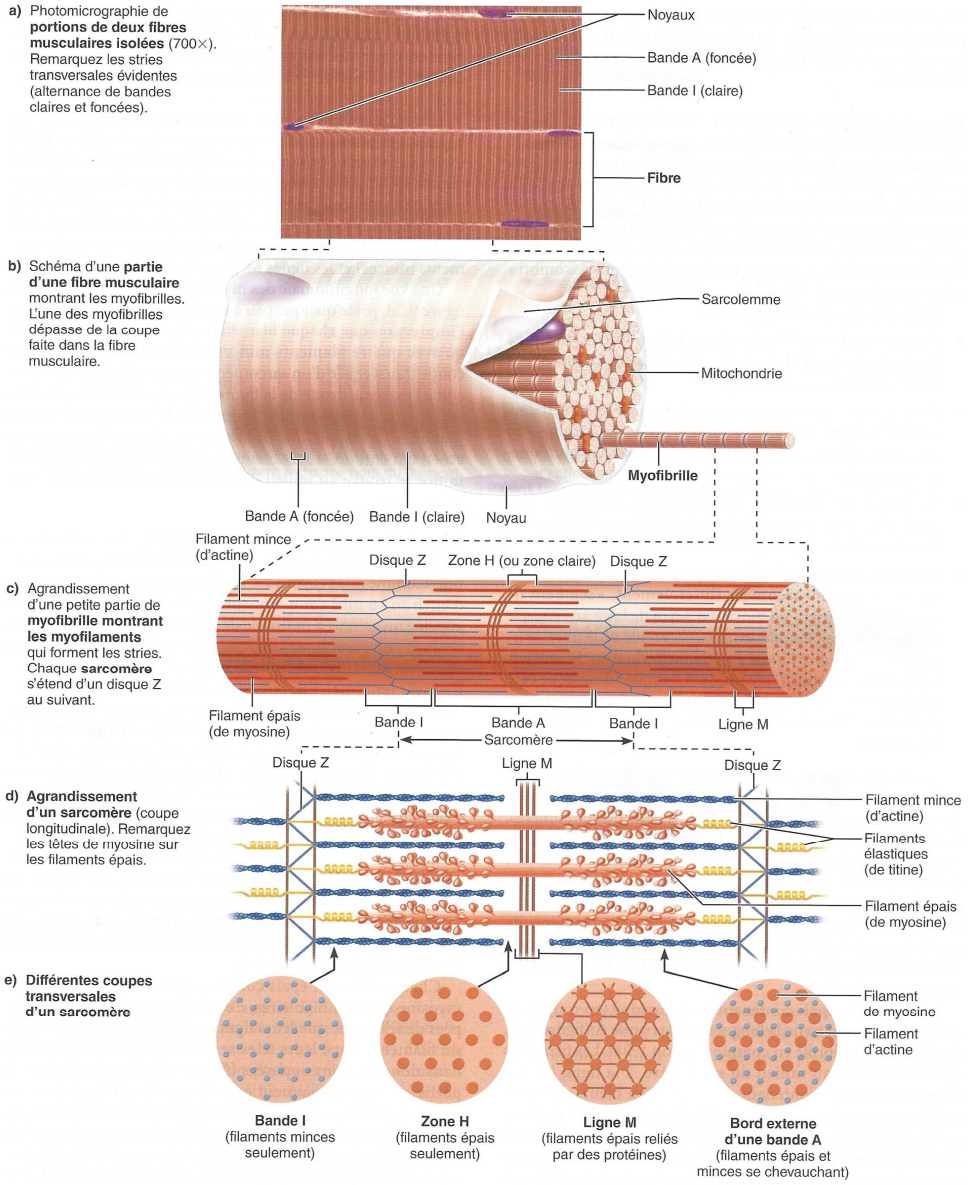


FIGURE 61. Allure d'un sarcomère en coupe longitudinale.
a) Électronographie (MET). b) Interprétation. D'après VANDER *et al.* (2013).

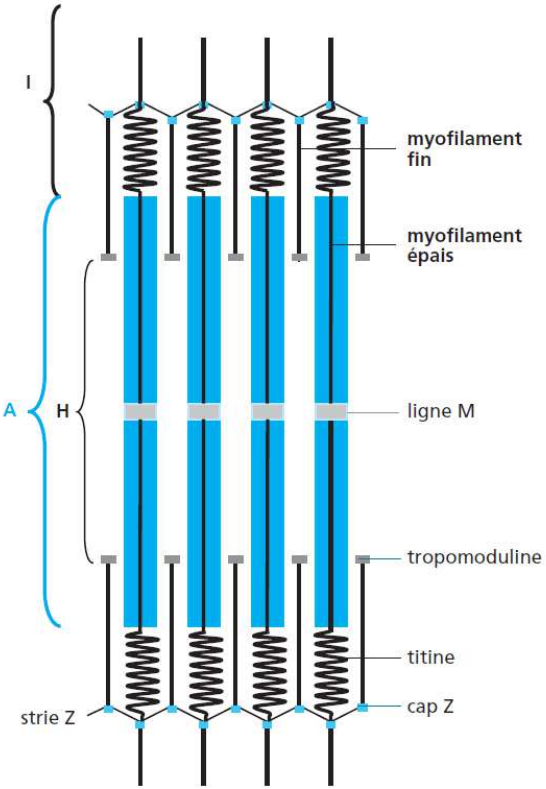
Encadré H Vue d'ensemble sur les fibres et leur organisation moléculaire

D'après MARIEB & HOEHN (2015)



En **microscopie électronique** (figure 61), l'arrangement protéique des sarcomères permet de définir des **bandes** et des **lignes**. On définit un **sarcomère** comme étant le **segment entre deux lignes Z voisines**. Dans les **coupes longitudinales** des **muscles** en **microscopie électronique**, les **lignes Z** (de l'allemand *zwischen*, signifiant « **entre** ») apparaissent comme une **série de lignes foncées**. À côté de la ligne Z, on retrouve la **bande I** (pour **isotrope**). La **bande A** (pour **anisotrope**) vient ensuite. On retrouve une **partie plus pâle** dans cette région appelée la **zone H** (de l'allemand *heller*, **plus pâle**). Finalement incluse dans cette dernière, la mince **ligne M** (de l'allemand *mittel*, **centre**) se situe à l'intérieur. Les **bandes A et I** ont été nommées d'après leurs propriétés sous **microscope polarisant**. Les bandes A et I, ainsi que la ligne Z, sont visibles au microscope optique et expliquent la **striation observée**.

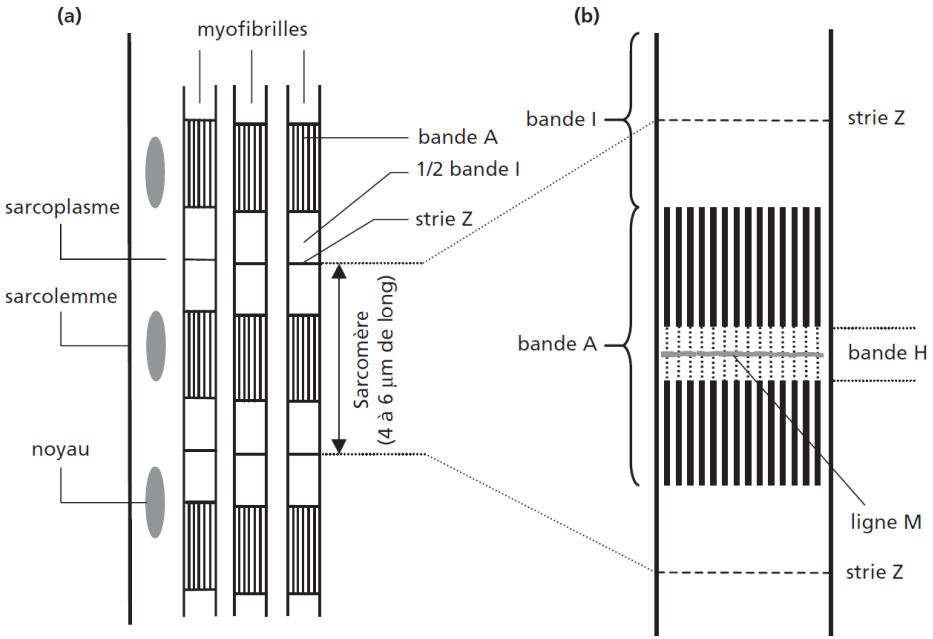
- Nous proposons ci-dessous un **schéma-bilan de l'organisation des sarcomères** très simple et facile à refaire (figure 62). On reproduira la figure 63 en classe.



La cohésion moléculaire du sarcomère et son maintien.

Diverses protéines accessoires interviennent : la protéine Cap Z (en bleu clair) permet l'ancrage de l'actine F sur les stries Z, la tropomoduline stabilise l'actine F en empêchant sa dépolymérisation en actine G ; les protéines Cap Z et tropomoduline sont appelées protéines de coiffage. La titine fonctionne comme un ressort moléculaire en compression. Disposées par paires et en opposition, les molécules de titine permettent de maintenir les myofilaments épais à égale distance des stries Z et participent au relâchement du sarcomère.

FIGURE 62. Organisation plus complète d'un sarcomère (avec un schéma pourtant simple ☺). D'après PEYCRU *et al.* (2010b).



Fragment de fibre striée squelettique, myofibrilles et sarcomère.

(a) Chaque myofibrille est constituée d'unités structurales et fonctionnelles répétitives disposées bout à bout : les sarcomères. **(b)** Chaque sarcomère est constitué de deux demi-bandes I claires appuyées sur les stries Z et encadrant une bande A sombre. La bande H occupe le milieu de la bande A ; elle est parcourue en son milieu par la ligne M plus dense.

