

CHAPITRE 4

Structure de la cellule

Aperçu du chapitre

- 4.1 La théorie cellulaire
- 4.2 Les cellules procaryotes
- 4.3 Les cellules eucaryotes
- 4.4 Le système des membranes internes
- 4.5 Mitochondries et chloroplastes, les générateurs de la cellule
- 4.6 Le cytosquelette
- 4.7 Structures extra-cellulaires et mouvements de la cellule
- 4.8 Interactions cellulaires

Introduction

Tous les organismes sont constitués de cellules. L'épithélium qui tapisse notre intestin est constitué d'une seule assise de cellules ; l'aile du papillon est formée de deux assises de cellules ; le steak ou la tomate que nous mangeons sont entièrement constitués de cellules et leur contenu se transforme rapidement en constituants de nos propres cellules. Certains organismes consistent en une seule cellule trop petite pour être vue à l'œil nu, d'autres, tels l'être humain, sont constitués de nombreuses cellules spécialisées, telles le fibroblaste photographié en microscopie à fluorescence présenté ci-dessus. Les cellules font tellement partie de la vie que nous ne parvenons pas à imaginer un organisme qui ne soit pas de nature cellulaire. Dans ce chapitre, nous décrivons en détail la structure interne des cellules. Nous envisagerons ensuite (chapitres 5 à 10) les cellules en action : comment elles communiquent avec leur environnement, croissent et se reproduisent.

4.1 La théorie cellulaire

Objectifs

1. Présenter la théorie cellulaire
2. Décrire les facteurs limitant la taille des cellules
3. Classer les similitudes structurales et fonctionnelles des divers types de cellules

Une caractéristique générale des cellules est leur dimension microscopique. Sauf exceptions, une cellule eucaryote typique mesure 10 à 100 micromètres (μm) (10 à 100 millièmes de mètre) de diamètre ; la plupart des cellules procaryotes n'ont que 1 à 10 μm de diamètre.

Étant donné leur petite taille, personne n'a observé des cellules jusqu'à l'invention du microscope au dix-septième siècle. C'est le scientifique anglais Robert Hooke qui décrivit pour la première fois des cellules, en 1665. Il dénomma *cellulae* (petites chambres en latin) les compartiments qu'il observait dans le liège et le terme s'est transmis jusqu'à nous. Les premières cellules vivantes furent observées quelques années plus tard par le microscopiste hollandais Anton van Leeuwenhoek,

qui dénomma animalcules les petits organismes qu'il observait. L'importance des cellules échappa cependant aux biologistes pendant encore un siècle et demi. C'est en 1838 que le botaniste allemand Matthias Schleiden énonça que toutes les plantes « sont des agrégats d'êtres séparés, entièrement individualisés, indépendants, en l'occurrence les cellules elles-mêmes ». En 1839 le physiologiste allemand Theodor Schwann ajouta que tous les tissus animaux sont également constitués de cellules individuelles. La théorie cellulaire était née.

La théorie cellulaire est le fondement unificateur de la biologie cellulaire

La théorie cellulaire fut proposée pour expliquer l'observation que tous les organismes sont constitués de cellules. Elle semble simple mais a une grande portée quant à l'organisation de la vie.

Dans sa forme moderne, la théorie cellulaire inclut les trois principes suivants :

1. Tous les organismes sont constitués d'une ou de plusieurs cellules qui sont le siège des processus vitaux du métabolisme et de l'hérédité ;
2. Les cellules sont les plus petits objets vivants, les unités de base de l'organisation de tous les organismes ;
3. Les cellules prennent naissance uniquement par division d'une cellule préexistante.

Bien que la vie soit vraisemblablement apparue spontanément dans l'environnement de la terre primitive, les biologistes admettent qu'il n'y a plus d'apparition spontanée de nouvelles cellules à présent. La vie sur terre représente plutôt une lignée continue de descendance de ces cellules primitives.

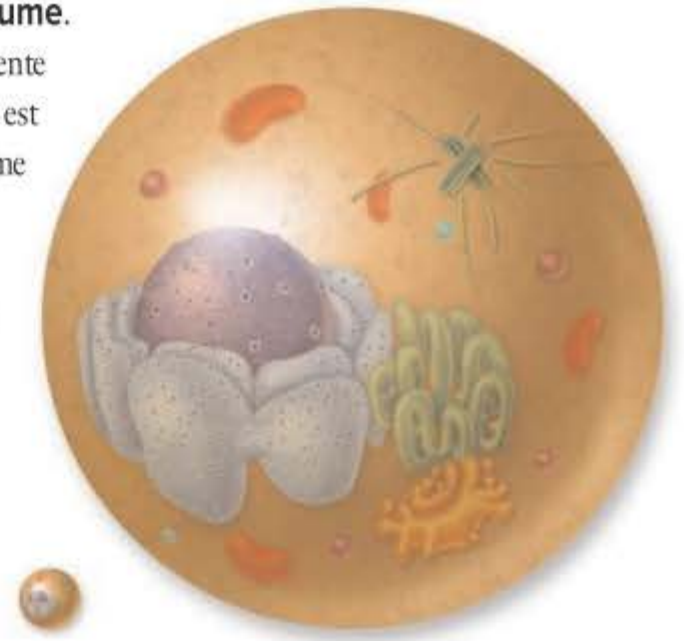
La dimension des cellules est limitée

La plupart des cellules sont relativement petites, pour des raisons liées à la diffusion de substances depuis le milieu externe jusqu'à elles et inversement. La vitesse de diffusion est affectée par plusieurs variables, parmi lesquelles (1) la surface disponible pour la diffusion, (2) la température, (3) le gradient de concentration de la substance qui diffuse et (4) la distance à parcourir par la substance. Le temps requis pour diffuser depuis la membrane externe jusqu'au centre de la cellule augmente avec la taille de la cellule. Les grandes cellules doivent synthétiser plus de macromolécules, disposer de plus d'énergie et produire plus de déchets que les petites cellules. Les molécules utilisées pour réaliser ces synthèses et fournir l'énergie doivent être transportées à travers la membrane. Les déchets du métabolisme doivent être exportés et donc aussi traverser la membrane. La vitesse de ces transports dépend et de la distance à parcourir et de la surface membranaire disponible. C'est pour cette raison qu'un organisme constitué de nombreuses petites cellules est avantage par rapport à un autre, composé de cellules moins nombreuses mais plus grandes.

On réalise facilement l'intérêt d'une petite taille cellulaire si l'on se réfère au **rapport entre surface et volume**. Lorsque la dimension d'une cellule augmente, son volume s'accroît beaucoup plus rapidement que sa surface. Si l'on considère une cellule sphérique, la surface est proportionnelle au carré du rayon, tandis que le volume est proportionnel au cube du rayon. Par conséquent, si deux cellules diffèrent d'un facteur 10 par leur rayon, la plus grande des deux aura une surface 10^2 , soit 100, fois supérieure et un volume 10^3 , soit 1 000 fois supérieur à ceux de l'autre (figure 4.1). Puisque c'est par sa surface que toutes les substances

Figure 4.1 Rapport surface-volume.

Lorsqu'une cellule croît, son volume augmente plus rapidement que sa surface. Si le rayon est décuplé, la surface est centuplée et le volume est mille fois plus grand. La surface d'une cellule doit être suffisamment grande pour assurer les besoins métaboliques liés à son volume.



Rayon (r)	1 unité	10 unités
Surface ($4\pi r^2$)	12,57 unités	1257 unités
Volume ($\frac{4}{3}\pi r^3$)	4,189 unités	4189 unités
Surface/ volume	3	0,3

entrent ou quittent la cellule, c'est cette surface qui détermine les possibilités d'interaction entre la cellule et le milieu extérieur. La membrane plasmique joue donc un rôle clé dans le contrôle des fonctions de la cellule et, puisque des petites cellules possèdent une plus grande surface par unité de volume que des cellules plus grandes, ce contrôle est plus efficace lorsque les cellules sont relativement petites.

Si la plupart des cellules sont petites, certaines cependant sont relativement grandes et ont apparemment résolu le problème du rapport surface/volume par l'un ou l'autre mécanisme adaptatif. Certaines cellules par exemple, telles les cellules des muscles squelettiques, possèdent plusieurs noyaux, ce qui facilite la transmission d'informations génétiques au sein de grandes cellules. D'autres, telles les neurones, sont longues et minces de sorte que toute région de leurs cellules est proche de la membrane plasmique, permettant une diffusion rapide entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule.

Les microscopes permettent de visualiser les cellules et leurs constituants

À part les œufs, peu de cellules sont visibles à l'œil nu (figure 4.2). La plupart ont un diamètre inférieur à 50 micromètres et sont donc bien plus petites que le point qui termine cette phrase. La visualisation des cellules requiert donc l'aide de la technologie. Le développement des microscopes et leurs perfectionnements au cours des siècles permettent d'explorer les cellules de manière de plus en plus détaillée.

Le problème de la résolution

Comment pouvons-nous étudier les cellules si elles sont invisibles à l'œil nu ? Pour le savoir il est utile de comprendre pourquoi nous ne pouvons pas les voir. La raison en est le pouvoir de résolution limité de l'œil. La **résolution** se définit comme la distance minimale entre deux points qui permet de les distinguer l'un de l'autre. Lorsque deux objets sont distants d'environ 100 μm , la lumière réfléchi par chacun d'eux frappe la même cellule détectrice du fond de l'œil. Ce n'est que quand les objets sont distants de plus de 100 μm que la lumière réfléchi par chacun d'eux atteint des cellules différentes, ce qui permet à nos yeux de les résoudre comme deux objets plutôt que comme un seul.

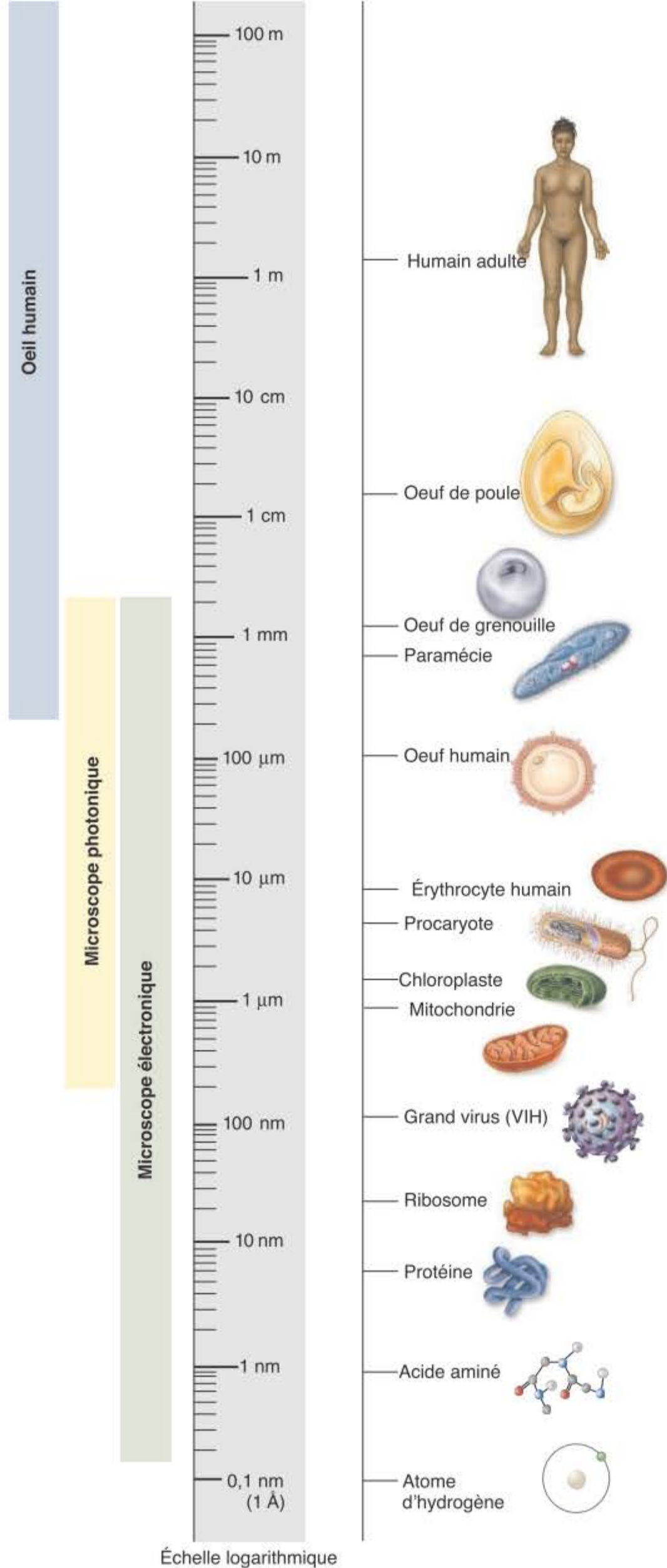


Figure 4.2 Taille des cellules et de leurs composants. La majorité des cellules sont microscopiques, bien que les œufs des vertébrés soient visibles à l'œil nu. La taille des cellules procaryotes est généralement de 1 à 10 μm . $1\text{ m} = 10^2\text{ cm} = 10^3\text{ mm} = 10^6\text{ }\mu\text{m} = 10^9\text{ nm}$

Les types de microscopes

Une façon de surmonter les limitations des yeux est d'augmenter le grossissement de telle sorte que les petits objets apparaissent plus grands. Les premiers microscopistes utilisaient des lentilles de verre pour grossir les petites cellules de manière telle qu'elles apparaissent plus grandes

que la limite de 100 μm imposée par l'œil humain. La lentille augmente le pouvoir de focalisation, ce qui fait paraître l'objet plus proche. Puisque la lentille semble rapprocher l'objet de l'observateur, son image sur le fond de l'œil est plus grande qu'en absence de lentille.

Les *microscopes photoniques* modernes opérant avec de la lumière visible font appel à deux lentilles grossissantes (plus diverses lentilles correctives), qui permettent d'obtenir des grossissements très importants et très clairs (table 4.1). La première lentille focalise l'image de l'objet sur la seconde, qui la grossit encore et la focalise sur le fond de l'œil. De tels microscopes réalisant des grossissements par étapes en faisant appel à plusieurs lentilles sont appelés *microscopes composés*. Ils sont capables de résoudre des structures séparées de 200 nanomètres (nm).

Les microscopes photoniques, même composés, ne sont pas suffisamment puissants pour résoudre nombre de structures à l'intérieur de la cellule. Les membranes par exemple ne sont épaisses que d'environ 5 nanomètres. Pourquoi donc ne pas simplement ajouter une autre étape de grossissement au microscope, augmentant ainsi encore son pouvoir de résolution ? Pour la bonne raison que lorsque deux objets ne sont distants que de quelques centaines de nanomètres, les faisceaux lumineux réfléchis par ceux-ci se superposent. La seule solution pour que deux faisceaux lumineux puissent encore être résolus alors qu'ils sont si proches l'un de l'autre est que leurs longueurs d'onde soient plus courtes.

Une façon d'éviter la superposition des rayons est de faire appel à des faisceaux d'électrons plutôt que de lumière. La longueur d'onde des électrons est en effet beaucoup plus courte, de sorte qu'un *microscope électronique* utilisant des faisceaux d'électrons possède un pouvoir de résolution 1 000 fois supérieur à celui d'un microscope photonique. Les *microscopes électroniques à transmission*, ainsi appelés parce que les électrons utilisés pour visualiser les spécimens sont transmis à travers ceux-ci, sont capables de résoudre des objets distants d'à peine 0,2 nm, soit à peine le double du diamètre d'un atome d'hydrogène !

Un second type de microscope électronique, dit *microscope électronique à balayage*, envoie des électrons sur la surface du spécimen. Ces électrons sont réfléchis par le spécimen, en même temps que d'autres électrons que ce dernier émet lui-même en réaction au bombardement qu'il subit. Ils sont amplifiés et transmis à un écran sur lequel l'image peut être observée et photographiée. La microscopie à balayage fournit de remarquables images tridimensionnelles ; elle a amélioré notre compréhension de nombreux phénomènes biologiques et physiques (voir tableau 4.1).

L'utilisation de colorants pour la mise en évidence de structures cellulaires

Si la résolution constitue une limite physique, il est cependant possible d'améliorer l'observation en altérant l'objet. Certains colorants accroissent le contraste entre les structures de la cellule ; celles-ci absorbent ou excluent le colorant de manière différentielle, ce qui produit des contrastes aidant la résolution.