FIGURE 63. Figure de synthèse sur l'organisation de la CMSS et des sarcomères. D'après PEYCRU *et al.* (2010b). *À refaire par les étudiants.*

γ. Un raccourcissement global de l'organe permis par le glissement des myofilaments de myosine sur les myofilaments d'actine au sein des sarcomères : la contraction

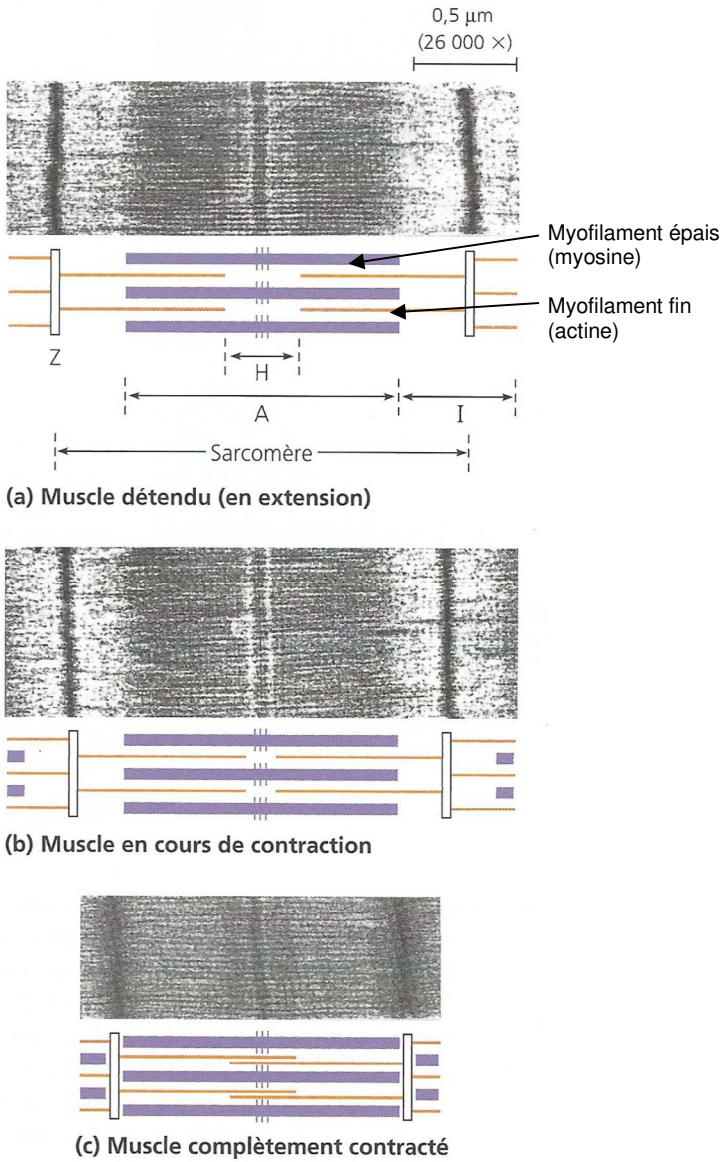
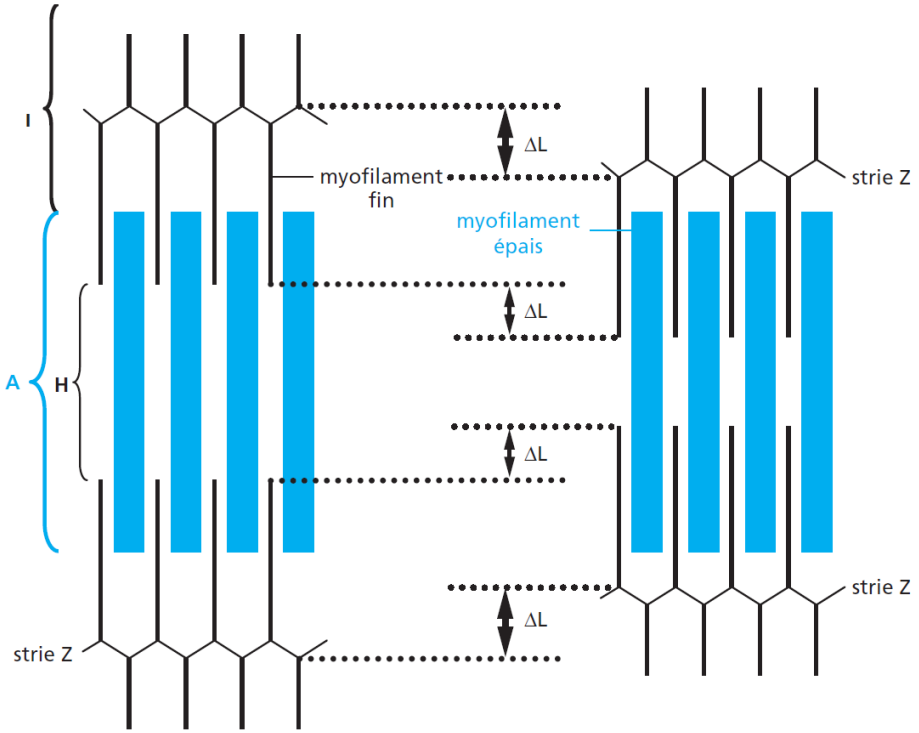


FIGURE 64. Électronographies d'un muscle à divers niveaux de contraction et leur interprétation. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

i. Une différence observable en microscopie électronique entre l'état contracté et l'état relâché des sarcomères

- Lorsqu'on compare les **sarcomères d'un muscle contracté** par rapport à ceux d'un **muscle au repos** observés au MET (figure 64), on constate que les **sarcomères du muscle contracté** sont **plus courts**. La **contraction du muscle à l'échelle globale** est donc interprétée comme une **contraction cumulée** à l'échelle moléculaire des **sarcomères** au sein des **fibres musculaires**.
- Plus précisément, on constate (figure 65) :
  - Un **rapprochement des stries Z**
  - Un **rétrécissement des bandes I et H**
  - Une **longueur constante de la bande A** dont la taille n'est pas modifiée.
- L'interprétation courante est donc que ***les filaments d'actine ont glissé sur les filaments épais de myosine***.



Le raccourcissement du sarcomère.

Il s'effectue par rapprochement des deux stries Z, rétrécissement des deux demi-bandes I (↔) et de la bande H (↔) mais la bande A reste de longueur constante. Cela est réalisé par glissement (ou coulissement) des myofilaments fins entre les myofilaments épais. Le raccourcissement cumulé de chacun des sarcomères aboutit à celui de toute la myofibrille.

FIGURE 65. Raccourcissement des sarcomères lors de la contraction. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

ii. Un glissement des filaments fins d'actine sur les filaments épais de myosine : la « contraction cytosquelettique »

- L'encadré I détaille l'**organisation fonctionnelle des protéines impliquées dans la contraction**.
- La **contraction des sarcomères** est due à un ***glissement des têtes de myosines sur les sous-unités (actines G) des filaments fins d'actine (actine F)***, c'est pourquoi le programme parle de « **contraction cytosquelettique** ». Les **têtes de myosine** s'associent aux **filaments fins d'actine transitoirement** et progressent le long du **filament fin**, permettant le **raccourcissement** du **sarcomère** (figure 66).

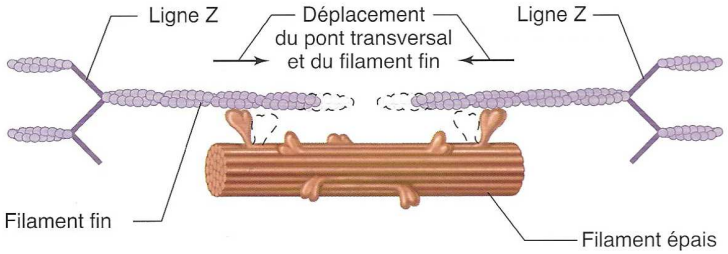


FIGURE 66. Glissement des têtes de myosine sur les filaments fins, provoquant le raccourcissement des sarcomères.
D'après VANDER *et al.* (2013).

Encadré I — Organisation des protéines actrices de la contraction

Utile pour comprendre – utilisez la figure a en lisant

➔ *La myosine, constituant protéique des myofilaments épais*

➢ Les **myofilaments épais** sont des ***filaments intermédiaires de cytosquelette constitués de la réunion de nombreuses molécules de myosines (environ 200)***. Chaque **molécule de myosine** comprend elle-même ***deux chaînes lourdes constituant une tige qui se termine en club de golf à l'extrémité N-terminale, formant les deux têtes de myosine***.

On trouve aussi, dans ces édifices, **quatre chaînes légères** qui ne sont **pas représentées** et sur lesquelles nous ne nous attarderons pas.

➢ Un **myofilament épais** est constitué de **multiples chaînes de myosines assemblées** d'où émergent de **nombreuses têtes** (sauf dans la **partie centrale du sarcomère** qui en est **dépourvue**). L'***extrémité des têtes*** présente un **site de liaison à l'actine**.

➔ *L'actine, constituant protéique des myofilaments fins*

➢ Les **myofilaments fins** sont des ***filaments fins de cytosquelette constitués de deux chaînes enroulées d'actine filamenteuse ou actine F***. Chaque **chaîne d'actine filamenteuse** est ***elle-même constituée de la polymérisation d'une protéine de base, l'actine globulaire ou actine G*** (dénommée dans la figure a « sous-unité d'actine »). Chaque **actine G** présente un **site de liaison à la myosine**.

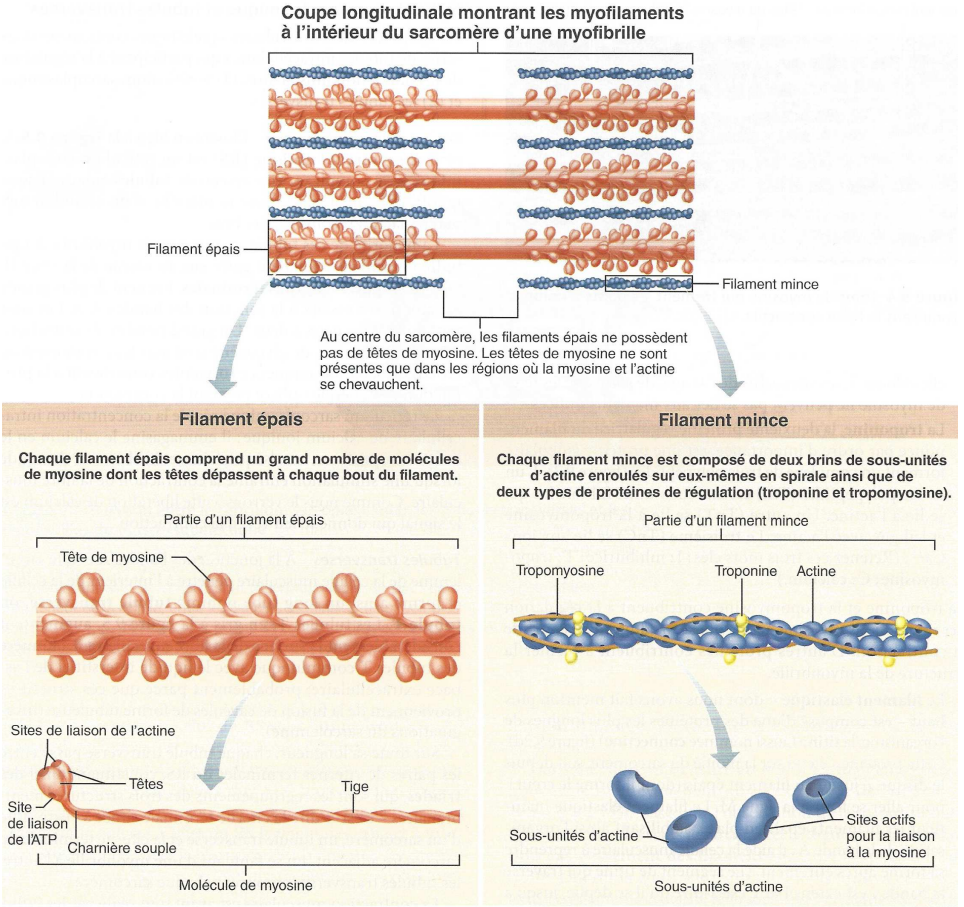


FIGURE a. Organisation des protéines cytosquelettiques et annexes impliquées dans la contraction des sarcomères. D'après MARIEB & HOEHN (2015).

➔ *La troponine et la tropomyosine, protéines associées à l'actine qui permettent le contrôle de la contraction*

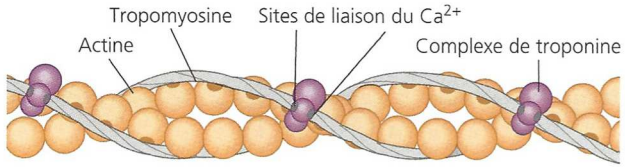
➢ On trouve **deux protéines importantes associées à l'actine** :

- La **tropomyosine** est une ***protéine allongée qui, au repos, masque les sites de liaison à la myosine au niveau des actines G***.
- La **troponine** est un ***complexe de protéines globulaires capable de lier les ions calcium Ca^{2+}***. La fixation du calcium **déclenche un changement de conformation de la troponine** qui se répercute sur les **tropomyosines** en les **déplaçant**, laissant ainsi les **sites de liaisons de l'actine accessibles aux myosines**.

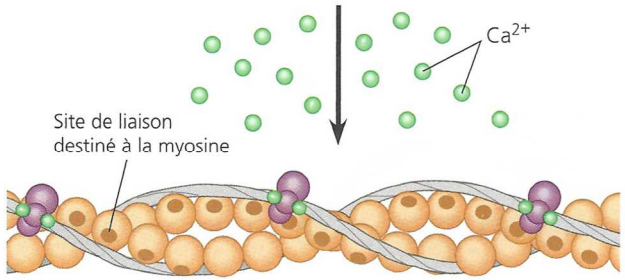
iii. Un processus séquentiel dépendant d'ions calcium et d'ATP

➢ Le calcium, ion se liant à la troponine et déclenchant la mise à nu par la tropomyosine des sites de fixation actine-myosine

- Lorsque le **muscle** est **au repos**, l'**actine** est **recouverte** par la **tropomyosine** qui y **masque les sites de fixations** à la **myosine** (figure 67).
- Les **ions Ca^{2+}** se fixent **sur la troponine** et modifient sa **conformation**, ce qui induit une **modification de conformation de la tropomyosine liée à la troponine**, **libérant** alors les **sites de fixation** auparavant masqués (figure 67).
- Les **interactions actine-myosine** – donc la **contraction** – deviennent alors **possibles**.



(a) Les sites de liaison destinés à la myosine sont recouverts ; la contraction ne peut pas avoir lieu.



(b) Les sites de liaison destinés à la myosine sont découverts ; la contraction peut se produire.

Mécanisme de la régulation de la contraction musculaire. Le myofilament mince comporte deux brins d'actine enroulés en forme d'hélices. **(a)** Lorsque le muscle est au repos, une longue molécule linéaire de tropomyosine couvre les sites de liaison destinés à la myosine et essentiels à la formation de ponts. **(b)** Lorsqu'un autre complexe protéique, la troponine, se lie aux ions calcium, les sites de liaison de l'actine sont découverts et les ponts avec la myosine peuvent se former. La contraction se produit alors.

FIGURE 67. <u>Contrôle calcique de la contraction musculaire : mécanisme moléculaire</u>.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

➢ L'ATP, molécule centrale du cycle d'interaction actine-myosine (couplage chimio-mécanique)

- Une fois les **sites de liaisons actine-myosine** rendus **libres** par une **augmentation** de la **concentration intracellulaire en ions calcium**, la **contraction musculaire** passe par des **cycles d'interaction actine-myosine** séquentiels où ***on assiste au déplacement élémentaire d'une tête de myosine par rapport au filament d'actine et où une molécule d'ATP est consommée*** (à chaque cycle, *pour <u>chaque</u> tête de myosine*). Il s'agit ainsi d'un **<u>couplage chimio-mécanique</u>**.
  Ce cycle me semble explicitement au programme, même si… aucun auteur ne donne la même version ou presque !
- Il s'agit donc toujours d'un **modèle hypothétique de fonctionnement**. Nous avons retenu le modèle de CAMPBELL & REECE (2004) qui présente l'intérêt d'être simple et en peu d'étapes. Tout est sur la figure 68.

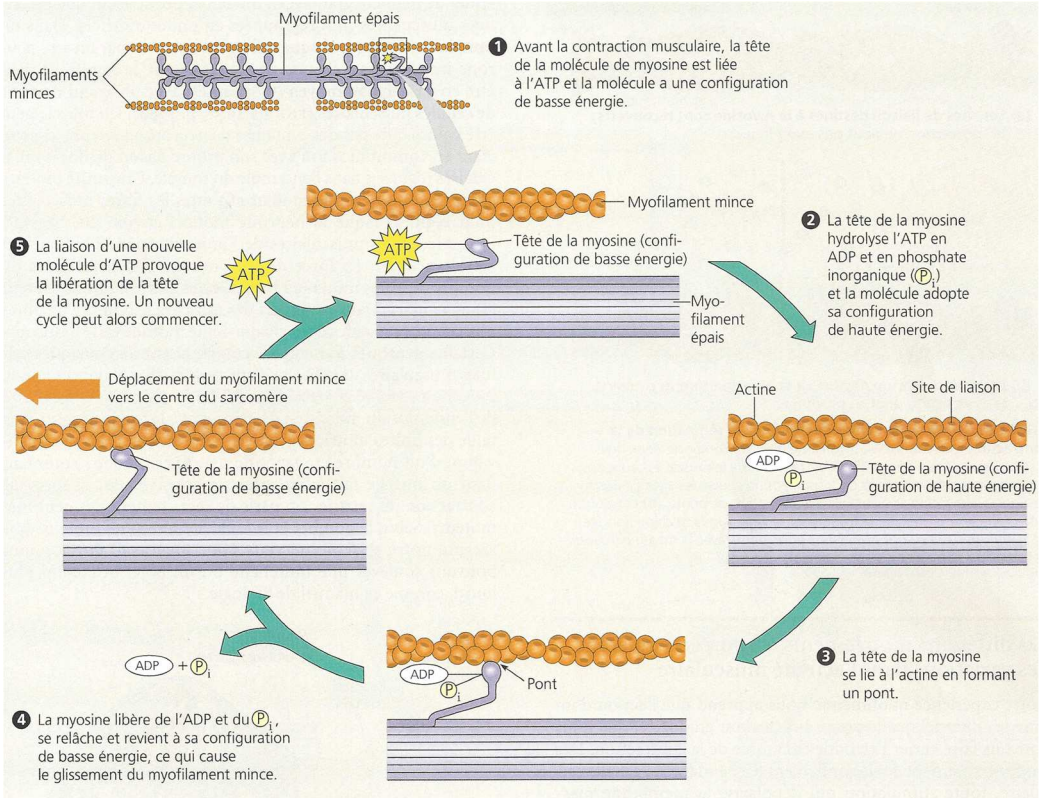


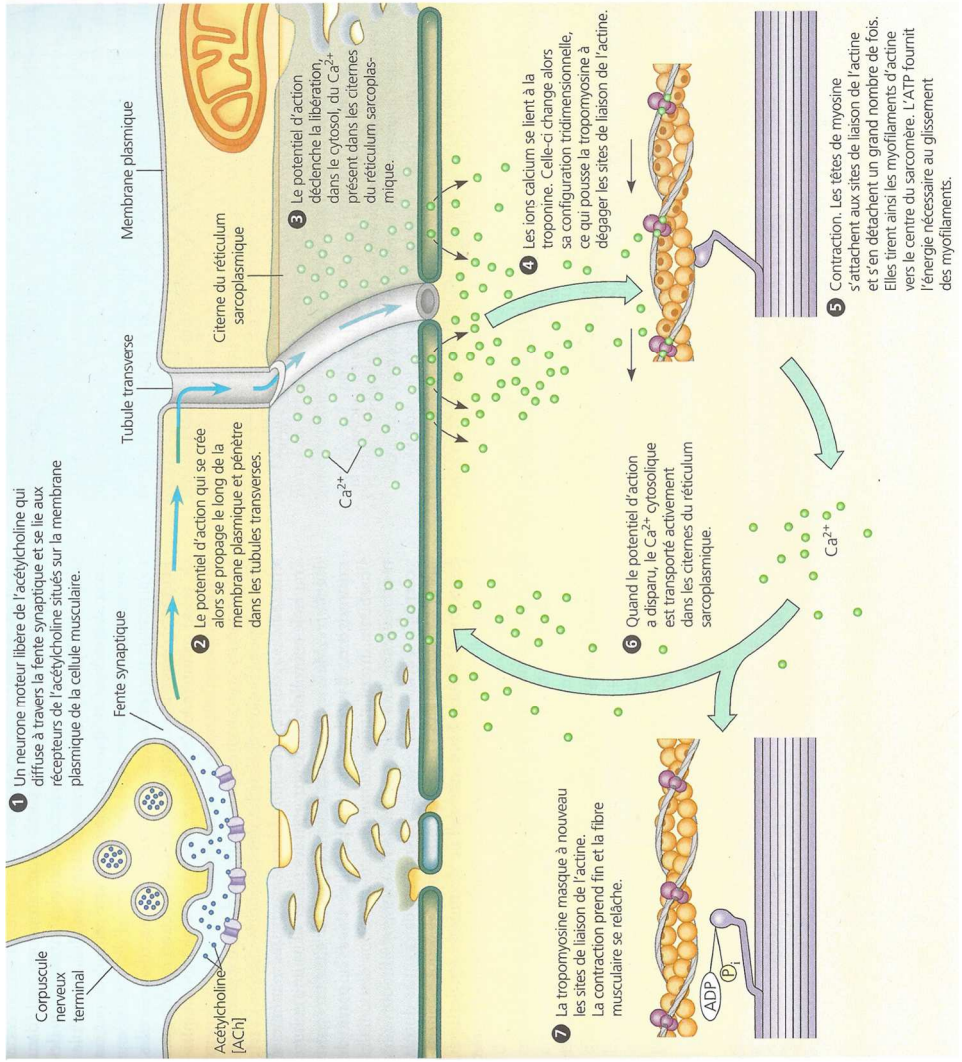
FIGURE 68. <u>Cycle d'interaction actine-myosine au niveau d'une tête de myosine</u>.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Ce **cycle** se déroule de **nombreuses fois**, au niveau de **chacune des têtes de myosine**.
- L'ensemble de ces **mouvements moléculaires** permet, *in fine*, le **raccourcissement global du sarcomère**.
- Le **raccourcissement de tous les sarcomères** permet le **raccourcissement global d'une fibre musculaire**.