Des colorants se fixant spécifiquement sur certaines molécules ont permis de rendre ces techniques encore plus puissantes. La méthode utilise des anticorps qui se fixent par exemple sur une protéine donnée. Ce procédé, dénommé *immunohistochimie*, fait appel à des anticorps produits dans des animaux tels que lapins ou souris. Lorsqu'on injecte des protéines définies à ces animaux, ceux-ci produisent des anticorps qui se fixent sur la protéine injectée et peuvent ensuite être isolés de leur sang. Ces anticorps sont alors purifiés et liés chimiquement à des enzymes, des colorants ou des molécules fluorescentes. Lorsque des cellules sont baignées dans une solution contenant ces anticorps, ceux-ci se

TABLEAU 4.1		Microscopes
MICROSCOPES PHOTONIQUES		
<p>Microscope à fond clair : La lumière est simplement transmise à travers un spécimen, ce qui ne fournit qu'un faible contraste ; on peut accroître celui-ci en utilisant des colorants mais cette technique requiert une fixation préalable de l'objet, et sa mort, ce qui est susceptible de l'altérer.</p>		28 μm
<p>Microscope à fond noir : La lumière est dirigée obliquement sur le spécimen ; un condensateur transmet uniquement la lumière réfléchi par celui-ci. L'objet apparaît clair sur un fond sombre.</p>		68 μm
<p>Microscope à contraste de phase : Les rayons lumineux sont déphasés, ce qui produit des différences de contraste et de luminosité lors de leur recombinaison.</p>		33 μm
<p>Microscope à contraste d'interférence : De la lumière polarisée est scindée en deux faisceaux qui suivent un parcours légèrement différent à travers l'échantillon. La combinaison de ces deux faisceaux accentue le contraste, en particulier sur les bords des structures.</p>		27 μm
<p>Microscope à fluorescence : Des colorants fluorescents absorbent la lumière d'une certaine longueur d'onde et la réémettent dans une autre longueur d'onde. Des filtres ne transmettent que la lumière réémise.</p>		10 μm
<p>Microscope confocal : Un faisceau laser focalisé en un point balaye dans deux directions le spécimen coloré à l'aide d'un colorant fluorescent ; cette méthode fournit une image claire de l'objet sans que les autres plans, situés au-dessus ou au-dessous, ne brouillent l'image. Il est ensuite possible de construire une image tridimensionnelle en superposant les plans.</p>		25 μm
MICROSCOPES ÉLECTRONIQUES		
<p>Microscope électronique à transmission : Un faisceau d'électrons traverse le spécimen et sert à former une image sur un film sensible. Les zones de l'objet qui dispersent les électrons apparaissent sombres. On peut améliorer l'image par emploi de fausses couleurs.</p>		3 μm
<p>Microscope électronique à balayage : La surface du spécimen est balayée par un faisceau d'électrons qui sont réfléchis par elle. La topographie de la surface détermine le contraste et le contenu de l'image, qui peut également être améliorée par emploi de fausses couleurs.</p>		7 μm

fixent sur les structures cellulaires contenant la molécule cible, qui peuvent dès lors être observées au microscope photonique. Ces techniques ont été utilisées à grande échelle dans l'analyse de la structure et des fonctions des cellules.

Toutes les cellules présentent des similitudes structurales de base

Si le plan général d'organisation des cellules varie selon les organismes, toutes les cellules se ressemblent néanmoins par certains aspects fondamentaux. Avant d'entreprendre l'examen détaillé de la structure cellulaire, résumons d'abord quatre structures majeures communes à toutes les cellules : (1) un nucléoïde ou un noyau, sièges du matériel génétique, (2) un cytoplasme, (3) des *ribosomes* pour synthétiser les protéines et (4) une membrane plasmique.

Le matériel génétique

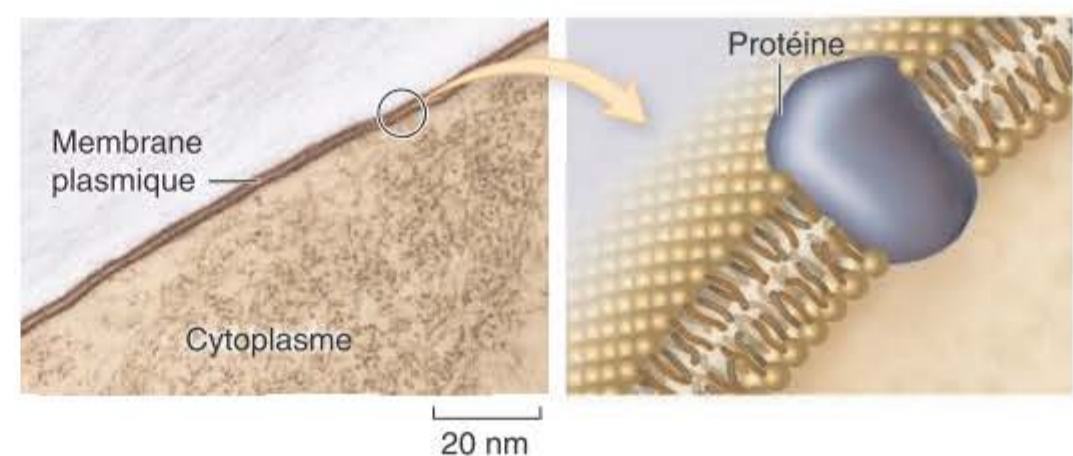
Toute cellule contient de l'ADN, la molécule de l'hérédité. Chez les organismes les plus simples, les **procaryotes**, la majeure partie du matériel génétique réside dans un seul double brin, circulaire, d'ADN, situé dans la zone centrale de la cellule appelée **nucléoïde** ; aucune membrane ne sépare cependant le nucléoïde du reste de la cellule. L'ADN des **eucaryotes**, organismes plus complexes, est par contre contenu dans un **noyau**, entouré d'une double membrane appelée enveloppe nucléaire. Dans les deux types d'organismes, l'ADN contient les gènes qui codent les protéines que la cellule synthétise. La structure détaillée du noyau sera décrite dans la section 4.3.

Le cytoplasme

L'intérieur de la cellule est constitué d'une matrice semi fluide appelée **cytoplasme**. Celui-ci contient tous les sucres, acides aminés et protéines nécessaires aux diverses activités de la cellule. Le cytoplasme est un milieu aqueux mais qui ressemble plus à un gel qu'à de l'eau en raison de sa concentration élevée en protéines et autres macromolécules. Toute structure macromoléculaire du cytoplasme et spécialisée dans une fonction particulière est dénommée **organite**. La fraction du cytoplasme contenant les molécules organiques et ions en solution est appelée **cytosol**, pour la distinguer des organites en suspension dans ce fluide.

La membrane plasmique

La cellule est délimitée par une **membrane plasmique** qui sépare son contenu du milieu qui l'entoure. La membrane plasmique est une bicouche de phospholipides épaisse d'environ 5 à 10 nm (5 à 10 milliardièmes de mètre) et dans laquelle sont intégrées des protéines. Observées en coupe au microscope électronique ces membranes apparaissent comme deux traits sombres entourant un trait clair. Cet aspect caractéristique provient de la disposition des molécules de phospholipides dont les queues apolaires se font face (voir chapitre 5).



La capacité qu'ont les cellules d'interagir avec leur environnement provient en grande partie des protéines de la membrane plasmique. Des *protéines de transport* aident molécules et ions à traverser la membrane plasmique, de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule ou vice-versa. Des *protéines réceptrices* induisent des changements à l'intérieur de la cellule lorsqu'elles entrent en contact avec des molécules spécifiques présentes dans l'environnement, telles que des hormones, ou avec des molécules situées en surface de cellules voisines. Ces molécules peuvent servir de *marqueurs* identifiant la cellule comme appartenant à un type particulier. Cette interaction entre molécules de surface est particulièrement importante pour les organismes pluricellulaires, dont les cellules doivent être capables de se reconnaître mutuellement lorsqu'elles forment des tissus.

Nous examinerons plus en détail la structure et les fonctions des membranes cellulaires au chapitre 5.

Synthèse 4.1

Tous les organismes sont constitués d'une cellule unique ou d'agrégats de cellules, et toute cellule provient d'une cellule préexistante. C'est principalement l'efficacité de la diffusion à travers la membrane plasmique qui limite la taille des cellules. Lorsqu'une cellule grandit, son volume s'accroît plus vite que sa surface. À partir d'un certain stade, la diffusion ne peut plus assurer les besoins de la cellule. Toute cellule est limitée par une membrane plasmique et emplie de cytoplasme. C'est dans la zone centrale de la cellule que se trouve le matériel génétique qui, dans les cellules eucaryotes, est contenu dans un noyau délimité par une enveloppe constituée de deux membranes.

- La découverte de vie sur Mars changerait-elle notre point de vue sur la théorie cellulaire ?

4.2 Les cellules procaryotes

Objectifs

1. Décrire l'organisation des cellules procaryotes
2. Distinguer les cellules des bactéries et des archées

Lors de l'observation de cellules au microscope deux architectures cellulaires de base furent reconnues : eucaryotes et procaryotes. Ces termes se réfèrent respectivement à la présence et à l'absence d'un noyau contenant le matériel génétique et délimité par un système membranaire. On a déjà mentionné qu'outre l'absence de noyau, les cellules procaryotes ne disposent pas d'un système de membranes internes ni d'organites délimités par des membranes.

L'organisation des cellules procaryotes est relativement simple

Les procaryotes sont les organismes les plus simples. Les cellules procaryotes sont petites. Elles consistent en un cytoplasme entouré d'une

membrane plasmique et enfermée dans une **paroi cellulaire** rigide. Elles ne possèdent pas de compartiments internes distincts (figure 4.3). Une cellule procaryote est comparable à un studio d'une seule pièce servant à la fois de salle à manger, de chambre à coucher et de chambre de télévision.

Les procaryotes sont très importants dans l'écologie des organismes vivants. Certains captent la lumière par photosynthèse, d'autres décomposent les organismes morts et recyclent leurs composants. D'autres encore sont causes de maladies ou sont impliqués dans nombre de procédés industriels. Les procaryotes sont répartis dans deux domaines, celui des bactéries et celui des archées. Le chapitre 28 décrit plus en détail la diversité des procaryotes.

? **Question** Quelles modifications pourrait-on apporter à une cellule pour qu'elle atteigne la plus grande taille possible ?

Bien que les cellules procaryotes contiennent des organites, comme les **ribosomes** responsables de la synthèse des protéines, la plupart d'entre elles ne possèdent pas d'organites délimités par des membranes, si caractéristiques des cellules eucaryotes. On a longtemps cru que les procaryotes sont également dépourvus du cytosquelette présent dans les eucaryotes ; on a cependant montré récemment qu'ils possèdent des molécules voisines de l'actine et de la tubuline, deux des constituants du cytosquelette décrits sous la section 4.6. La résistance et la forme de la cellule sont déterminées par sa paroi et non par les éléments de son cytosquelette. Il n'en reste pas moins que la structure de la paroi est influencée par le cytosquelette. C'est ainsi par exemple que la présence de protéines MreB (homologues de l'actine) le long de la cellule induit la position perpendiculaire des fibres de la paroi, donnant lieu à une cellule en bâtonnet. On peut le constater en supprimant la protéine MreB, ce qui donne lieu à la production de cellules sphériques. Au

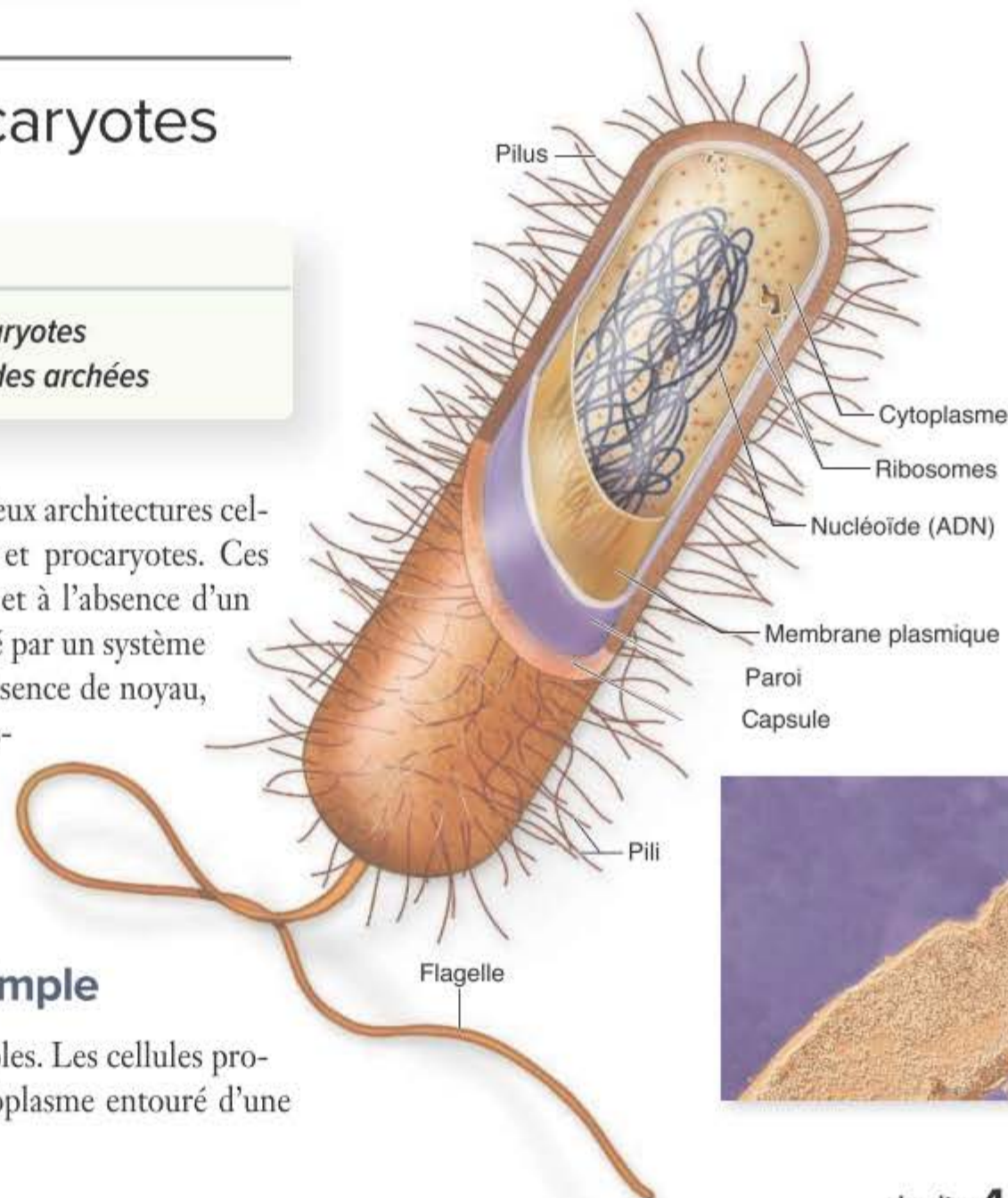
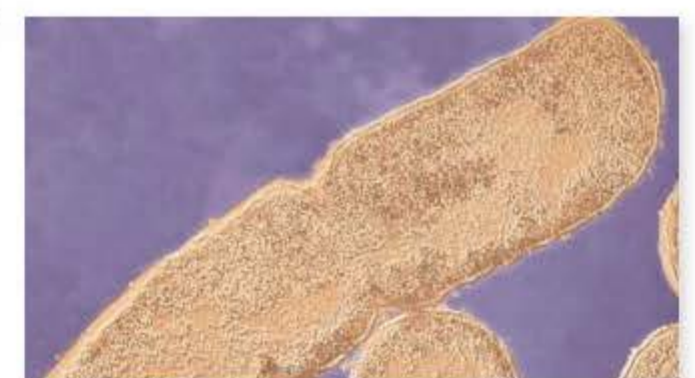


Figure 4.3
Structure d'une cellule procaryote.

Organisation générale d'une cellule procaryote. Le nucléotide est visible sous forme d'une région centrale dense, distincte du cytoplasme. Certains procaryotes sont couverts de prolongements filiformes appelés pili (pilus au singulier).