δ. Une contraction des fibres musculaires qui répond à un message nerveux : le couplage excitation-contraction

Encadré I — Le couplage excitation-contraction : une vision simplifiée

Pour information – hors programme



- Contrairement au **muscle cardiaque** qui présente un **automatisme**, ***la contraction des muscles striés squelettiques est toujours déclenchée par des messages nerveux*** : c'est le **couplage excitation-contraction au sens large** qui peut être envisagé à l'échelle de l'**organe entier** mais aussi à l'**échelle cellulaire**. Le **fonctionnement de la synapse neuro-musculaire** sera vu en 1e année dans le chapitre 2 sur les **membranes**.
- *Les mécanismes précis du **couplage excitation-contraction** me semblent hors programme. Une vue d'ensemble est donnée pour information dans l'encadré J.*

ε. Une production d'ATP selon des voies variées

- Le **métabolisme énergétique de la CMSS** sera traité en 2e année (chapitre 5 sur le métabolisme).

2. Deux exemples de cellules végétales différenciées et leur intégration dans l'organisme

a. La CPP, cellule parenchymateuse chlorophyllienne de la feuille 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.

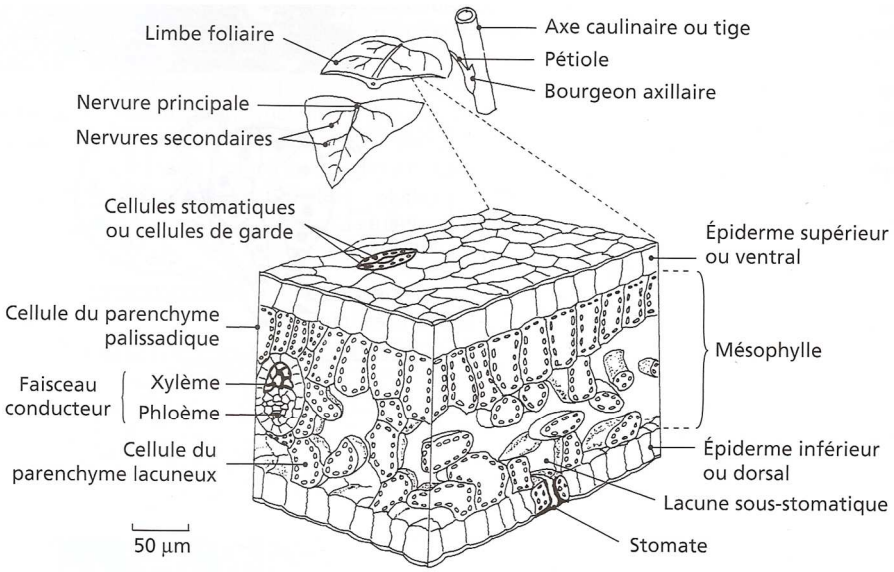
Le **parenchyme palissadique** et le **parenchyme lacuneux** forment le **mésophylle** ; on dit que ce mésophylle est **hétérogène**, ce qui est caractéristique des **Eudicotylédones**. Chez les **Monocotylédones**, le parenchyme est **homogène** (on trouve alors un seul type de parenchyme).

  - 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**.

Les **particularités structurales de la feuille** ont déjà été vues plus haut.



Situation anatomique des cellules du parenchyme palissadique.

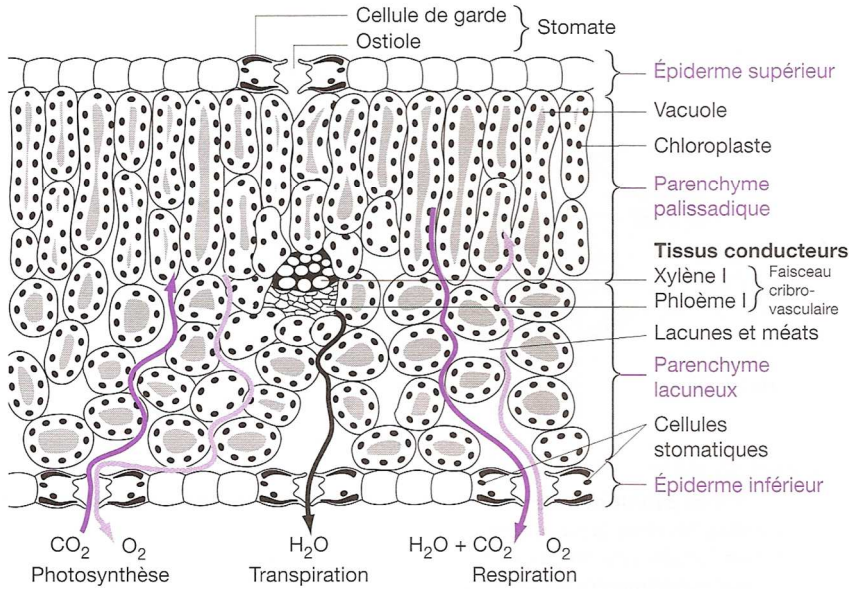


FIGURE 69. Situation anatomique du parenchyme foliaire palissadique au travers de coupes transversales de feuilles : deux schématisations. D'après PEYCRU *et al.* (2010a) et BREUIL (2007).
À compléter par l'étudiant.

À vous de jouer !	Comment la CPP s'insère-t-elle structuralement dans un tissu et l'organisme des Angiospermes ?	
Savoirs à construire	Histologie et anatomie de la feuille	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à effectuer		
▪ *À partir des données présentes dans le texte et du TP 1.1., **complétez** les légendes des figures 54-55.*		

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 5 sur le **métabolisme** + chapitre 11 abordant la **circulation végétale**

- **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 5 sur le **métabolisme**

b. Le vaisseau de xylème, cellule morte à paroi lignifiée assurant la circulation de la sève brute

Voir chapitre 11 abordant la **circulation végétale**
Voir aussi le Complément 4 sur **l'histologie végétale**

- La **sève brute** est le ***liquide produit au niveau des racines par absorption d'eau et d'ions qui circule ensuite de manière ascendante dans la plante*** ; le principal type cellulaire qui permet cet écoulement est constitué par les **vaisseaux**.
- Les **vaisseaux** ou **éléments de vaisseaux** (figure 70) sont des ***cellules végétales mortes, à paroi lignifiée, de gros calibre et où se trouvent des zones sans lignine qu'on appelle ponctuations et dont les parois transverses sont pourvues d'importantes perforations***. On les trouve dans le **métaxylème** et dans le **xylème II (= bois)**. Dans ce dernier, les **vaisseaux mis en place au printemps** (dans le **bois initial**) sont plus **gros** que les **vaisseaux mis en place en été** (dans le **bois final**), ce qui montre que le **déplacement de sève brute** se réduit en été jusqu'à se tarir en automne.

Relation structure-fonction
Ces **cellules** présentent des **épaississements lignifiés** qui assurent leur **résistance** à la **pression** générée par la **pression racinaire** ou à la **tension** générée par **l'aspiration foliaire**.

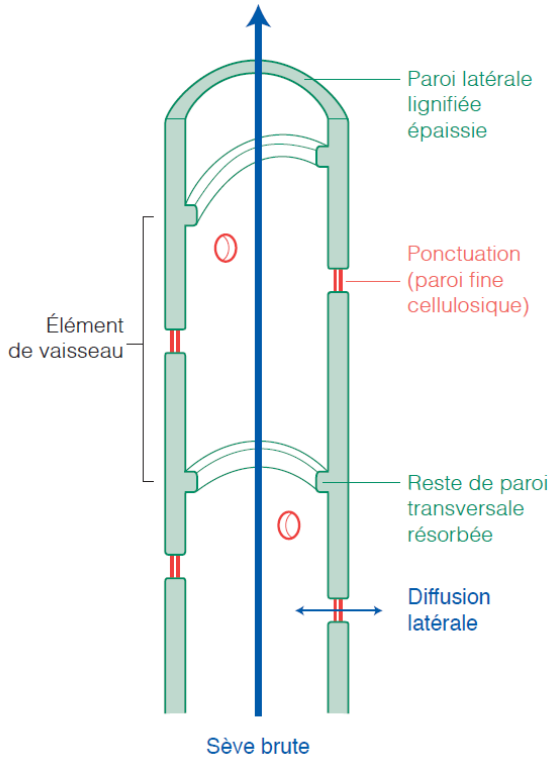


FIGURE 70. Un élément de vaisseau (paroi très différenciée). D'après SEGARRA *et al.* (2014).
*On notera que les **cellules** sont **mortes** et ne comprennent **plus d'organites** ; elles servent juste de **support rigide** à la **circulation** de la **sève brute**.*

3. Quelques éléments sur les cellules indifférenciées ou cellules-souches

a. Discussion de la notion de cellule-souche

- On appelle **cellule-souche** une ***cellule qui subit (ou peut subir) des mitoses, ce qui permet de maintenir son propre stock, et qui peut subir la différenciation, c'est-à-dire des modifications structurales aboutissant à sa spécialisation fonctionnelle***.
- On peut distinguer principalement :
  - Les **cellules-souches totipotentes** ***capables de donner n'importe quel type cellulaire et donc potentiellement un organisme entier***. Chez les **Animaux**, ce sont les **cellules-souches embryonnaires** ; chez les **végétaux**, ce sont les **cellules méristématiques primaires**.
  - Les **cellules-souches pluripotentes** ***capables de donner une partie plus ou moins vaste des types cellulaires existants chez un organisme***. Chez les **Animaux**, ce sont par exemple les **cellules-souches somatiques** ; chez les **végétaux**, on peut citer les **cellules cambiales** (= cellule méristématiques secondaires) qui ne peuvent donner que des **tissus conducteurs secondaires** et des **parenchymes** associés.

b. Caractéristiques des cellules souches animales

Voir chapitre 17 sur le **développement animal**

- Beaucoup de **cellules souches animales** peuvent présenter les caractères suivants :
  - **Forme plus ou moins indistincte** et parfois **déformable**, en lien avec une **capacité de migration** des cellules.
  - **Matrice extracellulaire** de type conjonctif lâche, sans imprégnation particulière.
  - Tous les **organites** sont **présents** mais **sans surdéveloppement** de l'un ou de l'autre.
  - Elles subissent un **nombre plus ou moins important** de **divisons cellulaires**.
  - Elles possèdent **un seul noyau**.

- Notez que les **fibroblastes**, ***cellules spécialisées dans la sécrétion de matrice extracellulaire dans les conjonctifs***, sont des **cellules assez peu différenciées** dont la **structure** et en partie le **fonctionnement** peuvent **rappeler** certains aspects des cellules-souches.

c. Caractéristiques d'une cellule méristématique (cellule-souche végétale)

Voir chapitre 18 sur le **développement végétal**

- Si l'on considère seulement les **cellules des méristèmes primaires**, on peut citer les caractéristiques principales suivantes :
  - **petite taille (entre 20-50 µm)**
  - **rapport nucléocytoplasmique élevé** (taille du noyau importante),
  - **nucléole(s) de grande taille**,
  - **organites peu structurés**, ***plastes indifférenciés*** (**proplastes**),
  - ***vacuoles de petite taille et nombreuses*** (**provacuoles**),

L'ensemble des vacuoles d'une même cellule s'appelle le **vacuome**.

  - **densité en ribosomes élevée**,
  - **parois fines (parois primaires)**,
  - **activité mitotique importante**.

Un peu de vocabulaire
- **Méristème** : ***tissu végétal constitué de cellules indifférenciées et qui subissent la mérèse***.
- **Mérèse** : ***processus de multiplication des cellules végétales par mitoses***.

Compartiments et structures propres à la cellule végétale

FIGURE 71. Une cellule méristématique.
D'après ROBERT & ROLAND (1998a). *À compléter par l'étudiant.*

4. Bilan : quelques modifications structurales impliquées lors de la différenciation

- En comparant les quelques **cellules différenciées** que nous avons abordées plus haut aux **éléments donnés** sur les **cellules-souches**, nous pouvons essayer de caractériser les **principales transformations** opérant lors du processus de **différenciation**.

a. Chez les cellules animales et végétales

- **Modification du nombre** et de la **répartition** de **certains organites** (exemple : quantité de mitochondries en fonction des besoins énergétiques de la cellule) ;
- **Parfois disparition** de **certains organites** (exemple : disparition du noyau et des mitochondries dans les hématies) ;
- **Modification de la forme** des cellules et **acquisition** d'une **forme souvent définitive**.
- Modification de **l'organisation du cytosquelette** (en lien avec la forme et la fonction des cellules) (penser à l'exemple très parlant de la **CMSS**).
- Modification possible de la **composition de la matrice extracellulaire**.
- **Perte de l'activité mitotique**.

b. Chez les cellules animales

- **Perte** de la **déformabilité** et de la **migrabilité** ;
- **Attachement** aux **cellules alentour** ou à la **matrice extracellulaire** ;
- **Parfois fusion** de cellules (formation d'un **syncytium**)…

c. Chez les cellules végétales

- **Augmentation** de la **taille** des cellules,

Le ***processus végétal d'élongation cellulaire*** s'appelle l'**auxèse**.

- **Organites structurés**,
- **Plastes différenciés** : **chloroplastes**, **amyloplastes**…
- **Fusion** des **vacuoles** (souvent en une seule) et **augmentation** de la proportion du **volume cellulaire** occupé par le **vacuome**,
- **Épaississement pariétal (parois secondaires)**,
- Parfois : **modification** de la **composition de la paroi** (imprégnation de lignines, de subérine…)
- Parfois : **mort des cellules** (cas du xylème) ; il ne reste alors que le cadre pariétal.

Bilan (adapté du programme)	✓ La **présence**, l'**importance quantitative** et la **répartition** de certains **compartiments** sont à l'origine de la **spécialisation fonctionnelle** des **cellules eucaryotes**. ✓ Cette **spécialisation** est issue d'un processus de **différenciation**.

B. Des cellules associées à une matrice extracellulaire et associées entre elles, formant des tissus cohérents

Capacités exigibles	✓ **Montrer** l'universalité de la présence de matrice extracellulaire. ✓ **Associer** l'état pluricellulaire à la présence de dispositifs d'adhérence.

1. La quasi-universalité de la présence de matrice extracellulaire

Les matrices extracellulaires seront abordées précisément dans le chapitre 2 (Membranes).
Leurs **fonctions** seront **précisées** tout au long des deux années.

On notera aussi **l'importance des matrices** pour réaliser une **typologie des tissus** : voir les compléments d'histologie (complément 3 et complément 4).

a. Des gels hydratés glucidiques et protéiques qui associent les cellules dans les tissus

- On appelle **matrice extracellulaire** un ***gel hydraté situé autour des cellules de nombreux tissus et composé notamment de polymères glucidiques et de protéines*** (tableau VI).

- En constituant un milieu situé entre les cellules, les **matrices** constituent un élément fort de **cohésion des tissus**.

TABLEAU VI. 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.**

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

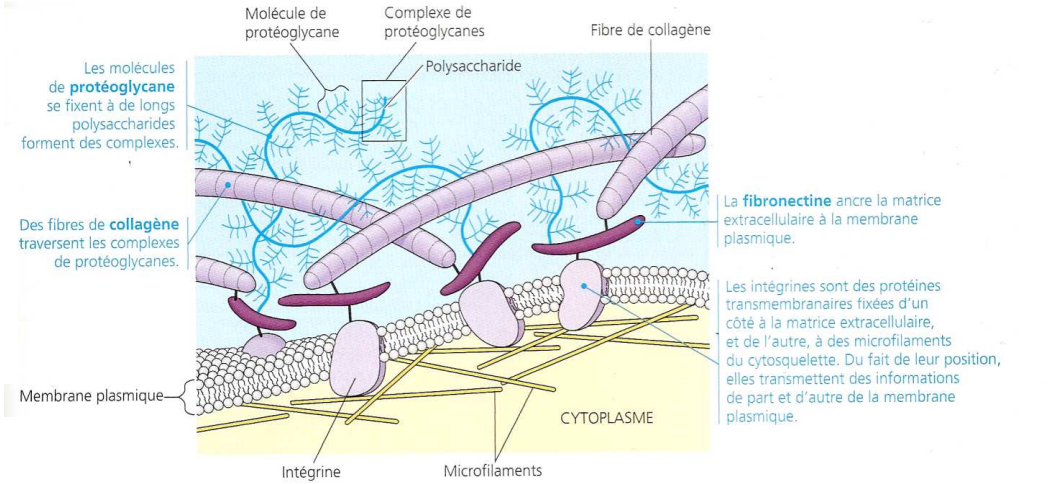
- On appelle **lame basale** (figure 72) la ***matrice extracellulaire sur laquelle s'arrime un épithélium***. Cette lame basale fait partie plus largement d'un **tissu conjonctif** et est sécrétée par des **fibroblastes**.

Voir chapitre 2 (Membranes)

- 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***.
  - 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**.



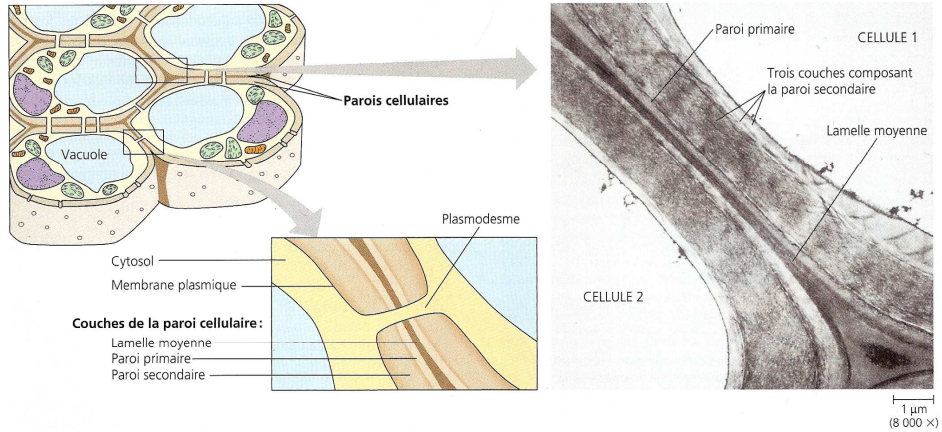
Matrice extracellulaire d'une cellule animale. La structure et la composition de la matrice varient selon le type de cellule. Dans cet exemple, trois sortes de glycoprotéines sont illustrées : les protéoglycanes, les fibres de collagène et les fibronectines. Les fibres de collagène traversent un réseau 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 72. Matrice extracellulaire animale. D'après CAMPBELL & REECE (2004).
À compléter par l'étudiant.