0,3 µm

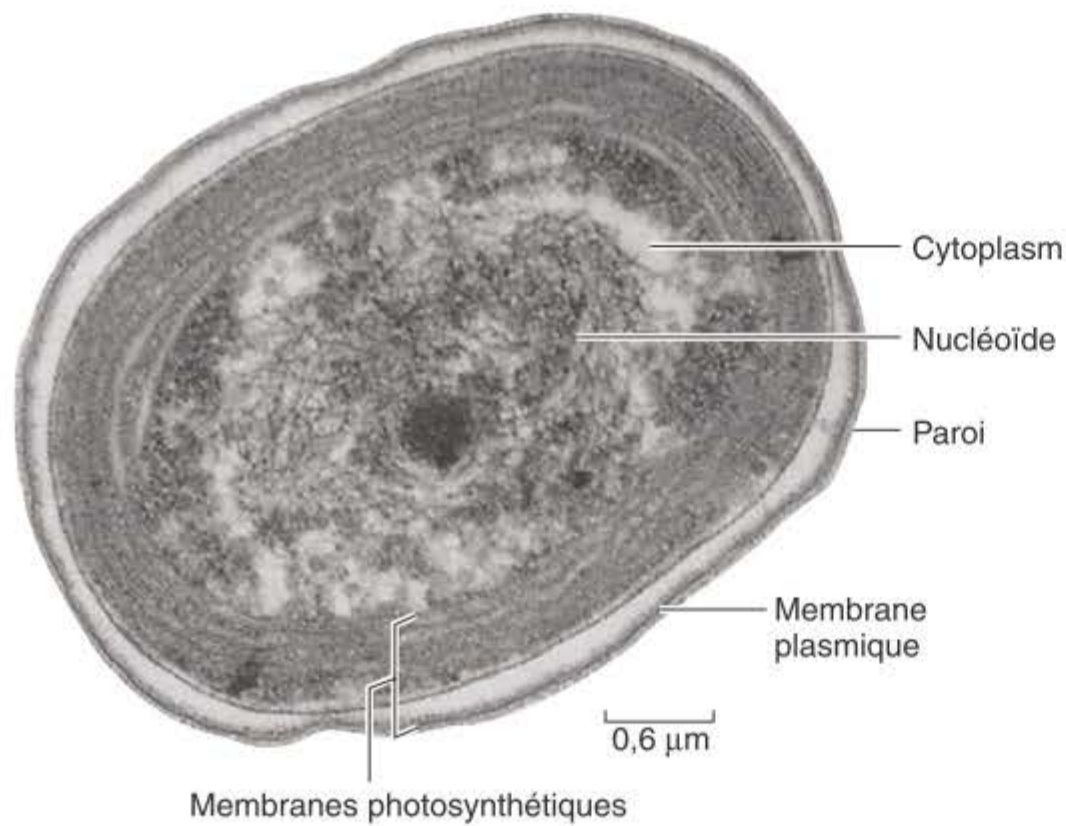


Figure 4.4 Micrographie électronique d'une cellule bactérienne photosynthétique. Un réseau dense de membranes photosynthétiques est visible, en fausse couleur, dans cette cellule de *Prochloron*.

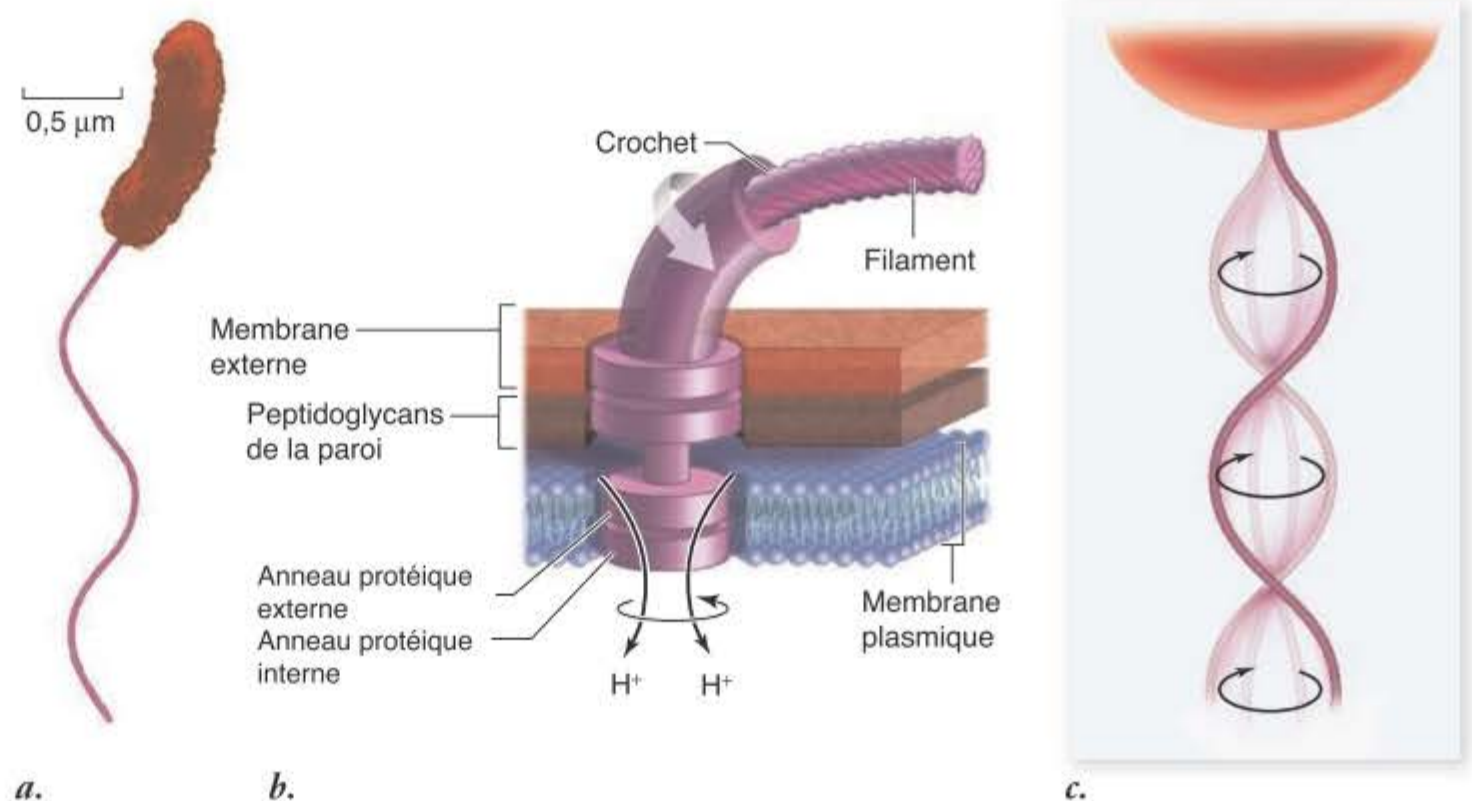
cours de la division cellulaire, le dépôt des composants de la paroi est influencé par la protéine FtsZ, similaire à la tubuline (voir chapitre 10). Dans les procaryotes, la protéine homologue de l'actine forme des fibrilles de soutien localisées sous la membrane. Le cytoplasme des procaryotes ne semble par contre pas disposer d'un réseau extensif de structure de soutien interne et la résistance de la cellule procaryote provient donc principalement de sa paroi rigide (figure 4.3).

La membrane plasmique de la cellule procaryote assure certaines des fonctions prises en charge par les organites dans les cellules eucaryotes. À titre d'exemple, certaines bactéries photosynthétiques, telles que la cyanobactérie *Prochloron* (figure 4.4), possèdent une membrane plasmique fortement invaginée et dont les replis se déploient abondamment au sein du cytosol. Ces replis sont porteurs des pigments bactériens impliqués dans la photosynthèse. Dans les cellules végétales, les pigments photosynthétiques sont localisés dans la membrane interne des chloroplastes.

Puisque la cellule procaryote ne contient pas d'organites délimités par des membranes, l'ADN, les enzymes et les autres constituants du cytoplasme ont accès à l'ensemble du volume cellulaire. Les réactions n'y sont pas compartimentées comme dans les cellules eucaryotes et l'ensemble de la cellule opère comme une seule entité.

Figure 4.5 Certains procaryotes nagent à l'aide de flagelles rotatifs.

a. Photo de *Vibrio cholerae*, bactérie responsable du choléra. *b.* Le flagelle est une structure complexe. Les protéines motrices, alimentées par un gradient de protons, sont ancrées dans la membrane plasmique. La paroi comporte deux anneaux. Les protéines motrices provoquent la rotation de la structure dans son ensemble. *c.* En tournant, le flagelle crée une vague spirale le long de son axe, ce qui fait progresser la cellule vers l'avant.



La paroi des bactéries est composée de peptidoglycane

La plupart des cellules procaryotes sont recouvertes d'une paroi résistante. La paroi des bactéries est composée de *peptidoglycane*, constitués d'une matrice de polymères glucidiques liés entre eux par de courtes chaînes de polypeptides. La structure de cette paroi sera décrite en détail au chapitre 28. Les parois cellulaires protègent la cellule, assurent sa forme et empêchent une absorption ou une perte excessive d'eau. La classe des Mollicutes, qui comporte le genre *Mycoplasma*, constitue l'exception : elle est dépourvue de paroi. Les plantes, les champignons et la plupart des protistes possèdent également des parois cellulaires, de compositions chimiques variées mais dépourvues de peptidoglycane.

La sensibilité des bactéries aux antibiotiques dépend souvent de la structure de leurs parois. La pénicilline et la vancomycine par exemple interfèrent avec la capacité qu'ont certaines bactéries de relier entre elles les unités peptidiques et les chaînes glucidiques de la paroi ; de même qu'une maison en bois dont on retirerait tous les clous, la matrice de la paroi perd son intégrité ; il en résulte qu'elle ne peut plus empêcher l'entrée brutale d'eau, ce qui provoque le gonflement et l'éclatement de la cellule.

Certaines bactéries sécrètent autour de la cellule une capsule protectrice gélatineuse de polysaccharides. De nombreuses bactéries pathogènes possèdent une telle capsule, qui leur permet d'adhérer aux dents, à la peau, aux aliments ou à pratiquement toute surface apte à supporter leur croissance.

Les archées sont dépourvues de peptidoglycane

On n'en est encore qu'au début des connaissances sur la physiologie et la structure des archées. Leur culture en laboratoire est malaisée, avec pour résultat qu'elles n'ont pas encore été étudiées en détail : on en sait plus sur leur génétique que sur tout autre de leurs aspects.

Les parois des archées sont composées de diverses molécules, entre autres de polysaccharides et de protéines et peut-être aussi de composés inorganiques. Un trait distinguant les archées des bactéries est la nature très différente de leurs lipides membranaires. Ceux des archées comportent des hydrocarbures saturés associés par des liaisons covalentes à leurs deux extrémités, de sorte que leur membrane est constituée d'une couche unique. Il semble que ce caractère confère aux membranes des archées une plus grande stabilité mais que par contre il supprime la

capacité de modifier le degré de saturation des hydrocarbures, et donc la capacité de s'adapter à des changements de température de l'environnement.

La machinerie cellulaire qui réplique l'ADN et synthétise les protéines des archées ressemble plus à celle des eucaryotes qu'à celle des bactéries. Bien que présentant une architecture globale proche de celle des bactéries, les archées semblent, sur une base moléculaire, plus proches des eucaryotes.

Certains procaryotes se déplacent à l'aide de flagelles rotatifs

Les **flagelles** sont de longues structures filamenteuses faisant saillie à la surface de la cellule et servant à la locomotion. Chez les procaryotes ils sont constitués de fibres protéiques. Selon les espèces il y en a un seul par cellule, plusieurs ou aucun. Les bactéries peuvent nager à des vitesses atteignant septante fois la longueur cellulaire par seconde, en faisant tourner leurs flagelles comme des vis (figure 4.5). C'est l'énergie accumulée dans un gradient de protons de part et d'autre de la membrane plasmique qui alimente le moteur rotatif responsable du mouvement du flagelle. Il est intéressant de constater que la synthèse enzymatique d'ATP par les mitochondries et les chloroplastes des eucaryotes est également basée sur le même principe selon lequel un gradient de protons alimente la rotation d'une molécule (voir chapitres 7 et 8).

Synthèse 4.2

Les procaryotes sont des cellules de petite taille, dépourvues d'organisation interne complexe. Ils se subdivisent en deux domaines : bactéries et archées. La paroi des bactéries est constituée de peptidoglycans, absents des parois des archées. Ces dernières ont des parois faites de polysaccharides et de peptides divers ; leurs membranes contiennent de plus des lipides spécifiques. Certaines bactéries se déplacent à l'aide de flagelles rotatifs.

- *Quels caractères les bactéries et les archées ont-elles en commun ?*

4.3 Cellules eucaryotes

Objectifs

1. *Comparer l'organisation des cellules procaryotes et eucaryotes*
2. *Discuter le rôle du noyau des cellules eucaryotes*
3. *Décrire le rôle des ribosomes dans la synthèse protéique*

Les cellules des eucaryotes (figures 4.6 et 4.7) sont de loin plus complexes que celles des procaryotes. Leur caractère le plus remarquable est leur compartimentation, réalisée par un vaste **réseau de membranes intracellulaires** et par de multiples *organites*. Les organites sont des structures délimitées par une ou des membranes constituant des compartiments fermés dans lesquels peuvent se produire simultanément et indépendamment de multiples processus biochimiques.

Les cellules végétales possèdent souvent une grande poche délimitée par une membrane et dénommée **vacuole centrale**, qui emmagasine protéines, pigments et matériaux de déchet. Les cellules, tant végétales qu'animales, contiennent des **vésicules**, poches de dimensions plus réduites qui stockent et transportent divers matériaux. Au sein du noyau, l'ADN est étroitement lié à des protéines et empaqueté sous forme d'unités compactes appelées **chromosomes**.

Toutes les cellules eucaryotes sont soutenues par un réseau protéique interne, le **cytosquelette**. Si les cellules des animaux et de certains protistes sont dépourvues de **parois**, celles des champignons, des plantes et de nombreux protistes possèdent des parois résistantes composées de fibres de cellulose ou de chitine intégrées dans une matrice d'autres polysaccharides et de protéines. La suite du présent chapitre sera consacrée à l'examen des compartiments internes des cellules eucaryotes.

Le noyau, centre d'information de la cellule

Le plus grand et le plus facilement observable des organites d'une cellule eucaryote est le **noyau**, décrit pour la première fois par le botaniste écossais Robert Brown en 1831. Les noyaux sont plus ou moins sphériques et, dans les cellules animales, typiquement situés dans la région centrale de la cellule (figure 4.8a). Dans certaines cellules un réseau de fins filaments de cytoplasme semble maintenir le noyau dans cette position.

Le noyau est le dépositaire de l'information génétique qui dirige la synthèse de presque toutes les protéines des cellules eucaryotes. La plupart des cellules possèdent un seul noyau, bien que celles de certains champignons et de certains autres organismes puissent en posséder plusieurs. Quant aux érythrocytes (globules rouges) des mammifères, ils perdent leur noyau à maturité. Des colorants permettent de mettre en évidence dans de nombreux noyaux une zone particulière, appelée **nucléole**, siège de synthèse intense d'ARN ribosomique.

L'enveloppe nucléaire

Le noyau est délimité par deux membranes, constituées chacune d'une double couche de phospholipides, l'ensemble constituant l'**enveloppe nucléaire** (voir figure 4.8). La membrane externe de l'enveloppe nucléaire est en continuité avec le système de membranes internes du cytoplasme, appelé *réticulum endoplasmique* (décrit sous la section 4.4).

Au microscope électronique on peut observer des dépressions peu profondes, dénommées **pores nucléaires**, réparties à la surface de l'enveloppe nucléaire (figure 4.8b, c). Ces pores, distants les uns des autres de 50 à 80 nanomètres, se forment à des endroits où les deux membranes de l'enveloppe nucléaire se joignent. Un pore est constitué d'un anneau de symétrie radiale octogonale formé de huit complexes protéiques imbriqués dans l'enveloppe nucléaire. La face cytoplasmique du pore porte 8 fibrilles plongeant dans le cytosol ; sa face nucléaire en porte également huit, mais celles-ci sont orientées vers le centre et rejoignent un autre complexe protéique, circulaire, formant ainsi un « panier percé ». Le pore permet aux ions et aux petites molécules de circuler librement, par diffusion, entre le nucléoplasme et le cytoplasme. Le passage des protéines et des complexes ARN-protéines est par contre contrôlé. Il s'agit principalement de l'importation de protéines fonctionnant dans le noyau et de l'exportation d'ARN et de complexes ARN-protéines produits dans le noyau.

La surface interne de l'enveloppe nucléaire est tapissée d'un réseau fibreux formant la lame nucléaire (voir figure 4.8d), composée de filaments intermédiaires appelés *lamines*. Cette structure donne au noyau sa forme ; elle est également impliquée dans la déconstruction et la

Figure 4.6 Structure d'une cellule animale. La membrane plasmique enveloppe la cellule, qui contient le cytosquelette et divers organites et autres structures suspendus dans une matrice semi-fluide, le cytosol. Certaines cellules animales possèdent des projections en forme de doigts appelées microvillosités. D'autres cellules eucaryotes, par exemple nombre de protistes, sont pourvus de flagelles participant à la mobilité, ou de cils aux fonctions diverses.