c. La paroi, matrice extracellulaire végétale

- La **paroi primaire** végétale (figures 73-74) 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***.
- 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 73. Organisation de la paroi. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

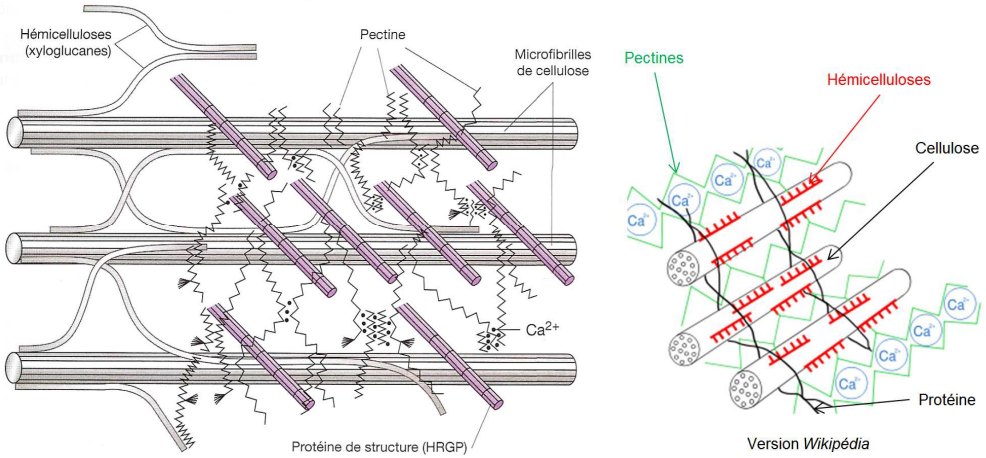
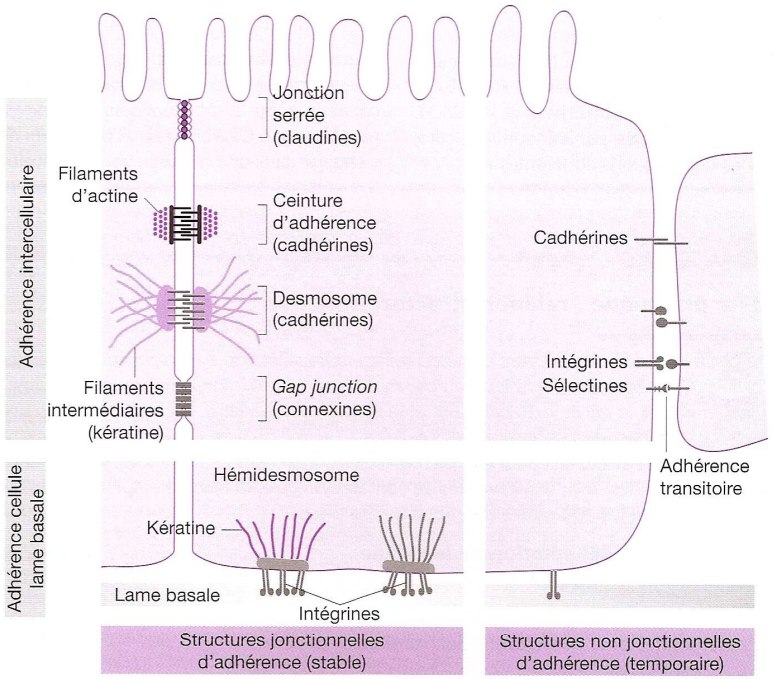


FIGURE 74. Deux visions de l'organisation des constituants pariétaux.
D'après BREUIL (2007) et *Wikipédia*. *À compléter par l'étudiant.*

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

a. Dans les cellules animales : des jonctions cellule-cellule et cellule-matrice en lien étroit avec le cytosquelette

- 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***.
- Ces **diverses jonctions** sont présentées pour illustration à la figure 75 mais seront traitées plus en détail dans le chapitre 2 (Membranes).

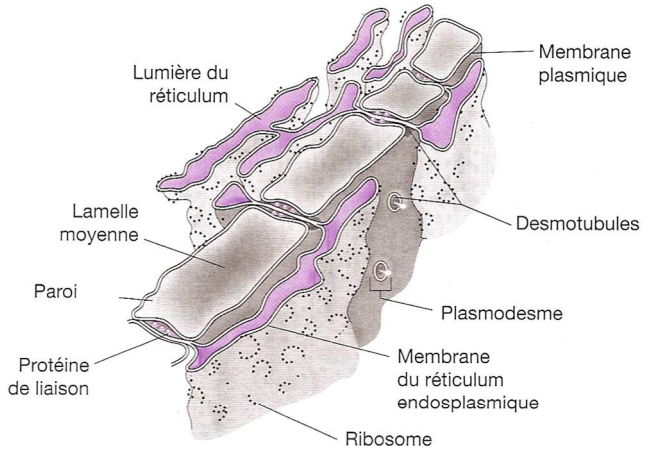


Structures d'adhérence cellulaire

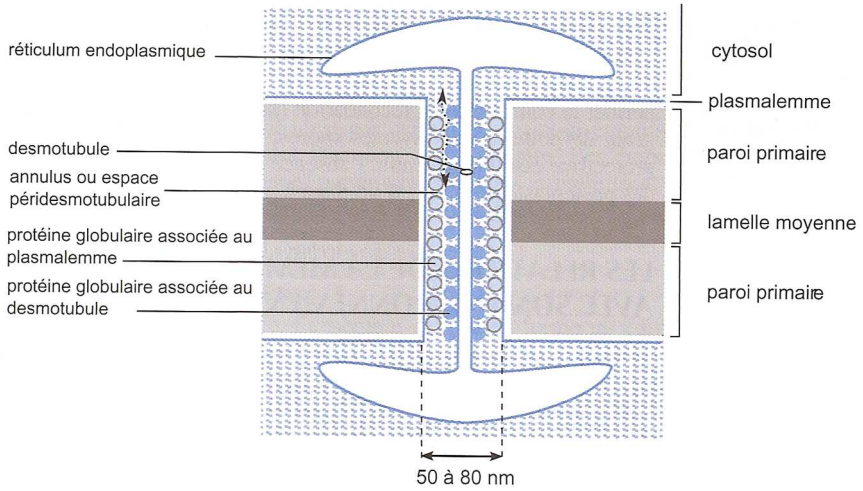
Les structures d'adhérence sont jonctionnelles dans les épithéliums qui maintiennent une structure permanente et sont parfaitement visibles au microscope électronique ; elles sont localisées à des régions précises des cellules. Les adhérences non jonctionnelles sont essentiellement situées dans les tissus 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 75. Structures d'adhérences des cellules animales. D'après SEGARRA *et al.* (2014).
À compléter par l'étudiant.

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



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

- 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 76) (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 1.1.**).

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**.

Bilan (adapté du programme)	✓ Dans un **organisme pluricellulaire**, un **grand nombre de cellules** sont **associées entre elles** et **reliées** à des **matrices extracellulaires**. ✓ Ces **liaisons** assurent la **cohérence** de la plupart des **tissus**.

C. Des cellules au fonctionnement intégré dans celui de l'organisme, sous le contrôle de 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**.

1. Des cellules réalisant des échanges avec l'organisme

- Revoir la partie II sur les **flux** et noter les **échanges** :
  - De **matière**,
  - D'**énergie**,
  - D'**information**

  entre la **cellule** et le **milieu extracellulaire** et donc **l'organisme**.
- Une **vision d'ensemble** de ces échanges, avec notamment le **rôle central des liquides circulants**, sera donnée lors des chapitres consacrés à **l'organisme animal** (chapitre 7 sur la Vache) et à **l'organisme végétal** (chapitre 11 sur la plante).

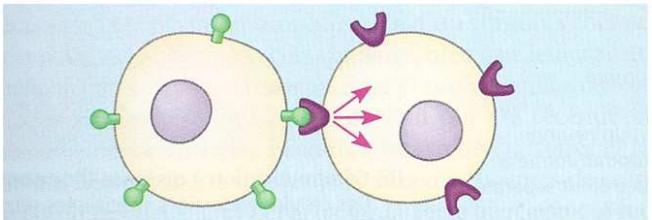
2. Des cellules dont l'activité est contrôlée et coordonnée par des communications intercellulaires

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

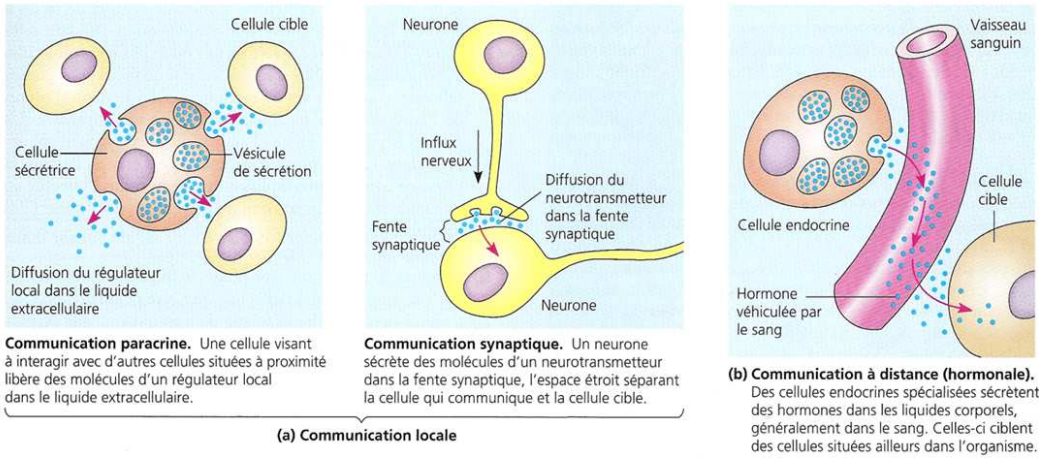
- On appelle **communication intercellulaire** tout ***mécanisme assurant le transfert d'information entre deux cellules d'un même organisme*** (voire, par extension, d'**organismes différents**).

a. Les types de communications intercellulaires animales

- La figure 77 illustre et résume les **principaux types de communication intercellulaires** existant chez les **Animaux** ; ces aspects seront développés dans les parties du programme correspondantes.



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). *À produire par l'étudiant.*

α. 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***.

β. 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**.

γ. 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**).

δ. 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***.

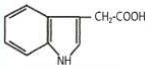
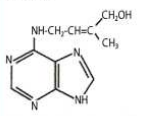
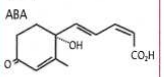
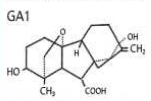
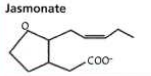
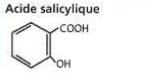
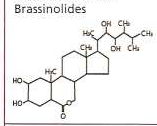
b. Les hormones végétales, agents de communication chez les Embryophytes

- 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 N^6. • 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 − Coissance 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

Bilan (adapté du programme)	✓ L'**activité** de la **cellule** est **intégrée** dans le **fonctionnement global** de **l'organisme** à travers les **échanges spécialisés ou non** qu'elle réalise et le **contrôle** exercé sur ses activités.

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.

- *Organisation des cellules, flux*
° **Cellule acineuse du pancréas exocrine**
° **Cellule du parenchyme palissadique**
° **Chacun des organites** présentés avec leur **organisation précise**
>> faire un **tableau de synthèse** !
° 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 membrane plasmique**

- *Information génétique*
° **Nucléotide** et son organisation
° **Fonctions des nucléotides**
° **ADN** : hélice + composition (penser à l'orientation !)
° **Tableau comparant les génomes eucaryotes et eubactériens** (avec les chiffres) = majeur !
° **Niveaux de condensation de l'ADN** chez les Eucaryotes
° Organisation d'un **chromosome métaphasique**
° Organisation d'un **gène eucaryote** [précisé plus tard dans l'année]
° Organisation d'un **gène eubactérien** [précisé plus tard dans l'année]
° Expériences de **dénaturation/renaturation de l'ADN** et mise en évidence de **séquences répétitives**
[° Statistiques du **génome humain** ?]

- *Intégration dans l'organisme*
° La **localisation du pancréas** et l'organisation du **tissu pancréatique**
° L'organisation du muscle à toutes les échelles
° Schéma d'un **sarcomère** ; savoir schématiser le **raccourcissement**
° Schéma du **cycle contractile**
° L'organisation du **tissu foliaire**
° L'organisation d'une **cellule méristématique**
° L'organisation d'une **MECA typique** [revu et précisé bientôt]
° L'organisation de la **paroi végétale** [revu et précisé bientôt]
° Les **principaux types de jonctions intercellulaires** [revu et précisé bientôt]
° Les différents types de **communications intercellulaires animales**

→ Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** [faire le lien avec le TP 1.1] :
° Exploiter des **électronographies** des **types cellulaires** traités
° Exploiter des **électronographies d'organites**
° Exploiter des **électronographies de cytosquelette** (savoir reconnaître/diagnoser un centriole, un axonème…)
° 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 1.1 : microscopie, ultracentrifugation, immunocytochimie… (cf. fiche technique)
° **Reconnaître** des **électronographies d'ADN**, y compris reconnaître les **états de condensation** chez les Eucaryotes.
° **Exploiter** des **caryotypes**

Plan

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Les cellules eucaryotes, des cellules hautement compartimentées et soutenues par un cytosquelette 2
A. La compartimentation, une division du volume cellulaire à l'origine d'une spécialisation fonctionnelle des zones cellulaires 2
1. Mise en évidence par des études microscopiques (surtout ultrastructurales) 2
2. Des cellules comprenant typiquement trois zones : noyau, cytoplasme, membrane plasmique 2
3. Vue d'ensemble d'une cellule animale : cas général et exemple de la cellule acineuse pancréatique (CAP) de Mammifères 2
4. Vue d'ensemble d'une cellule végétale chlorophyllienne : cas général et exemple de la cellule du parenchyme palissadique (CPP) d'Angiospermes 5
5. Des compartiments globalement regroupés en organites : les principaux organites d'une cellule eucaryote 7
a. Un compartiment dominant qui n'est pas un organite : le cytosol ou hyaloplasme, liquide fondamental de la cellule contenant des ribosomes 7
b. Les organites communs aux cellules animales et végétales 7
α. Le noyau, lieu de stockage de l'information génétique (IG) 7
β. Les mitochondries, organites semi-autonomes assurant la respiration cellulaire 8
i. Des organites responsables de la respiration cellulaire 8
ii. Des organites semi-autonomes 8
iii. Origine endosymbiotique des mitochondries 8
iv. Proposition d'un scénario 9
γ. Le réticulum endoplasmique rugueux (RER) = réticulum endoplasmique granuleux (REG), lieu de repliement des protéines sécrétées ou membranaires 9
δ. Le réticulum endoplasmique lisse (REL), lieu de synthèse de lipides 10
ε. Les dictyosomes ou appareil de GOLGI, lieu de modifications et de tri protéiques 10
ζ. Les péroxysomes 11
c. Les lysosomes, compartiments propres à la cellule animale dégradant des molécules d'origine extracellulaire ou des constituants intracellulaires 12
d. Des compartiments propres à la cellule végétale 12
α. Les chloroplastes, organites semi-autonomes réalisant notamment la photosynthèse 12
i. Structure et fonction 12
ii. Origine endosymbiotique 12
β. L'existence d'autres types fonctionnels de plastes dans des cellules autres que la CPP 15
γ. La vacuole, compartiment aux multiples fonctions 15
B. Le cytosquelette, une armature protéique qui structure la cellule et participe à son dynamisme 16
1. Des constituants variés : microtubules, filaments intermédiaires, microfilaments 16
2. Le cytosquelette, acteur du dynamisme cellulaire : principales fonctions du cytosquelette 17

II. Une compartimentation dynamique qui autorise les échanges : des cellules traversées par des flux 20
A. Des flux de matière 20
1. Mise en évidence du flux sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique : les expériences de PALADE (1960) 20
2. Importance de la polarité cellulaire dans le flux sécrétoire 21
3. Un contrôle des flux de matière : le contrôle de l'activité sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique [flux d'information !] 22
4. Généralisation : les flux de matière dans les cellules 22
B. Des flux d'énergie 23
1. Une production catabolique d'ATP dans les deux types de cellules 23
2. Une production photosynthétique de métabolites dans la CPP 23
C. Des flux d'information 23
1. Un flux génétique 23
2. Un flux d'informations issues de stimuli extérieurs à la cellule 23
D. Bilan : les principaux flux dans une cellule eucaryote 24
E. Des flux impliquant la membrane cellulaire et les endomembranes 25

III. Une information génétique essentiellement nucléaire et portée par des chromosomes linéaires 26
A. L'ADN, support universel de l'information génétique chez les êtres vivants 26
1. La notion d'acide nucléique (rappels) 26
2. Les nucléotides, monomères de l'ADN (et des ARN) (rappels) 26
a. Rappels : nature et constitution des nucléosides et nucléotides 26
b. Variété des rôles des nucléotides et dérivés nucléotidiques 27
c. Des composés polymérisables 28
3. L'ADN, hétéropolymère de nucléotides 28
a. Une molécule bicaténaire 28
b. Des brins orientables : extrémités 5' et 3' 28
c. Structure secondaire : deux brins antiparallèles organisés en double hélice 28
d. Une molécule qui respecte les règles de CHARGAFF 30
4. L'ADN, une molécule séquencée capable de porter une information 30
a. La capacité de porter une information : approche intuitive 30
b. Le caractère universel du codage de l'information génétique : mise en évidence par la transgénèse 30
c. Un codage par triplets de nucléotides de l'ADN (= codons dans l'ARNm) : le code génétique 31
α. Un système de correspondance (quasi-) universel entre séquence nucléotidique et séquence peptidique 31
β. Des codons initiateurs ou terminateurs de la traduction 31
γ. Un code caractérisé par sa redondance (ou dégénérescence) 31
d. La notion d'ORF, cadre ouvert de lecture 31
5. L'ADN, une molécule en interaction avec des protéines qui s'exprime, se conserve, se transmet et peut varier 32
B. Localisation, organisation et structuration des génomes eucaryotes 32
1. Un génome comprenant une composante principale nucléaire et une composante mineure cytoplasmique 32
2. Le génome nucléaire, une entité composée de chromosomes linéaires pouvant présenter des niveaux variables de condensation 33
a. Organisation fondamentale : des chromosomes comportant une ou deux chromatide(s) impliquant des protéines associées à l'ADN (dont les histones) 33
b. L'ADN en interphase : notions d'euchromatine et hétérochromatine 34
c. Histones et nucléosomes 34
d. Degrés de condensation de l'ADN 34
e. Le chromosome métaphasique 35
C. Des génomes organisés en unités fondamentales, les gènes 36
1. Notions de gène, cistron, locus, allèle, hétérozygotie, homozygotie, dominance et récessivité [Rappels du secondaire] 36
2. Des gènes morcelés (= gènes mosaïques) chez les Eucaryotes avec des régions non codantes (introns) séparant les portions codantes (exons) 36
a. Mise en évidence des introns par hybridation ARN-ADN monobrin (1977) 36
b. Organisation des gènes eucaryotes 37

D. La présence importante de séquences répétées et d'ADN non codant chez les Eucaryotes 38
1. Mise en évidence des séquences répétitives par les expériences de dénaturation-renaturation de l'ADN 38
2. Nature des séquences répétitives des Eucaryotes 39
E. Des génomes de taille variable et sans lien avec la position phylogénétique du taxon : le paradoxe de la valeur c 39