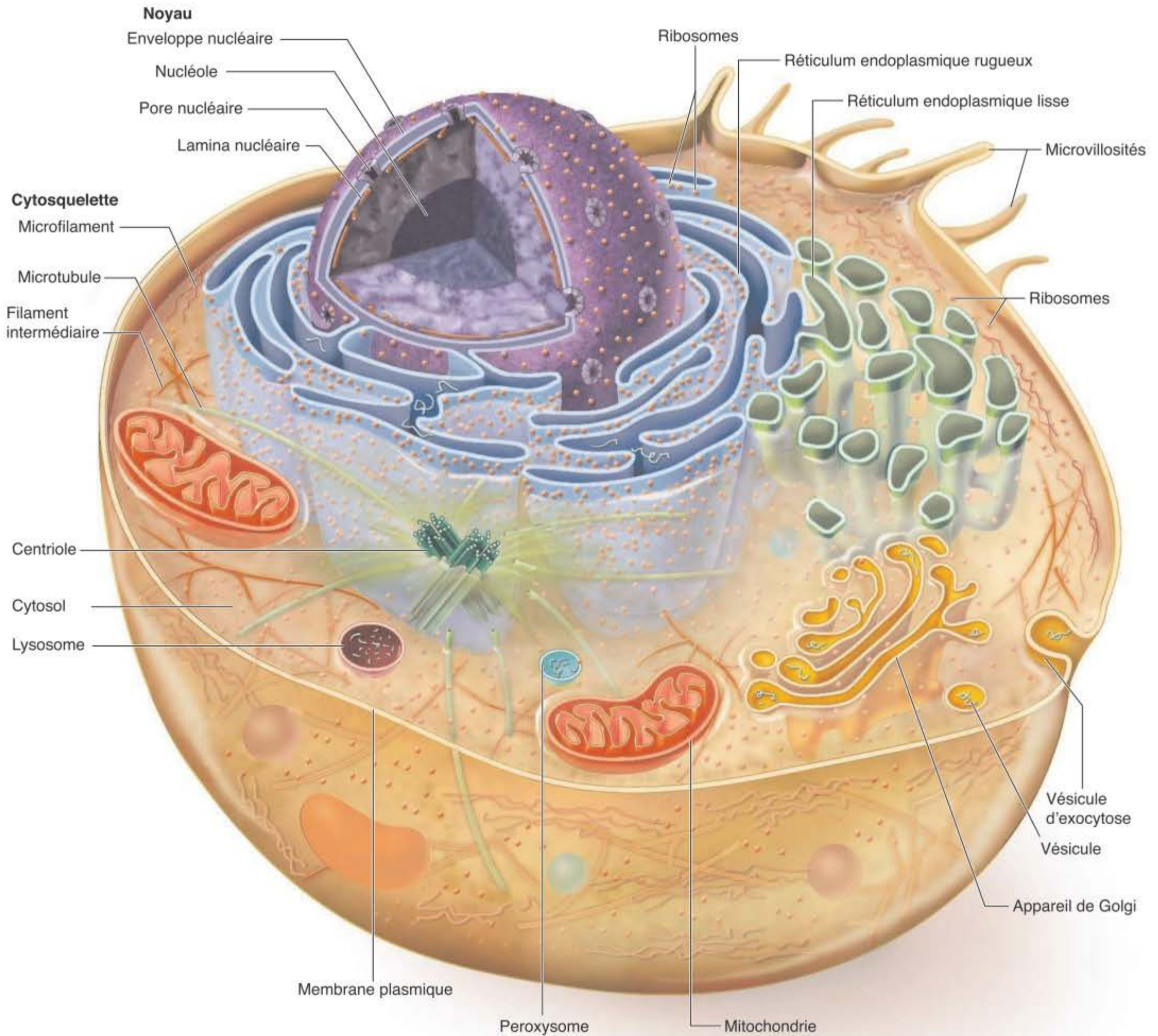


Figure 4.7 Structure d'une cellule végétale. La plupart des cellules végétales contiennent à maturité une grande vacuole centrale qui occupe la majeure partie du volume de la cellule, ainsi que des chloroplastes, organites qui sont le siège de la photosynthèse. Les cellules des plantes, des champignons et de certains protistes sont pourvues d'une paroi, dont la composition varie selon le type d'organisme. Les cytoplasmes des cellules végétales sont connectés grâce aux plasmodesmes, petites ouvertures dans les parois. Les plantes et les champignons sont dépourvus de flagelles, à part les gamètes de quelques espèces végétales. Les cellules des plantes et des champignons sont également dépourvues de centrioles.

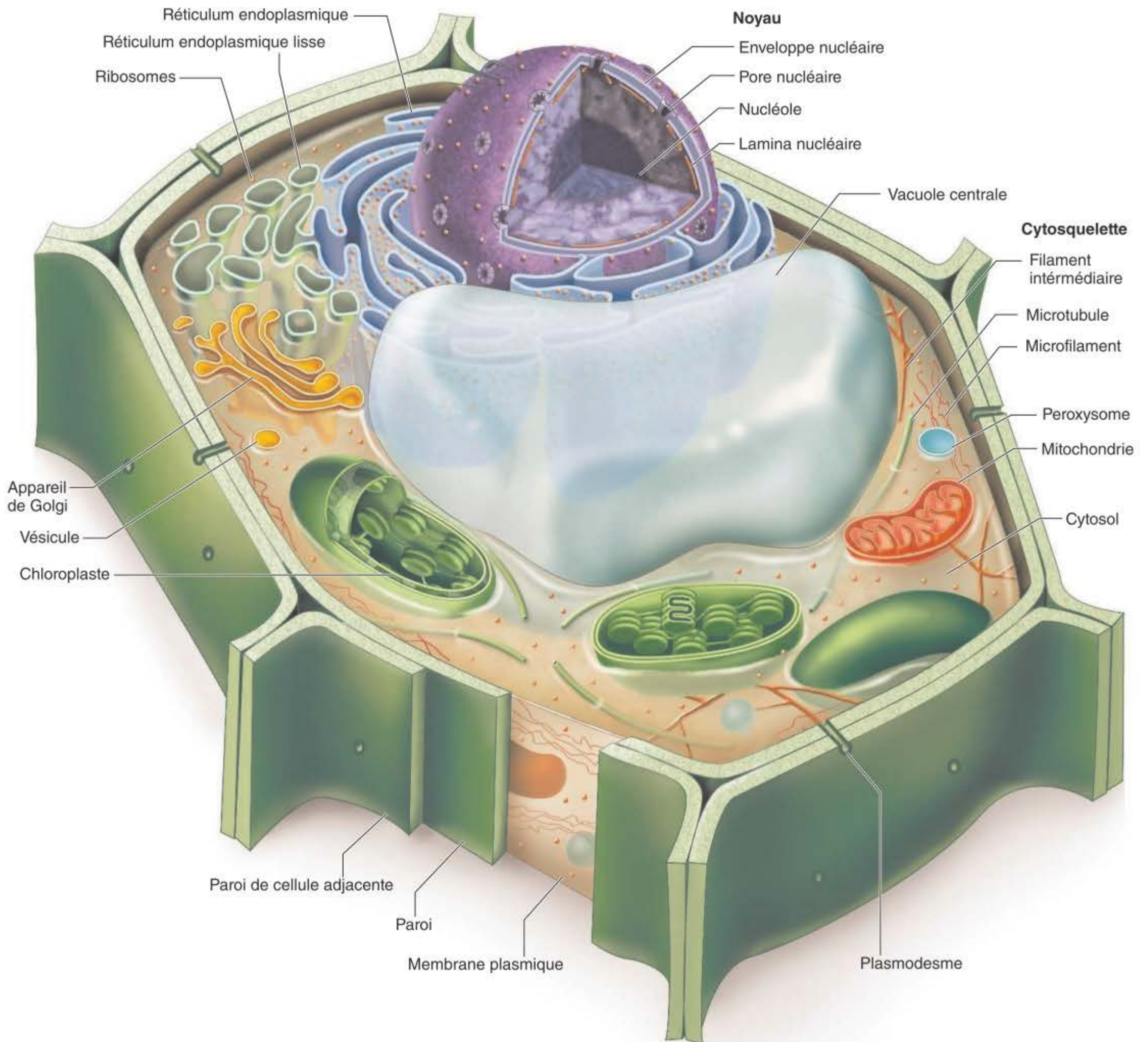
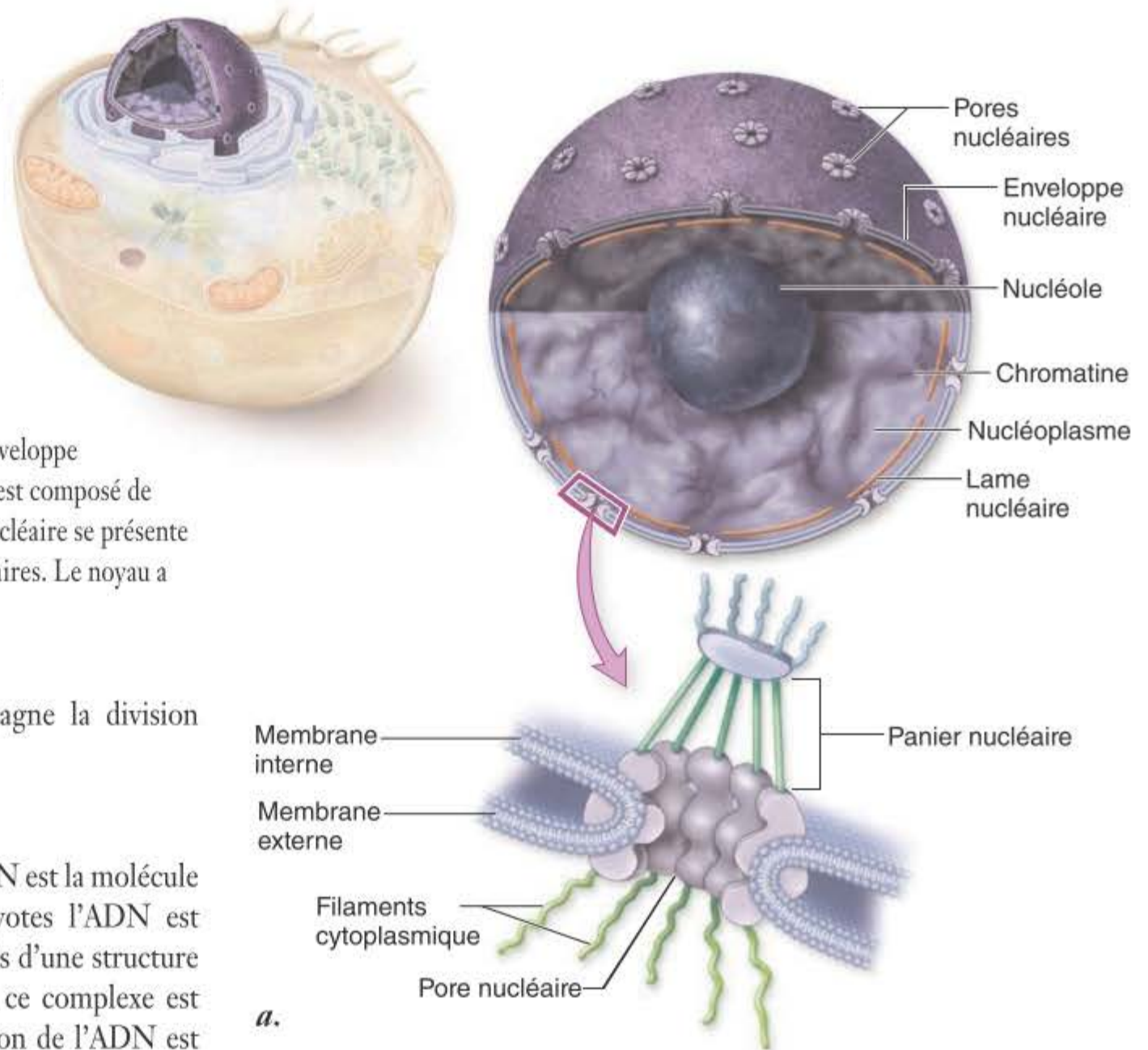


Figure 4.8 Le noyau. *a.* Le noyau est composé d'une membrane double, appelée enveloppe nucléaire, entourant une masse fluide, le nucléoplasme, qui contient la chromatine. Des pores nucléaires traversent l'enveloppe de part en part. Une vue rapprochée du pore montre l'anneau protéique, les fibrilles plongeant dans le cytosol et le « panier percé » plongeant dans le nucléoplasme. *b.* Micrographie électronique d'un noyau obtenue par la technique de cryofracture (voir figure 5.4), montrant de nombreux pores nucléaires. *c.* Micrographie électronique à transmission de l'enveloppe nucléaire, montrant un pore. Le matériel sombre dans le pore est composé de protéines et contrôle le passage à travers le pore. *d.* La lame nucléaire se présente comme un réseau dense de fibres faites de filaments intermédiaires. Le noyau a été coloré en pourpre dans ces images.



reconstruction de l'enveloppe nucléaire qui accompagne la division cellulaire.

La chromatine ou l'ADN empaqueté

Tant chez les procaryotes que chez les eucaryotes, l'ADN est la molécule qui stocke l'information génétique. Dans les eucaryotes l'ADN est réparti dans plusieurs chromosomes linéaires constitués d'une structure complexe formée de l'ADN associé à des protéines ; ce complexe est appelé **chromatine**. On sait aujourd'hui que la fonction de l'ADN est conditionnée par la structure de la chromatine. Les modifications de l'expression d'un gène en absence de changements de la séquence d'ADN, modifications dites épigénétiques, sont liées à des altérations de structure de la chromatine (voir chapitre 16). Sans encore être bien compris, ce phénomène ouvre de nouvelles perspectives intéressantes sur de nombreuses idées anciennes.

Dans le noyau la chromatine se présente en général sous forme de longs filaments, dont l'organisation n'est pas entièrement élucidée. Au moment de la division de la cellule, la chromatine se contracte fortement, apparaissant alors au microscope photonique sous la forme en X typique de chromosomes.

Le nucléole, site de fabrication des sous-unités des ribosomes

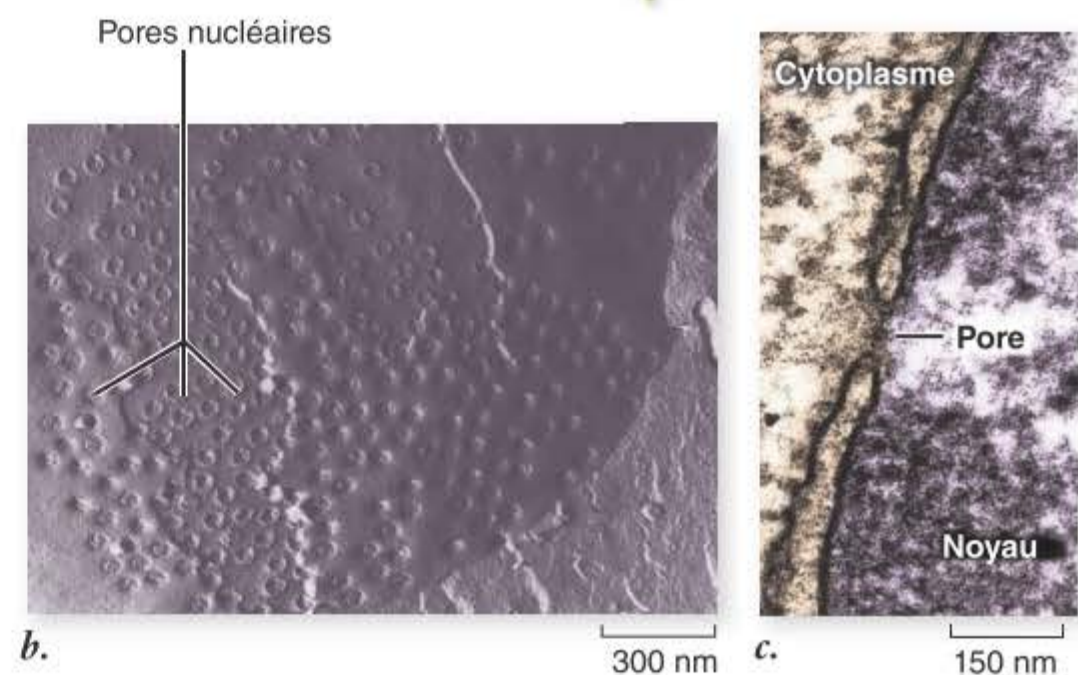
Lorsque des cellules s'appêtent à synthétiser des protéines en abondance, elles doivent préalablement fabriquer un grand nombre de ribosomes, nécessaires à ces synthèses ; ceci est rendu possible par la présence groupée, sur certains chromosomes, de centaines de copies des gènes codant les ARNr. Par transcription de ces gènes, la cellule génère rapidement en grand nombre les molécules d'ARNr nécessaires à la production des ribosomes.