IV. Des cellules qui peuvent s'intégrer structuralement et fonctionnellement dans un organisme pluricellulaire 41
A. Une intégration qui suppose la spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules par différenciation 41
1. Deux exemples de cellules animales différenciées et leur intégration dans l'organisme 41
a. La CAP, cellule animale épithéliale cubique sécrétrice d'enzymes digestives 41
α. Le pancréas, organe amphicrine 41
β. La CAP, une cellule sécrétrice exocrine : éléments de rappels des relations structure-fonction (abordées plus haut) 43
b. La cellule musculaire striée squelettique (CMSS), une cellule plurinucléée hautement différenciée au cytosquelette contractile 43
α. Le muscle, organe contractile à l'origine du mouvement 43
i. Organisation fondamentale du muscle squelettique : du tissu musculaire et du tissu conjonctif 43
ii. Les muscles, des organes ancrés aux os par des structures conjonctives résistantes nommées tendons 44
iii. Les muscles, des organes dont la contraction assure un déplacement rectiligne d'une partie du corps par rapport à une autre (mouvement) 44
β. La cellule musculaire striée squelettique : relations structure-fonction 45
i. Des fibres musculaires dont les myofibrilles peuvent se raccourcir 45
ii. Des myofibrilles dont les unités de raccourcissement sont des sarcomères 46
γ. Un raccourcissement global de l'organe permis par le glissement des myofilaments de myosine sur les myofilaments d'actine au sein des sarcomères : la contraction 48
i. Une différence observable en microscopie électronique entre l'état contracté et l'état relâché des sarcomères 48
ii. Un glissement des filaments fins d'actine sur les filaments épais de myosine : la « contraction cytosquelettique » 49
iii. Un processus séquentiel dépendant d'ions calcium et d'ATP 50
➢ *Le calcium, ion se liant à la troponine et déclenchant la mise à nu par la tropomyosine des sites de fixation actine-myosine 50*
➢ *L'ATP, molécule centrale du cycle d'interaction actine-myosine (couplage chimio-mécanique) 50*
δ. Une contraction des fibres musculaires qui répond à un message nerveux : le couplage excitation-contraction 51
ε. Une production d'ATP selon des voies variées 51
2. Deux exemples de cellules végétales différenciées et leur intégration dans l'organisme 51
a. La CPP, cellule parenchymateuse chlorophyllienne de la feuille à fonction photosynthétique 51
b. Le vaisseau de xylème, cellule morte à paroi lignifiée assurant la circulation de la sève brute 52
3. Quelques éléments sur les cellules indifférenciées ou cellules-souches 53
a. Discussion de la notion de cellule-souche 53
b. Caractéristiques des cellules souches animales 53
c. Caractéristiques d'une cellule méristématique (cellule-souche végétale) 53
4. Bilan : quelques modifications structurales impliquées lors de la différenciation 54
a. Chez les cellules animales et végétales 54
b. Chez les cellules animales 54
c. Chez les cellules végétales 54
B. Des cellules associées à une matrice extracellulaire et associées entre elles, formant des tissus cohérents 54
1. La quasi-universalité de la présence de matrice extracellulaire 54
a. Des gels hydratés glucidiques et protéiques qui associent les cellules dans les tissus 54
b. La lame basale, une matrice extracellulaire animale (MECA) 55
c. La paroi, matrice extracellulaire végétale 55
2. Une cohésion des tissus assurée par des jonctions et/ou la matrice 56
a. Dans les cellules animales : des jonctions cellule-cellule et cellule-matrice en lien étroit avec le cytosquelette 56
b. Dans les cellules végétales : pas de jonctions sauf les plasmodesmes et une cohésion assurée par le duo turgescence vacuolaire-paroi 57
C. Des cellules au fonctionnement intégré dans celui de l'organisme, sous le contrôle de communications intercellulaires 57
1. Des cellules réalisant des échanges avec l'organisme 57
2. Des cellules dont l'activité est contrôlée et coordonnée par des communications intercellulaires 57
a. Les types de communications intercellulaires animales 58
α. La juxtacrinie, communication entre cellules adjacentes 58
β. La paracrinie, communication à courte distance par un facteur diffusif 58
γ. L'endocrinie (communication hormonale), communication par une hormone transportée par le sang 58
δ. La communication nerveuse 58
b. Les hormones végétales, agents de communication chez les Embryophytes 58

Références 59
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 60
Plan 61
Plan simplifié (trois niveaux de plan) 63
Plan très simplifié (deux niveaux de plan) 64

Plan simplifié (trois niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Les cellules eucaryotes, des cellules hautement compartimentées et soutenues par un cytosquelette 2
A. La compartimentation, une division du volume cellulaire à l'origine d'une spécialisation fonctionnelle des zones cellulaires 2
1. Mise en évidence par des études microscopiques (surtout ultrastructurales) 2
2. Des cellules comprenant typiquement trois zones : noyau, cytoplasme, membrane plasmique 2
3. Vue d'ensemble d'une cellule animale : cas général et exemple de la cellule acineuse pancréatique (CAP) de Mammifères 2
4. Vue d'ensemble d'une cellule végétale chlorophyllienne : cas général et exemple de la cellule du parenchyme palissadique (CPP) d'Angiospermes 5
5. Des compartiments globalement regroupés en organites : les principaux organites d'une cellule eucaryote 7
B. Le cytosquelette, une armature protéique qui structure la cellule et participe à son dynamisme 16
1. Des constituants variés : microtubules, filaments intermédiaires, microfilaments 16
2. Le cytosquelette, acteur du dynamisme cellulaire : principales fonctions du cytosquelette 17

II. Une compartimentation dynamique qui autorise les échanges : des cellules traversées par des flux 20
A. Des flux de matière 20
1. Mise en évidence du flux sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique : les expériences de PALADE (1960) 20
2. Importance de la polarité cellulaire dans le flux sécrétoire 21
3. Un contrôle des flux de matière : le contrôle de l'activité sécrétoire dans la cellule acineuse pancréatique [flux d'information !] 22
4. Généralisation : les flux de matière dans les cellules 22
B. Des flux d'énergie 23
1. Une production catabolique d'ATP dans les deux types de cellules 23
2. Une production photosynthétique de métabolites dans la CPP 23
C. Des flux d'information 23
1. Un flux génétique 23
2. Un flux d'informations issues de stimuli extérieurs à la cellule 23
D. Bilan : les principaux flux dans une cellule eucaryote 24
E. Des flux impliquant la membrane cellulaire et les endomembranes 25

III. Une information génétique essentiellement nucléaire et portée par des chromosomes linéaires 26
A. L'ADN, support universel de l'information génétique chez les êtres vivants 26
1. La notion d'acide nucléique (rappels) 26
2. Les nucléotides, monomères de l'ADN (et des ARN) (rappels) 26
3. L'ADN, hétéropolymère de nucléotides 28
4. L'ADN, une molécule séquencée capable de porter une information 30
5. L'ADN, une molécule en interaction avec des protéines qui s'exprime, se conserve, se transmet et peut varier 32
B. Localisation, organisation et structuration des génomes eucaryotes 32
1. Un génome comprenant une composante principale nucléaire et une composante mineure cytoplasmique 32
2. Le génome nucléaire, une entité composée de chromosomes linéaires pouvant présenter des niveaux variables de condensation 33
C. Des génomes organisés en unités fondamentales, les gènes 36
1. Notions de gène, cistron, locus, allèle, hétérozygotie, homozygotie, dominance et récessivité [Rappels du secondaire] 36
2. Des gènes morcelés (= gènes mosaïques) chez les Eucaryotes avec des régions non codantes (introns) séparant les portions codantes (exons) 36
D. La présence importante de séquences répétées et d'ADN non codant chez les Eucaryotes 38
1. Mise en évidence des séquences répétitives par les expériences de dénaturation-renaturation de l'ADN 38
2. Nature des séquences répétitives des Eucaryotes 39
E. Des génomes de taille variable et sans lien avec la position phylogénétique du taxon : le paradoxe de la valeur c 39

IV. Des cellules qui peuvent s'intégrer structuralement et fonctionnellement dans un organisme pluricellulaire 41
A. Une intégration qui suppose la spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules par différenciation 41
1. Deux exemples de cellules animales différenciées et leur intégration dans l'organisme 41
2. Deux exemples de cellules végétales différenciées et leur intégration dans l'organisme 51
3. Quelques éléments sur les cellules indifférenciées ou cellules-souches 53
4. Bilan : quelques modifications structurales impliquées lors de la différenciation 54
B. Des cellules associées à une matrice extracellulaire et associées entre elles, formant des tissus cohérents 54
1. La quasi-universalité de la présence de matrice extracellulaire 54
2. Une cohésion des tissus assurée par des jonctions et/ou la matrice 56
3. Dans les cellules végétales : pas de jonctions sauf les plasmodesmes et une cohésion assurée par le duo turgescence vacuolaire-paroi 57
C. Des cellules au fonctionnement intégré dans celui de l'organisme, sous le contrôle de communications intercellulaires 57
1. Des cellules réalisant des échanges avec l'organisme 57
2. Des cellules dont l'activité est contrôlée et coordonnée par des communications intercellulaires 57

Références 59
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 60
Plan 61
Plan simplifié (trois niveaux de plan) 63
Plan très simplifié (deux niveaux de plan) 64

Plan très simplifié (deux niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Les cellules eucaryotes, des cellules hautement compartimentées et soutenues par un cytosquelette 2
- **A. La compartimentation, une division du volume cellulaire à l'origine d'une spécialisation fonctionnelle des zones cellulaires** 2
- **B. Le cytosquelette, une armature protéique qui structure la cellule et participe à son dynamisme** 16

II. Une compartimentation dynamique qui autorise les échanges : des cellules traversées par des flux 20
- **A. Des flux de matière** 20
- **B. Des flux d'énergie** 23
- **C. Des flux d'information** 23
- **D. Bilan : les principaux flux dans une cellule eucaryote** 24
- **E. Des flux impliquant la membrane cellulaire et les endomembranes** 25

III. Une information génétique essentiellement nucléaire et portée par des chromosomes linéaires 26
- **A. L'ADN, support universel de l'information génétique chez les êtres vivants** 26
- **B. Localisation, organisation et structuration des génomes eucaryotes** 32
- **C. Des génomes organisés en unités fondamentales, les gènes** 36
- **D. La présence importante de séquences répétées et d'ADN non codant chez les Eucaryotes** 38
- **E. Des génomes de taille variable et sans lien avec la position phylogénétique du taxon : le paradoxe de la valeur c** 39

IV. Des cellules qui peuvent s'intégrer structuralement et fonctionnellement dans un organisme pluricellulaire 41
- **A. Une intégration qui suppose la spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules par différenciation** 41
- **B. Des cellules associées à une matrice extracellulaire et associées entre elles, formant des tissus cohérents** 54
- **C. Des cellules au fonctionnement intégré dans celui de l'organisme, sous le contrôle de communications intercellulaires** 57

Références 59
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 60
Plan 61
Plan simplifié (trois niveaux de plan) 63
Plan très simplifié (deux niveaux de plan) 64

© 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 2017 • Dernière actualisation : octobre 2020.
Inspiré (très librement…) d'un cours initialement construit pour la prépa ATS Bio.

Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com

Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.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.