Lors de la synthèse de ribosomes, les amas de gènes codant les ARNr, les ARN qu'ils produisent et les protéines ribosomiques synthétisées dans le cytoplasme sont rassemblés dans le noyau. Ces sites d'assemblage des ribosomes apparaissent dans le noyau comme une ou plusieurs taches sombres, dénommées nucléoles. Les nucléoles sont observables au microscope photonique même pendant les phases où les chromosomes sont distendus.

Les ribosomes sont les sites de synthèse des protéines dans le cytoplasme

Bien que ce soit l'ADN du noyau qui détermine la séquence d'acides aminés de chaque protéine de la cellule, ce n'est pas dans le noyau que

a.

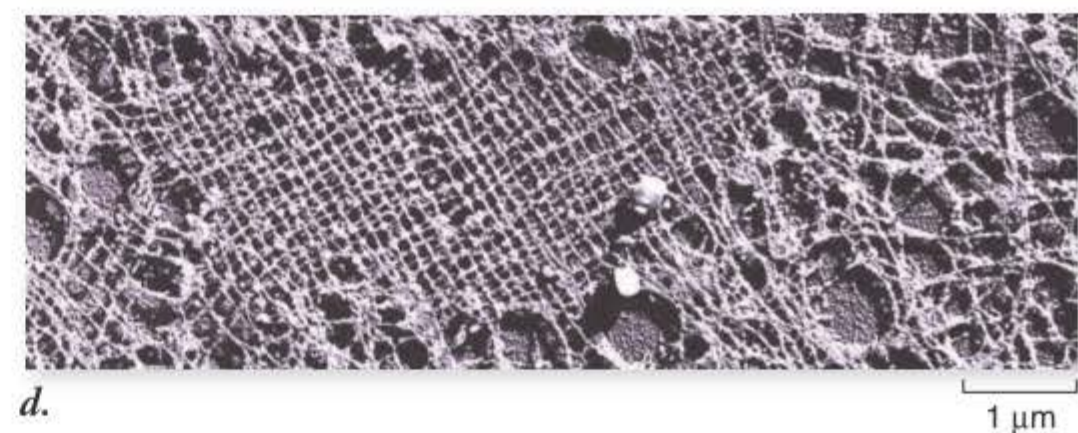


b.

300 nm

c.

150 nm



d.

1 µm

ces protéines sont assemblées. On peut le démontrer par une expérience simple : si on administre à des cellules une petite dose d'acides aminés radioactifs pendant un temps très bref, on constate que c'est dans le cytoplasme et non dans le noyau que se trouvent les protéines radioactives nouvellement synthétisées. Les chercheurs qui ont réalisé pour la première fois ces expériences constatèrent que la synthèse protéique est associée à de grands complexes constitués d'ARN et de protéines, situés hors du noyau et dénommés ribosomes.

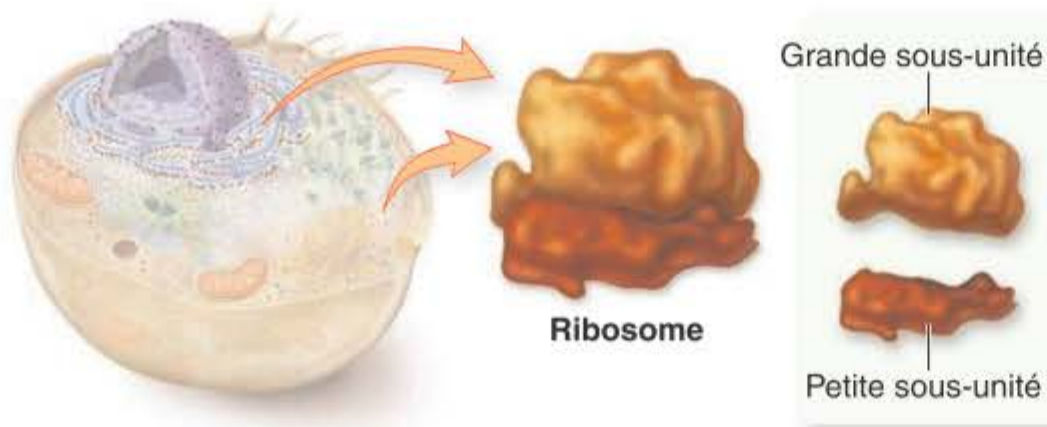


Figure 4.9 Un ribosome. Les ribosomes sont constitués d'une grande et d'une petite sous-unités, composées chacune d'ARNr et de protéines. Chacune des sous-unités est synthétisée dans le nucléole, d'où elle migre vers le cytoplasme à travers un pore nucléaire. Les deux sous-unités s'assemblent dans le cytosol pour traduire l'ARNm. Les ribosomes sont le siège de la synthèse des protéines.

Les ribosomes sont parmi les agrégats moléculaires les plus complexes de la cellule. Chacun d'eux est composé de deux sous-unités (figure 4.9), et chaque sous-unité est composée d'un assemblage d'ARN appelé **ARN ribosomique (ARNr)** et de protéines. Ces sous-unités ne se réunissent pour former un ribosome fonctionnel qu'au moment où elles synthétisent des protéines. Ce processus compliqué requiert les deux autres formes principales d'ARN, l'**ARN messager (ARNm)**, qui apporte l'information génétique contenue dans l'ADN, et l'**ARN de transfert (ARNt)**, qui apporte les acides aminés. Les ribosomes utilisent l'information fournie par l'ARNm pour diriger la synthèse des protéines. Ce phénomène sera décrit plus en détail au chapitre 15.

Les ribosomes sont présents à l'état libre dans le cytoplasme ou associés à des membranes internes, comme décrit sous la section 4.4. Les ribosomes libres synthétisent les protéines qui fonctionneront dans le cytoplasme, dans le noyau, dans les mitochondries et dans d'autres organites ne dérivant pas du complexe de membranes internes. Les ribosomes fixés au réticulum endoplasmique quant à eux synthétisent les protéines constitutives des membranes internes ainsi que celles qui sont destinées à l'exportation vers des sites extérieurs à la cellule.

On peut considérer les ribosomes comme des « organites universels », parce qu'ils sont présents dans toutes les cellules des trois domaines. Lorsqu'on tente d'établir une liste des fonctions les plus essentielles à la vie cellulaire, celle des ribosomes vient en bonne place. La vie est basée sur les protéines, et les ribosomes sont les « usines » de production de ces dernières.

Synthèse 4.3

Contrairement aux cellules procaryotes, les cellules eucaryotes sont compartimentées : elles comportent un système de membranes internes et d'organites responsables de fonctions spécialisées. Le noyau, délimité par une double membrane connectée au système membranaire du cytoplasme, contient l'information génétique de la cellule. Des pores nucléaires permettent le passage de molécules entre le noyau et le cytoplasme. Les ribosomes traduisent l'ARNm, lui-même transcrit de l'ADN du noyau, en polypeptides constitutifs des protéines. Les ribosomes sont des organites universels, présents dans toutes les cellules.

- Faut-il s'attendre à ce que les cellules de différents organes d'animaux complexes aient la même structure ?

4.4 Le système membranaire interne

Objectifs

1. Identifier les différentes régions du système de membranes internes
2. Comparer les fonctions respectives des différentes membranes et des différents compartiments
3. Évaluer l'importance de chacune des étapes de la voie de synthèse des protéines

La cellule eucaryote est parcourue par un réseau interne complexe d'endomembranes. Ce système de membranes intracellulaire divise la cellule en compartiments qui canalisent le déplacement des molécules en son sein ; il fournit en outre des surfaces où se réalisent la synthèse des lipides et de certaines protéines. La présence de ces membranes dans les cellules eucaryotes constitue une des différences fondamentales entre eucaryotes et procaryotes.

Le plus développé des systèmes membranaires internes est le **réticulum endoplasmique (RE)**. Le RE est composé d'une bicouche de phospholipides dans laquelle sont insérées des protéines. Il comporte des subdivisions fonctionnelles, décrites ici, et présente des structures diverses, allant de sacs aplatis à des réseaux tubulaires complexes (figure 4.10). Le RE peut également être connecté au cytosquelette, qui peut affecter sa structure et sa croissance. De tous les compartiments de la cellule eucaryote, les deux plus grands sont constitués par la **lumière**, ou région interne, du RE, et par l'espace extérieur à celui-ci, le cytosol,

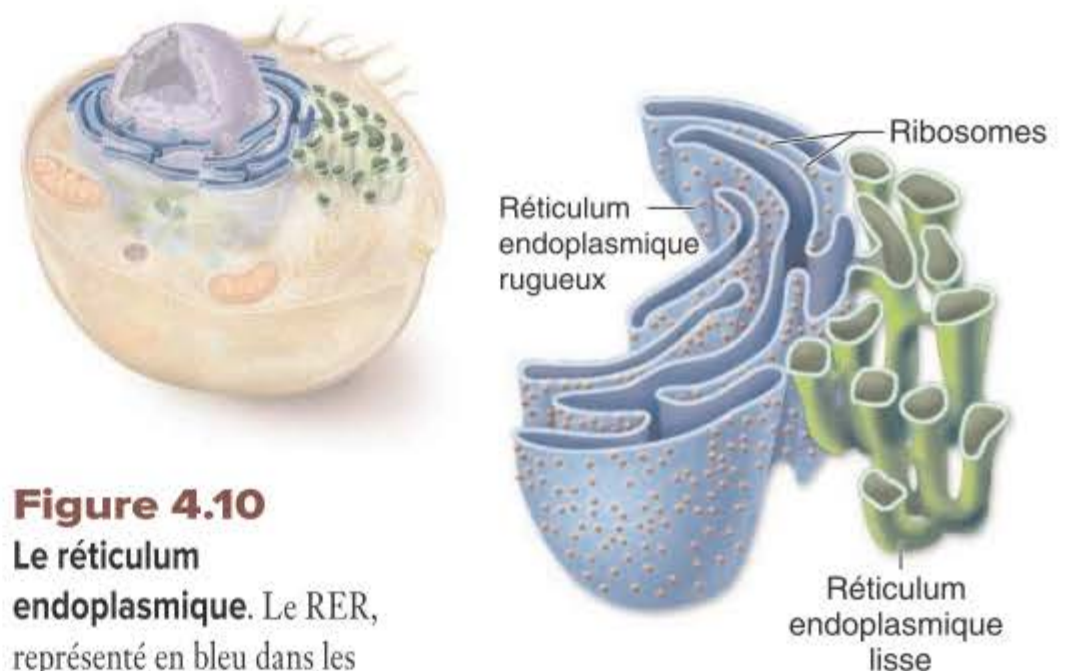
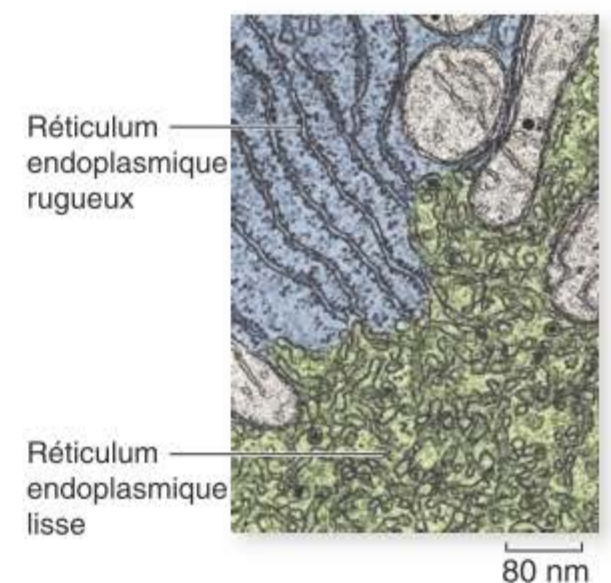


Figure 4.10

Le réticulum endoplasmique. Le RER, représenté en bleu dans les schémas, est constitué de sacs aplatis formant un compartiment au sein du cytosol. Les ribosomes associés à la face cytosolique du RER extrudent dans le compartiment interne les protéines qu'ils synthétisent. Le REL, en vert, est plus tubulaire que le RER, auquel il est connecté. La microphotographie a été colorée de la même manière que les schémas.



c'est-à-dire le composant fluide du cytoplasme contenant les molécules organiques dissoutes et dans lequel baignent divers organites.

Le RE rugueux, lieu de synthèse de protéines

Le **réticulum endoplasmique rugueux (RER)** doit son nom à l'apparence de sa surface. Le RER n'est pas facilement observable au microscope photonique mais, en microscopie électronique, il se présente comme composé essentiellement de sacs aplatis dont la surface est granuleuse en raison de la présence de ribosomes (voir figure 4.10).

Les protéines synthétisées à la surface du RER sont destinées à être exportées de la cellule, ou expédiées aux lysosomes ou aux vacuoles (décrits plus loin dans cette section), ou encore à être intégrées à la membrane plasmique. Dans un premier temps ces protéines entrent dans l'espace interne des citernes, d'où elles seront expédiées vers leur destination finale. Ce transfert implique également des vésicules et l'appareil de Golgi. C'est la séquence d'acides aminés de la protéine en voie de synthèse qui détermine si le ribosome impliqué s'associera au RE ou restera au sein du cytosol.

Dans le RE, les protéines nouvellement synthétisées peuvent être modifiées par addition de glucides à courtes chaînes, formant des **glycoprotéines**. Les protéines destinées à être sécrétées sont séparées des autres et emmagasinées dans des vésicules qui migrent vers l'appareil de Golgi, où elles pourront subir d'autres modifications avant d'être transportées, au sein de vésicules, vers d'autres sites de la cellule.

Le réticulum lisse a des rôles multiples

Les régions du RE peu pourvues en ribosomes portent le nom de **réticulum endoplasmique lisse (REL)**. Le REL se présente sous diverses formes, allant d'un réseau de tubules plus ou moins complexe à des sacs aplatis. De nombreuses enzymes sont ancrées dans les membranes du REL, où elles catalysent en particulier la synthèse de divers glucides et lipides, de même que celle des hormones stéroïdes. La plupart des lipides membranaires sont synthétisés dans le REL, d'où ils sont ensuite expédiés vers les diverses parties de la cellule requérant des composants de membranes.

Un rôle important du REL est le stockage du Ca^{2+} des cellules, ce qui maintient faible la concentration de cet élément dans le cytosol, où cet ion peut servir de molécule de signalisation. Dans les cellules musculaires par exemple, Ca^{2+} déclenche la contraction ; dans d'autres cellules, la libération de Ca^{2+} par le REL est impliquée dans diverses voies de signalisation.

La proportion de REL par rapport au RER dépend de la fonction des cellules. Dans les animaux, et donc l'homme, ce rapport varie fort. Les cellules qui synthétisent beaucoup de lipides, comme celles des testicules, de l'intestin et du cerveau par exemple, ont un REL abondant ; celles qui synthétisent des protéines destinées à être sécrétées, comme les anticorps, possèdent par contre un RER très développé.

Un autre rôle du REL est la modification de substances étrangères, diminuant leur toxicité. Dans le foie, des enzymes du REL sont impliquées dans ce processus de détoxification. Cette action peut inclure la neutralisation de substances absorbées pour des raisons thérapeutiques, comme la pénicilline. Des doses relativement élevées sont prescrites pour certains médicaments, en vue de compenser les efforts de rejet de ceux-ci par notre organisme. Les cellules du foie ont non seulement un REL important, mais aussi diverses enzymes responsables de modifications chimiques de certaines substances.

L'appareil de Golgi trie et empaquette les protéines

L'appareil de Golgi est constitué d'un ou de plusieurs empilements appelés dictyosomes) de vésicules aplaties, appelées **citernes** (figure 4.11). Le nombre de citernes par empilement est généralement de quatre à huit mais peut atteindre plusieurs dizaines. Le nombre d'empilements varie aussi : un à quelques-uns chez les protistes, 20 ou plus chez les animaux, jusqu'à plusieurs centaines chez les plantes. Chez les vertébrés les empilements d'une cellule sont reliés, formant un ruban continu. L'appareil de Golgi est particulièrement développé dans les cellules glandulaires productrices et sécrétrices de substances. Cette structure doit son nom à Camillo Golgi, médecin italien du dix-neuvième siècle, qui fut le premier à le décrire.

L'appareil de Golgi sert à collecter, emballer et distribuer des molécules synthétisées en un endroit de la cellule et utilisées en un autre endroit de la même cellule ou même parfois hors de celle-ci. Il possède une face antérieure et une face postérieure qui se distinguent par la composition de leurs membranes. La face antérieure, à rôle récepteur, est appelée face *cis* ; elle est généralement située à proximité du RE. Des molécules arrivent à la face *cis* dans des vésicules de transport bourgeonnant à partir du RE et quittent la face *trans* dans des vésicules de sécrétion (figure 4.12). La manière dont le matériel transite dans l'appareil de Golgi a fait l'objet de nombreux débats. Certains modèles proposent une

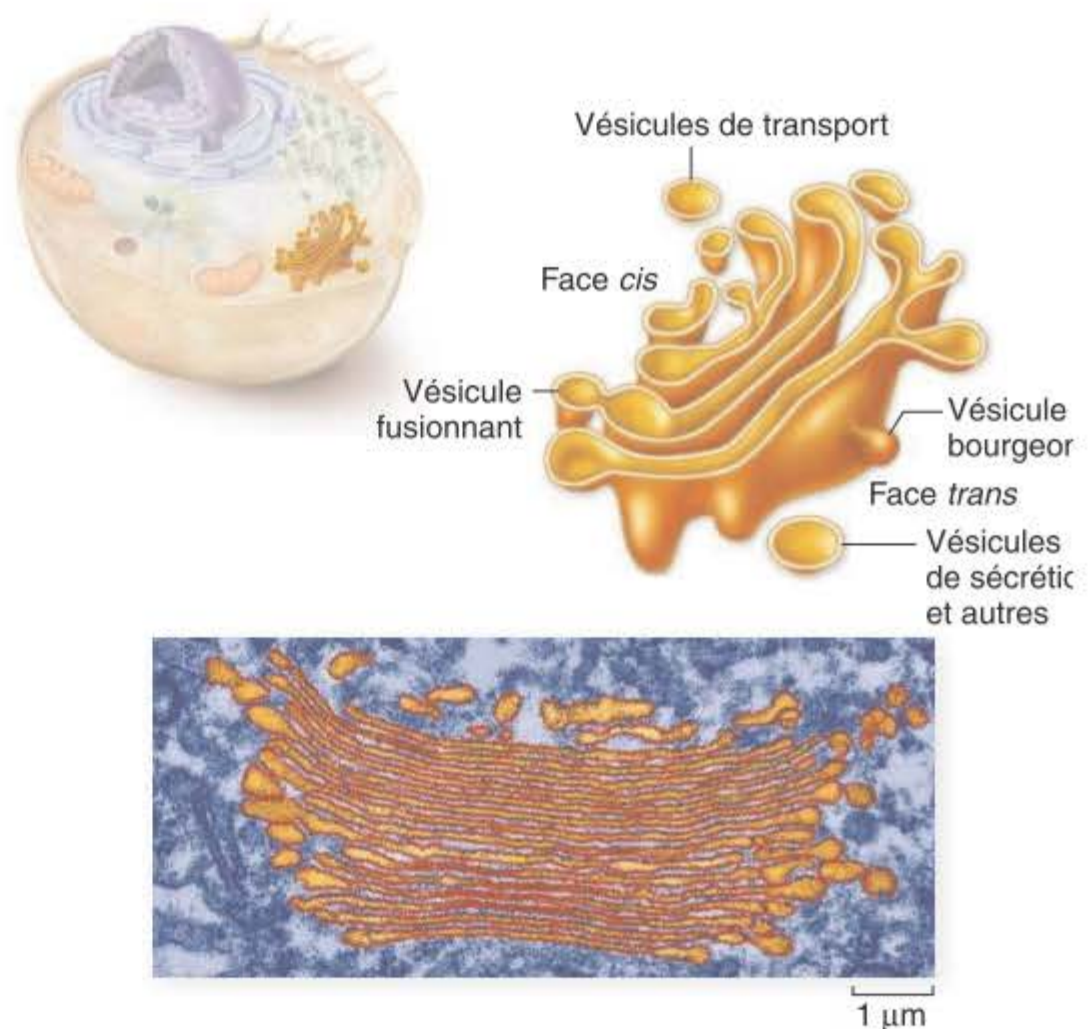


Figure 4.11 L'appareil de Golgi. L'appareil de Golgi est une structure lisse et concave formée de membranes. Des vésicules de transport lui apportent, au niveau de la face *cis*, divers matériaux qui, après transformations, quitteront l'appareil de Golgi sous forme de vésicules au niveau de la face *trans* ; certaines d'entre elles (vésicules de sécrétion) exporteront hors de la cellule les substances qu'elles contiennent ; d'autres les distribueront à diverses régions de la cellule.

maturation des citernes individuelles depuis la phase *cis* jusqu'à la phase *trans*, d'autres considèrent que des transports se réalisent entre citernes à l'aide de vésicules, d'autres enfin font appel à l'existence de connexions tubulaires directes entre citernes. Il semble aujourd'hui que le modèle de maturation soit le principal, bien que les deux autres puissent coexister.

Les protéines et les lipides produits respectivement sur les membranes lisses et rugueuses du RE sont transférés à l'appareil de Golgi, où ils subissent des modifications au cours de leur passage de la face *cis* à la face *trans*. Les altérations les plus fréquentes sont l'addition ou la modification de courtes chaînes de sucres, donnant ainsi naissance à des glycoprotéines ou à des glycolipides. Des enzymes de l'appareil de Golgi transforment aussi souvent des glycoprotéines et des glycolipides qui avaient été produits dans le RE ; ils en modifient les chaînes glucidiques par excision ou modification d'un ou plusieurs de leurs sucres.

Les glycoprotéines et les glycolipides sont alors rassemblés dans des bourgeonnements des **citernes** de la face *trans*. Ceux-ci sont libérés sous forme de vésicules qui migrent alors dans la cellule, conduisant à leur destination les molécules nouvellement synthétisées.

Une autre fonction de l'appareil de Golgi est la synthèse de composants des parois. Mis à part la cellulose, les polysaccharides constitutifs de la paroi des cellules végétales sont synthétisés dans l'appareil de Golgi et expédiés vers la membrane plasmique, où ils rejoignent la cellulose, assemblée, elle, à l'extérieur de la cellule. D'autres polysaccharides sécrétés par les plantes proviennent également de l'appareil de Golgi.

Les lysosomes contiennent des enzymes digestives

Les **lysosomes**, vésicules digestives limitées par une membrane, font également partie du système de membranes internes provenant de l'appareil de Golgi. Leur contenu est riche en enzymes de dégradation qui catalysent la décomposition rapide de protéines, acides nucléiques, lipides et glucides. Au cours de la vie d'une cellule eucaryote des organites sont régulièrement détruits par les lysosomes, leurs molécules constitutives étant ensuite recyclées, tandis que des organites nouvellement formés les remplacent. Les mitochondries de certains tissus par exemple sont remplacées tous les 10 jours.

C'est en milieu acide que l'activité des enzymes digestives est optimale. Lorsqu'un lysosome fusionne avec une vésicule de *phagocytose* (voir chapitre 5) ou avec un autophagosome (vésicule se formant dans le cytoplasme autour d'une structure de celui-ci qui doit être éliminée), ses pompes à protons sont activées, son pH chute et son arsenal d'enzymes hydrolytiques est mis en œuvre. Les macromolécules ou les organites introduits dans le lysosome sont alors dégradés.

De nombreuses affections congénitales de l'homme, collectivement dénommées maladies lysosomiales, affectent les lysosomes. La maladie de Tay-Sachs par exemple est due à la perte de fonction d'une enzyme lysosomiale déterminée, l'hexosaminidase. Cette enzyme est nécessaire à la dégradation d'un glycolipide membranaire des cellules nerveuses. L'accumulation du glycolipide dans les lysosomes affecte la fonction des cellules nerveuses et entraîne divers symptômes cliniques comme des attaques d'apoplexie et la rigidité musculaire.

Outre leur fonction de dégradation d'organites et d'autres matériaux de la cellule, les lysosomes éliminent également des cellules étrangères ingérées par phagocytose. Lorsqu'un globule blanc par exemple phagocyte un pathogène présent dans son environnement, le phagosome ainsi produit fusionne avec un lysosome et le pathogène est détruit à l'intérieur de ce dernier (figure 4.13).

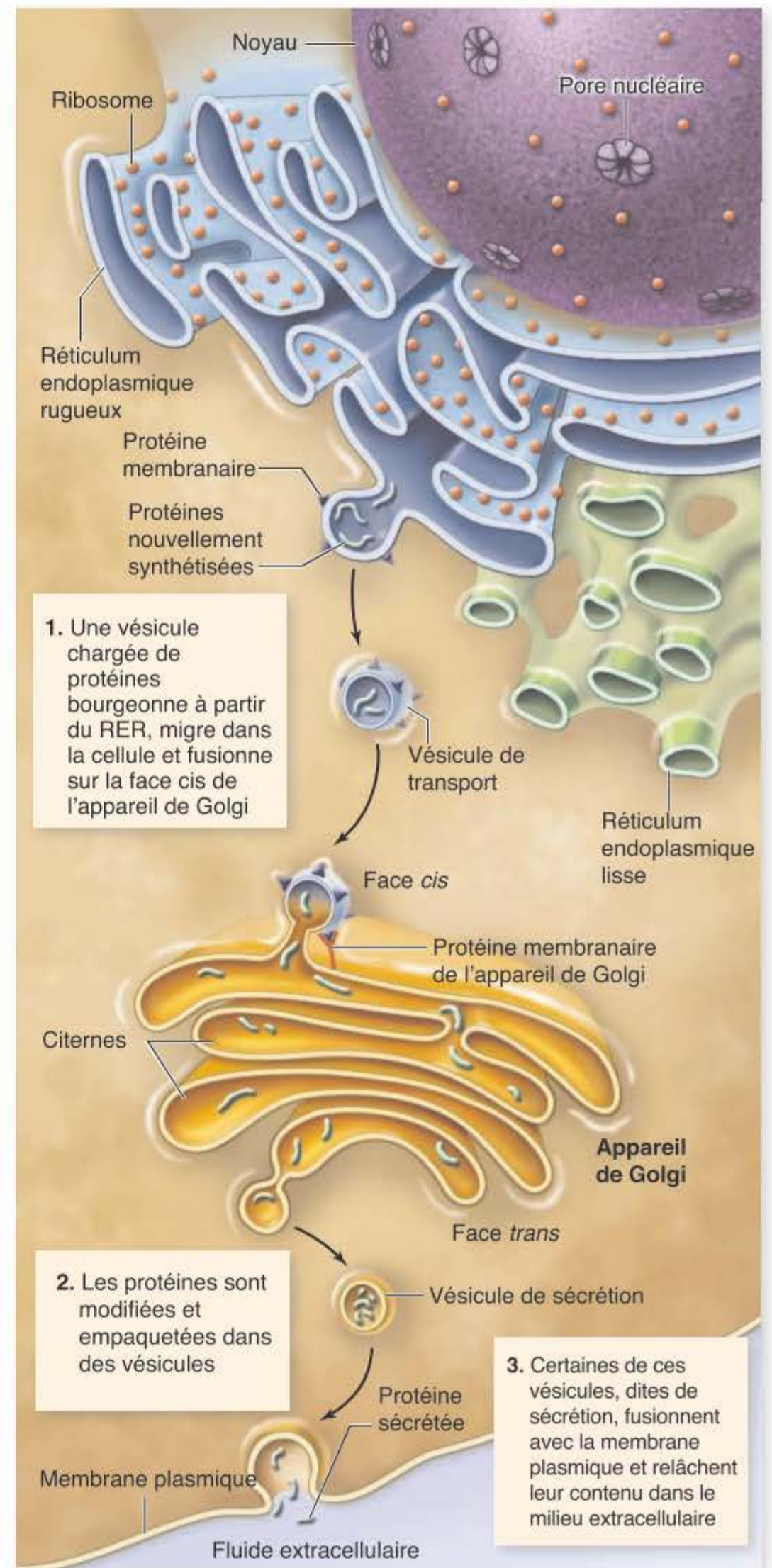


Figure 4.12 Le transport de protéines à travers le complexe de membranes du cytoplasme. Les protéines sont fabriquées sur les ribosomes puis libérées dans les compartiments internes du RE. Si leur lieu de destination est éloigné dans la cellule ou à l'extérieur de celle-ci, les protéines sont véhiculées dans des vésicules qui bourgeonnent à partir du RER et se dirigent vers la face *cis*, ou face réceptrice, de l'appareil de Golgi. Elles sont modifiées au sein de l'appareil de Golgi et empaquetées dans des vésicules qui bourgeonnent au niveau de la face *trans*. De là, ces vésicules migrent vers d'autres régions de la cellule ou fusionnent avec la membrane plasmique, relâchant dans ce cas (vésicules de sécrétion) leur contenu dans le milieu extra-cellulaire.

Les peroxysomes

Les cellules eucaryotes contiennent diverses vésicules limitées par une membrane et riches en enzymes diverses. On en rencontre dans les cellules de plantes, d'animaux, de champignons et de protistes. La répartition d'enzymes spécifiques dans de telles vésicules est l'un des principaux

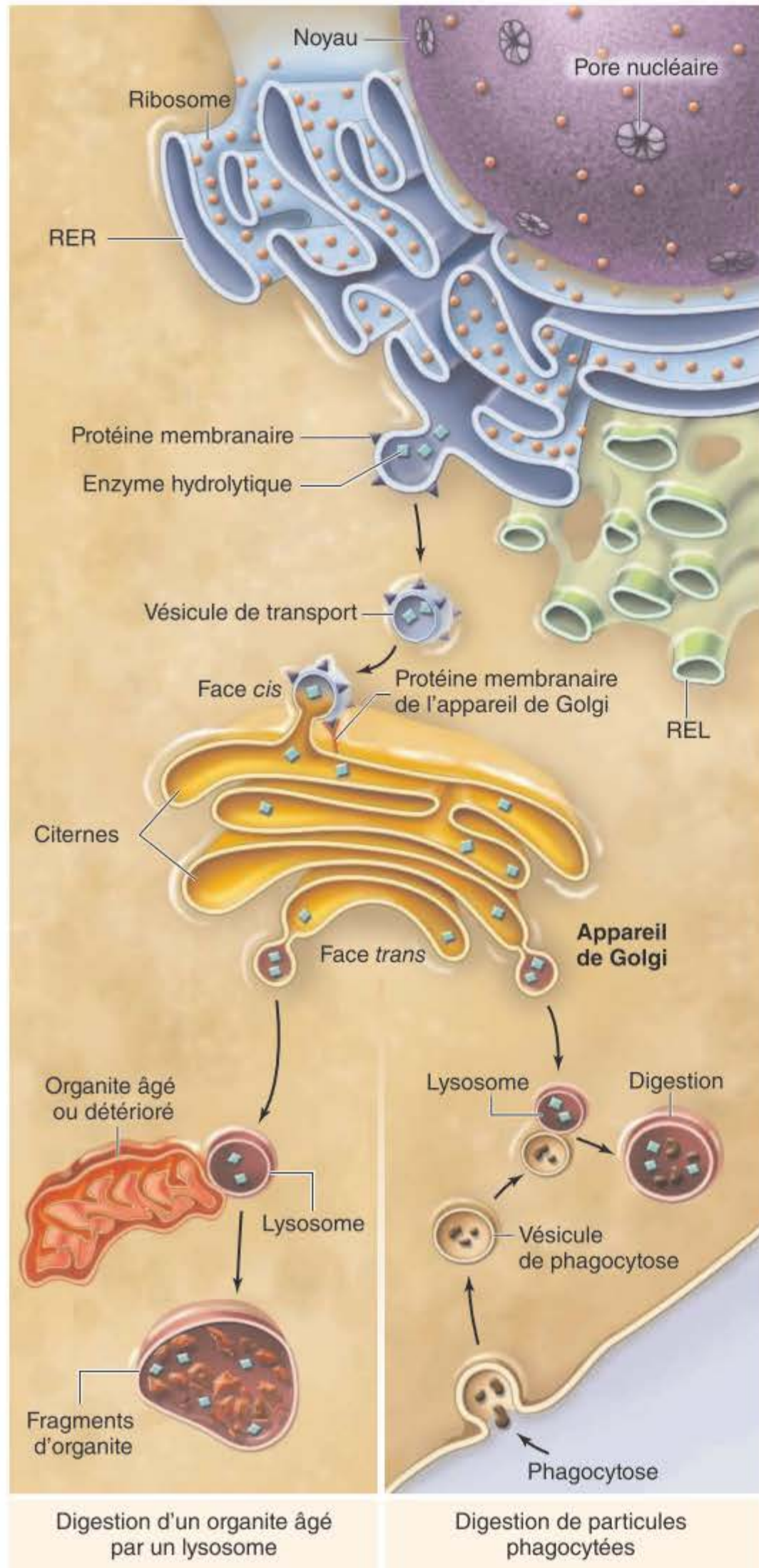


Figure 4.13 Les lysosomes. Les lysosomes sont formés de vésicules bourgeonnant sur l'appareil de Golgi. Ils contiennent des enzymes hydrolytiques qui digèrent les particules ou les cellules incorporées dans la cellule par phagocytose, ainsi que des organites âgés de la cellule préalablement enveloppés par une membrane formant un autophagosome.

moyens mis en œuvre par les cellules eucaryotes pour organiser leur métabolisme. On ne mentionnera ici que les peroxysomes.

Les **peroxysomes** (figure 4.14) contiennent des enzymes impliquées dans l'oxydation des acides gras. Si celles-ci n'étaient pas isolées dans les peroxysomes, elles auraient tendance à court-circuiter le métabolisme du cytoplasme, qui comporte souvent l'addition d'hydrogène à de l'oxygène. Étant donné que plusieurs enzymes des peroxysomes sont synthétisées par les ribosomes du cytosol, on a longtemps pensé que les peroxysomes eux-mêmes étaient formés par addition de lipides et de protéines menant à leur croissance jusqu'à ce qu'ils se divisent pour donner deux nouveaux peroxysomes. Bien qu'une telle division se produise effectivement parfois, il est clair aujourd'hui que les peroxysomes peuvent être formés par fusion de vésicules dérivées du réticulum endoplasmique. Ces vésicules importent alors les protéines qui les caractérisent, formant un peroxysome mature. Les criblages génétiques ont isolé quelque 32 gènes codant des protéines impliquées dans la biogenèse et la maintenance des peroxysomes. Des maladies héréditaires, dites peroxysomales, peuvent être causées par des mutations de certains de ces gènes.

Les peroxysomes doivent leur nom au peroxyde d'hydrogène formé comme sous-produit de l'activité de leurs enzymes oxydatives. Le peroxyde d'hydrogène est dangereux pour la cellule étant donné sa réactivité chimique violente ; les peroxysomes contiennent cependant aussi l'enzyme catalase, qui décompose le peroxyde d'hydrogène en eau et oxygène, qui sont, eux, inoffensifs.

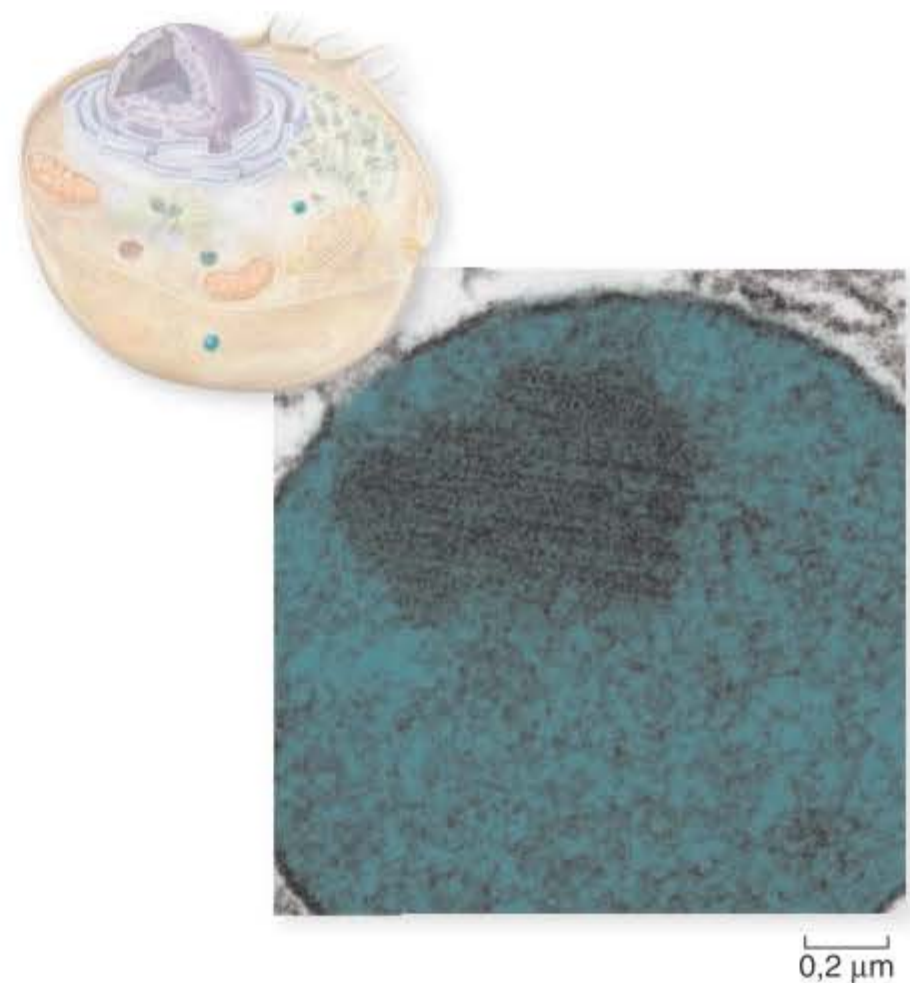


Figure 4.14 Un peroxysome. Les peroxysomes sont des organites sphériques parfois pourvus d'un grand cristal de nature protéique. Ils contiennent des enzymes digestives et de détoxication dont le peroxyde d'hydrogène est un sous-produit. Le peroxysome figuré a été coloré en vert sur cette micrographie.

Les cellules végétales utilisent des vacuoles comme sites de stockage et pour assurer leur équilibre hydrique

Les cellules végétales contiennent des structures spécialisées délimitées par une membrane et appelées **vacuoles**. L'exemple le plus frappant est la grande vacuole centrale présente dans la plupart des cellules végétales (figure 4.15). Le terme *vacuole* signifie en fait espace vide, une référence à son aspect en microscopie photonique. La membrane délimitant la vacuole porte le nom de **tonoplaste** ; elle contient des canaux contrôlant le passage des molécules d'eau et permettant à la cellule de maintenir sa tonicité, autrement dit son équilibre osmotique (voir osmose au chapitre 5).

On a longtemps cru qu'il n'existait qu'un seul type de vacuole, assurant plusieurs fonctions : maintien de l'équilibre hydrique, stockage de molécules utiles (par exemple des sucres, des ions ou des pigments) et stockage de déchets. On pensait aussi qu'elles contenaient des enzymes impliquées dans la dégradation de macromolécules et dans la détoxification de substances étrangères. Les anciens manuels de physiologie végétale présentaient les vacuoles comme les débarras de la cellule où étaient entreposées diverses substances.

L'étude des transporteurs des tonoplastes et l'isolation de vacuoles de divers types cellulaires ont conduit à une vision plus complexe des vacuoles. Il apparut clairement qu'il existe divers types de vacuoles dans différentes cellules ; ces vacuoles sont spécialisées en relation avec les fonctions de la cellule qui les contient.

La vacuole centrale a manifestement plusieurs rôles importants. Le maintien de la tonicité de la cellule, à l'intervention des transporteurs du tonoplaste, permet à la cellule d'augmenter son volume ou de se contracter en fonction des conditions. La vacuole centrale est aussi impliquée dans le processus de croissance cellulaire ; c'est elle en effet

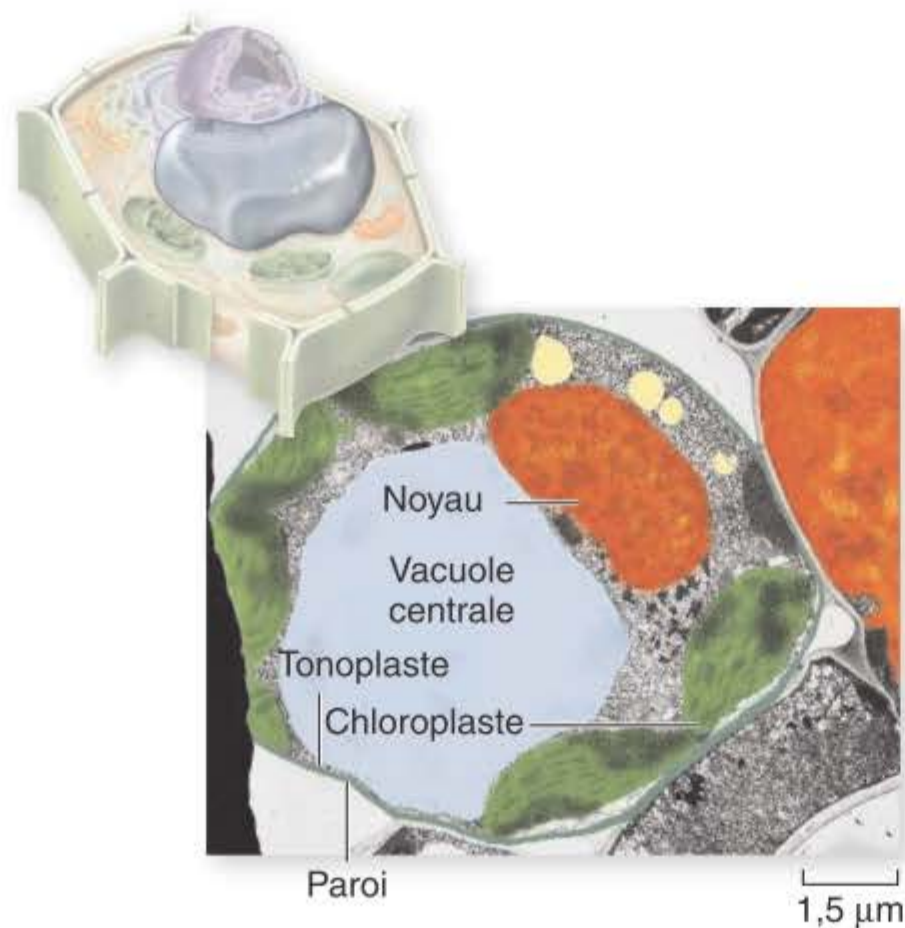


Figure 4.15 Une vacuole centrale. La vacuole centrale d'une cellule végétale emmagasine des solutés ; en se dilatant, elle accroît la tonicité de la cellule (micrographie en fausse couleur).

qui occupe la majeure partie du volume cellulaire. Les cellules végétales croissent en dilatant leur vacuole plus qu'en accroissant le volume de leur cytoplasme.

On trouve également des vacuoles exerçant diverses fonctions dans certains types de champignons et de protistes. C'est ainsi que certains protistes possèdent une vacuole contractile, capable de pomper l'eau et utilisée pour maintenir l'équilibre hydrique de la cellule. D'autres vacuoles sont utilisées comme sites d'entrepôt de métabolites ou de matériaux toxiques pour le cytoplasme. Le nombre et les types de vacuoles présents dans une cellule dépendent des besoins spécifiques de la cellule considérée.

Synthèse 4.4

Le réticulum endoplasmique (RE) est un système complexe de membranes repliées sur elles-mêmes qui organisent dans l'espace les activités de biosynthèse de la cellule. Le réticulum endoplasmique lisse (REL) est le site de synthèse des lipides et de constitution des membranes ; il est aussi utilisé pour stocker Ca^{2+} . Le réticulum endoplasmique rugueux (RER), couvert de ribosomes, est le site de synthèse de certaines protéines. Les protéines du RER sont transportées dans des vésicules vers l'appareil de Golgi ; elles y sont modifiées, empaquetées et expédiées vers leur destination finale. Les lysosomes sont des vésicules abritant des enzymes digestives responsables de la dégradation de cellules étrangères ou de composants usés du cytoplasme. Les peroxysomes abritent le métabolisme oxydatif générateur de peroxydes. Les vacuoles sont des structures délimitées par une membrane et qui exercent divers rôles dans les plantes, allant de l'entreposage de substances à la croissance cellulaire ; on en trouve également dans certains protistes et certains champignons.

- En quoi les ribosomes du RER diffèrent-ils de ceux qui sont libres dans le cytoplasme ?

4.5 Les mitochondries et les chloroplastes, centrales énergétiques des cellules

Objectifs

1. Décrire la structure des mitochondries et des chloroplastes
2. Comparer les fonctions des mitochondries et des chloroplastes
3. Expliquer l'origine probable des mitochondries et des chloroplastes

Mitochondries et chloroplastes partagent des similitudes structurales et fonctionnelles. Structuralement, les deux organites sont entourés d'une membrane double et chacun d'eux contient son propre ADN et sa propre machinerie enzymatique. Fonctionnellement, les deux sont impliqués dans le métabolisme énergétique, comme on le verra en détail aux chapitres 7 et 8, consacrés au métabolisme énergétique et à la photosynthèse.

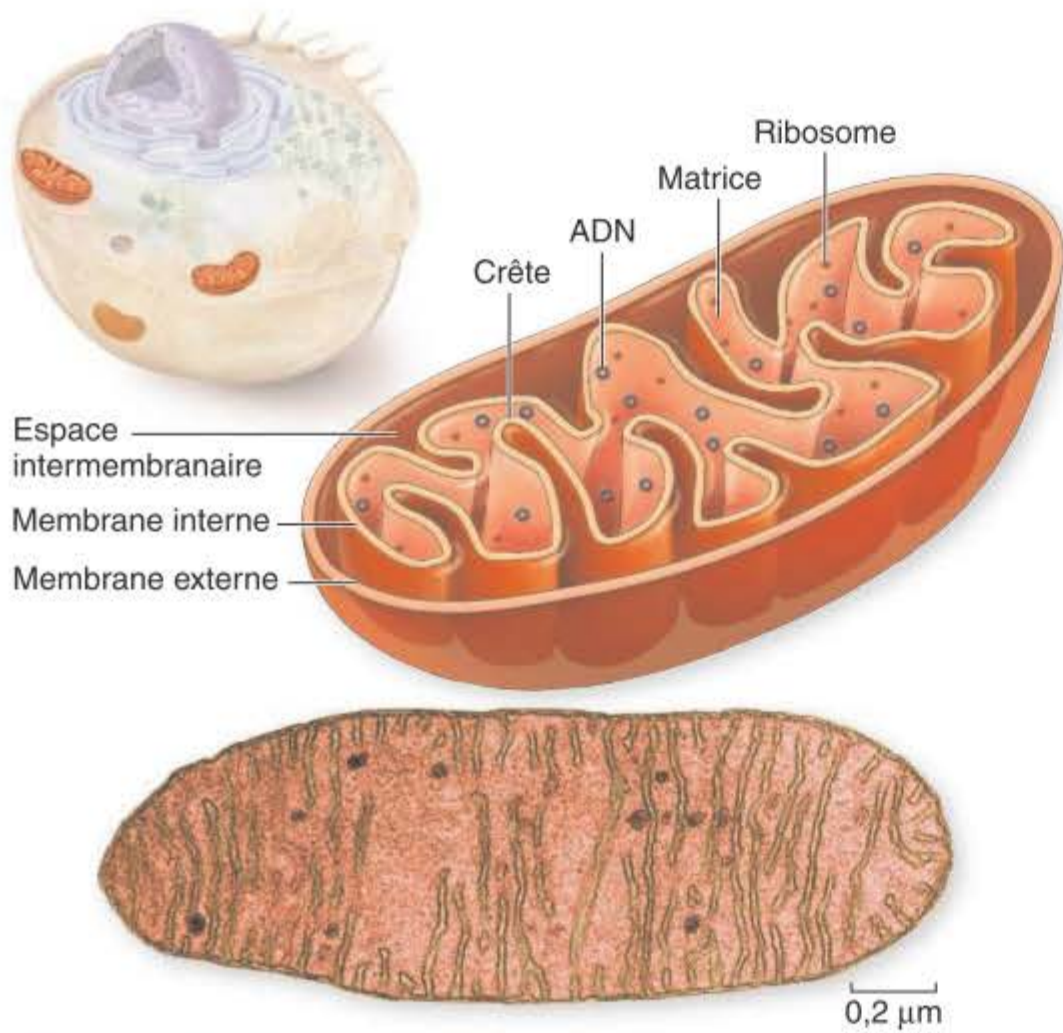


Figure 4.16 Les mitochondries. La membrane interne des mitochondries forme des invaginations appelées crêtes mitochondriales qui accroissent considérablement la surface consacrée au métabolisme oxydatif. Mitochondries colorées en rouge, montrées en coupe longitudinale sous forme de schéma et en microscopie électronique à transmission.

Les mitochondries génèrent de l'ATP en métabolisant des sucres

Les **mitochondries** sont des organites de forme tubulaire, de taille voisine de celle des bactéries, présents dans presque tous les types de cellules eucaryotes (figure 4.16). Les mitochondries sont délimitées par deux membranes, l'une, externe et lisse, l'autre, interne et formant de nombreuses invaginations appelées **crêtes mitochondriales**.

La membrane interne crée deux compartiments dans la mitochondrie : une **matrice**, localisée au centre et un **espace intermembranaire**. Ce sont des protéines situées en surface de la membrane interne ou intégrées dans celle-ci qui effectuent le métabolisme oxydatif, processus requérant de l'oxygène et par lequel l'énergie de macromolécules est utilisée pour produire de l'ATP (chapitre 7).

Les mitochondries possèdent de l'ADN qui leur est propre. Cet ADN contient plusieurs gènes producteurs de protéines requises par le métabolisme oxydatif réalisé par la mitochondrie. La mitochondrie se comporte donc dans une certaine mesure comme une cellule dans une cellule ; elle contient en effet une information génétique qui lui est propre et qui détermine la synthèse de protéines impliquées dans son fonctionnement. Les mitochondries ne sont cependant pas autonomes puisque la plupart des gènes produisant les enzymes utilisées dans le métabolisme oxydatif sont localisés dans le noyau.

Une cellule eucaryote ne produit pas de nouvelles mitochondries chaque fois qu'elle se divise. Ce sont les mitochondries elles-mêmes qui se divisent en deux, doublant ainsi leur nombre qui est alors réparti dans les deux nouvelles cellules. La plupart des constituants nécessaires à la division des mitochondries sont encodés par des gènes du noyau, dont la transcription en ARNm puis la traduction en protéines est réalisée par des ribosomes cytoplasmiques. La réplication mitochondriale est dès lors impossible sans participation du noyau et la croissance des mitochondries ne peut s'effectuer en dehors des cellules.

Les chloroplastes utilisent la lumière pour générer de l'ATP et synthétiser des sucres

Les plantes et les autres organismes eucaryotes effectuant la photosynthèse possèdent entre un et plusieurs centaines de **chloroplastes** par cellule. Les chloroplastes confèrent un avantage évident aux organismes qui en sont pourvus, celui de fabriquer leur propre nourriture. Les chloroplastes contiennent de la chlorophylle, pigment photosynthétique responsable de la coloration verte de la plupart des plantes.

De même que les mitochondries, les chloroplastes sont délimités par deux membranes (figure 4.17). Ils sont cependant plus grands et plus complexes que les mitochondries. Outre les membranes externe et interne, qui sont très proches l'une de l'autre, les chloroplastes possèdent des compartiments localisés à l'intérieur de la membrane interne et qui sont composés d'un réseau de membranes empilées formant des **grana** (au singulier : *granum*).

Un chloroplaste peut contenir une centaine de grana ou plus, chacun d'eux constitué de quelques-unes à plusieurs dizaines de vésicules aplaties en forme de disques, appelées **thylakoïdes**. C'est à la surface des thylakoïdes que sont situés les pigments photosynthétiques qui captent la lumière et dont il sera question au chapitre 8. La matrice fluide dans laquelle baignent les thylakoïdes est dénommée *stroma*. C'est dans le stroma que sont localisées les enzymes synthétisant les trioses, précurseurs du glucose et du saccharose.

De même que les mitochondries, les chloroplastes contiennent de l'ADN et, comme dans le cas des mitochondries, de nombreux gènes spécifiant les composants du chloroplaste sont situés dans le noyau. Certains des éléments impliqués dans le processus de photosynthèse, parmi lesquels des protéines spécifiques, sont synthétisés entièrement dans le chloroplaste.

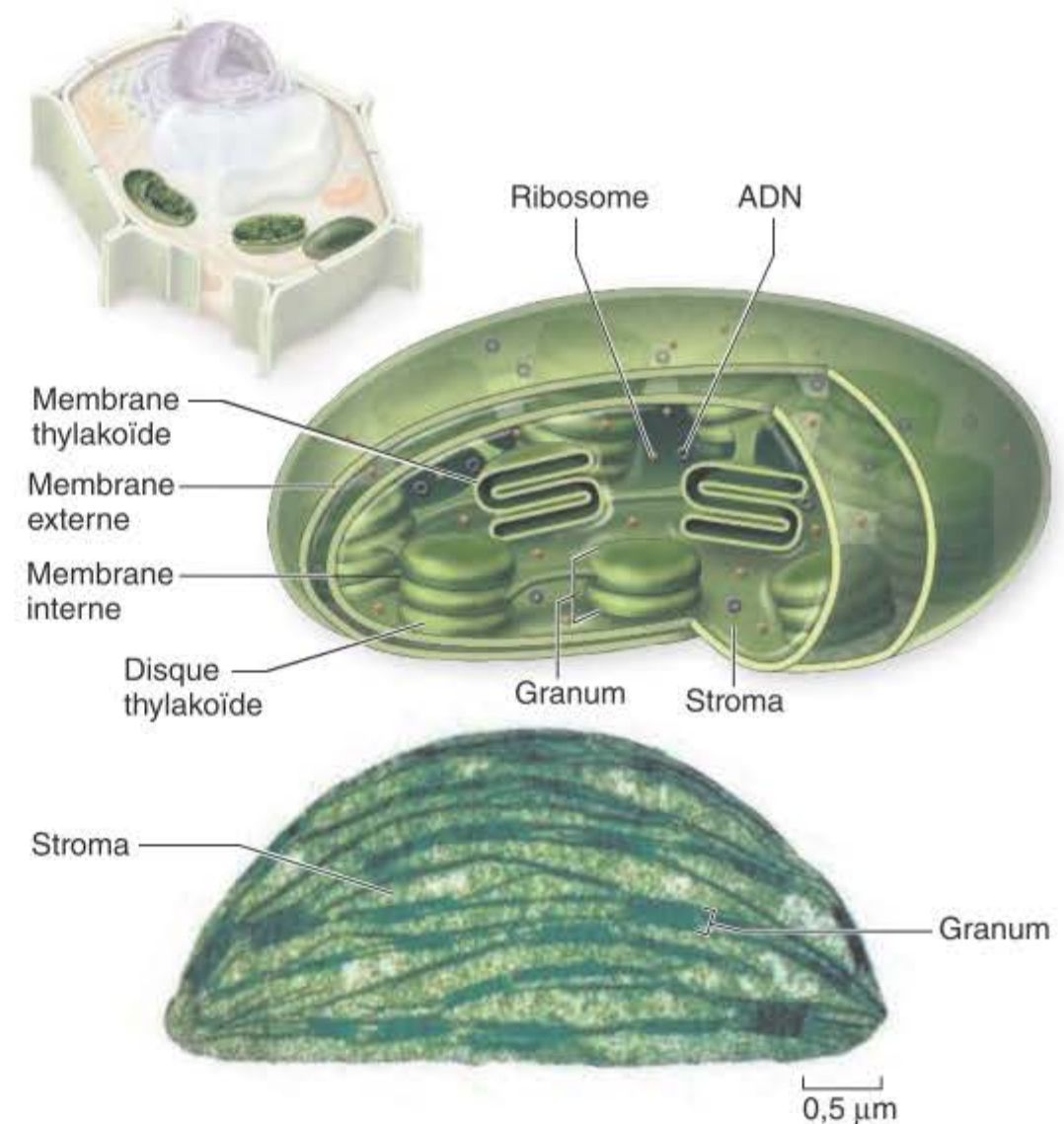


Figure 4.17 Les chloroplastes. La membrane interne du chloroplaste entoure un système membranaire constitué d'empilements de vésicules contenant la chlorophylle et appelées thylakoïdes, dans lesquelles se réalise la photosynthèse. Chaque pile de thylakoïdes constitue un granum. Chloroplaste coloré en vert.

Les plantes possèdent encore d'autres organites contenant de l'ADN, appelés *leucoplastes* ; ceux-ci sont quant à eux dépourvus de pigments et de structure interne complexe. Dans certaines cellules de racines ou d'autres organes de plantes, les leucoplastes peuvent servir de sites de stockage d'amidon, on les appelle alors **amyloplastes**. Chloroplastes, leucoplastes et amyloplastes sont collectivement appelés **plastides**. Tous sont produits par division de plastides préexistants.

? **Question** Mitochondries et chloroplastes génèrent de l'ATP. Quelles caractéristiques structurales partagent-ils ?

Mitochondries et chloroplastes ont une origine symbiotique

On donne le nom de symbiose à une relation étroite entre des organismes appartenant à des espèces différentes et vivant ensemble. La théorie de l'**endosymbiose** (voir chapitre 29) propose que certains des

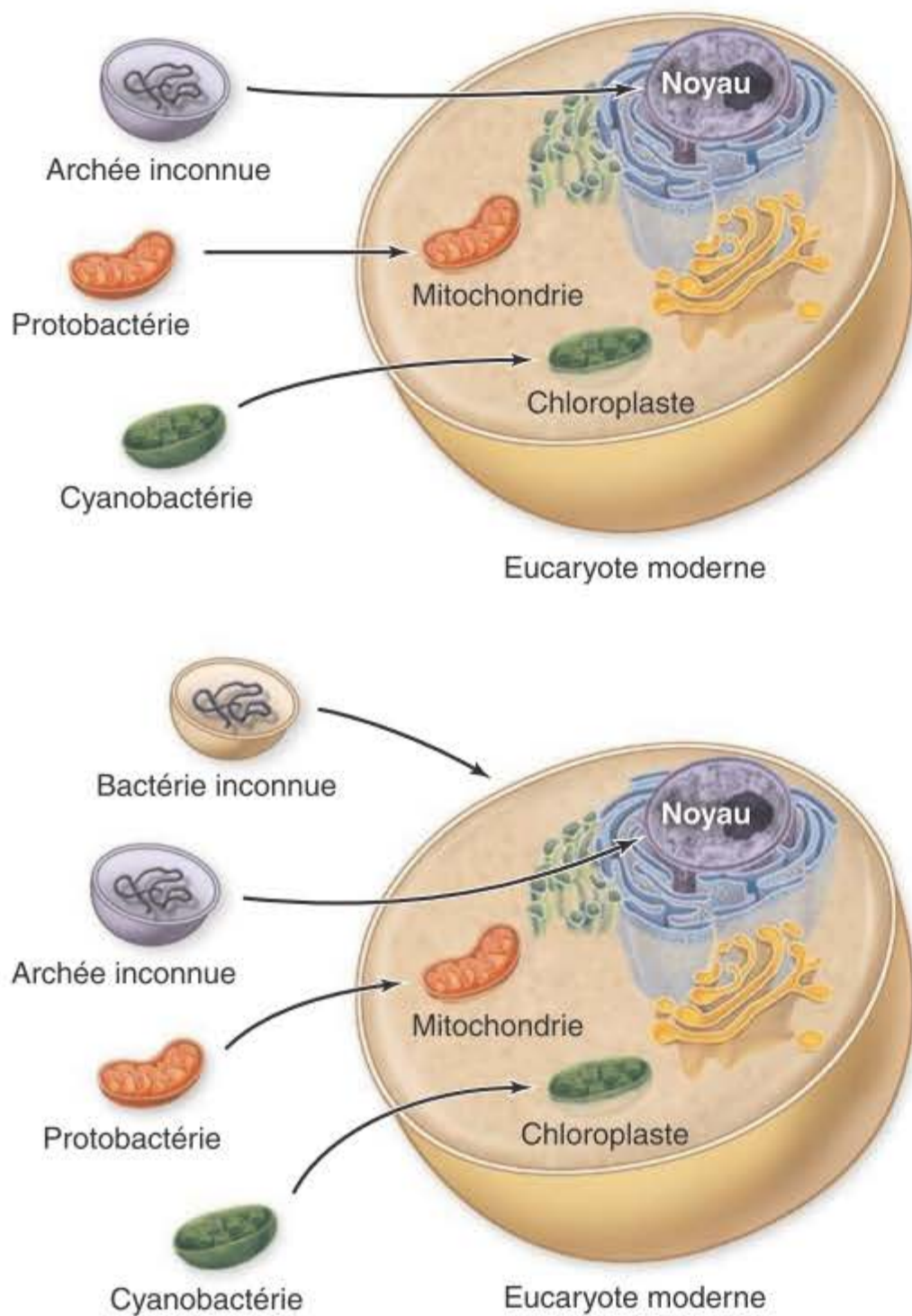


Figure 4.18 Origines possibles des cellules eucaryotes. On pense que les mitochondries et les chloroplastes ont pour origine la phagocytose, non suivie de digestion, de cellules vivant à l'état libre. La nature de la cellule phagocytante n'est pas connue mais on peut envisager deux scénarios : il aurait pu s'agir d'une archée (ci-dessus) qui donna naissance au génome nucléaire et au contenu cytoplasmique, ou d'une bactérie (ci-dessous) possédant un noyau provenant d'une archée.

organites d'eucaryotes actuels ont pour origine une symbiose entre deux cellules initialement indépendantes. Une cellule de procaryote aurait été phagocytée et se serait développée au sein d'une autre cellule, précurseur des eucaryotes modernes (figure 4.18).

Selon cette théorie, le procaryote phagocyté aurait fourni à son hôte certains avantages associés à ses capacités métaboliques spécifiques. On pense que deux organites essentiels sont les descendants de tels endosymbiontes procaryotes : les mitochondries, supposées avoir pour origine des bactéries capables de réaliser un métabolisme oxydatif, et les chloroplastes, qui auraient évolué à partir de bactéries photosynthétiques. On reviendra sur cette théorie au chapitre 29.

Synthèse 4.5

Les mitochondries et les chloroplastes ont des structures similaires, avec une membrane externe et une membrane interne fort développée. Les deux organites possèdent un ADN qui leur est propre, mais ils dépendent cependant des gènes nucléaires pour certaines de leurs fonctions. Mitochondries et chloroplastes sont impliqués dans la conversion d'énergie : les mitochondries produisent de l'ATP en métabolisant les sucres, tandis que les chloroplastes captent l'énergie lumineuse pour produire de l'ATP et synthétiser des sucres. La théorie de l'endosymbiose propose que les deux organites ont pour origine des cellules procaryotes phagocytées par une cellule précurseur des eucaryotes.

- Plusieurs protéines des mitochondries et des chloroplastes sont encodées par des gènes nucléaires. Comment pourrait-on expliquer cela à la lumière de la théorie de l'endosymbiose ?

4.6 Le cytosquelette

Objectifs

1. Distinguer la structure et la fonction des différents constituants du cytosquelette
2. Illustrer le rôle des microtubules dans les transports intracellulaires

Le cytosol de toutes les cellules eucaryotes est parcouru d'un réseau de fibres protéiques qui assurent la forme de la cellule et y ancrent les organites en des sites définis. Ce réseau, appelé cytosquelette, est un système dynamique, s'assemblant et se désassemblant constamment. Chacune des fibres du cytosquelette se construit par polymérisation de sous-unités protéiques identiques qui s'attirent mutuellement et s'assemblent spontanément en longues chaînes. C'est de la même manière que ces fibres se dissocient, leurs sous-unités se libérant les unes après les autres d'une des extrémités de la chaîne.

Le cytosquelette comporte trois types de fibres

Le cytosquelette des cellules eucaryotes contient trois types de fibres protéiques différant par les monomères protéiques qui les constituent : les microfilaments, les microtubules et les filaments intermédiaires.

Microfilaments

Les **microfilaments** sont de longues fibres d'un diamètre d'environ 7 nm ; ils sont composés de deux chaînes protéiques entrelacées lâchement comme deux cordons de perles (figure 4.19), chaque perle étant constituée d'une protéine globulaire, l'**actine**. Les microfilaments sont polarisés, c'est-à-dire qu'ils possèdent une extrémité plus (+) et une extrémité moins (-), qui désignent la direction de leur croissance. C'est spontanément que les molécules d'actine s'associent en microfilaments, même *in vitro*.

La vitesse de polymérisation des molécules d'actine est régulée par d'autres protéines, qui fonctionnent comme des commutateurs, enclenchant le processus de polymérisation au moment approprié. Les

microfilaments sont responsables de mouvements cellulaires tels que contraction, reptation, étranglement lors de la division des cellules et formation de pseudopodes.

Microtubules

Les plus grands éléments du cytosquelette, les **microtubules**, sont des tubes creux d'un diamètre d'environ 25 nm, formés de 13 protofilaments protéiques disposés en couronne (voir figure 4.19). Chaque protofilament est formé par la polymérisation de dimères de protéines globulaires constitués chacun d'une tubuline α et d'une tubuline β . Les protofilaments sont disposés côte à côte autour d'un cœur central creux, procurant au microtubule sa forme tubulaire caractéristique.

Les microtubules prennent souvent naissance au niveau de centres de nucléation situés dans la région centrale de la cellule, d'où ils irradient vers la périphérie. Ils sont en constant état dynamique de polymérisation et dépolymérisation. Dans les cellules animales, la demi-vie moyenne d'un microtubule varie de 20 secondes à 10 minutes selon que la cellule est en division ou non. Les extrémités de microtubules proches du centre de nucléation sont désignées moins (-), celles qui en sont éloignées plus (+). Outre leur implication dans les mouvements cellulaires, les microtubules organisent le cytoplasme et sont responsables du déplacement de matériaux au sein même de la cellule.

Filaments intermédiaires

Les composants les plus stables du cytosquelette des cellules animales sont constitués de protéines fibreuses résistantes, entrelacées selon un système d'imbrication particulier (voir figure 4.19). Les structures qu'elles constituent ont un diamètre de 8 à 10 nm, situé entre celui des microfilaments et celui des microtubules, d'où leur dénomination de **filaments intermédiaires**. Une fois constitués, les filaments intermédiaires sont stables et ne se dissocient pas.

Les filaments intermédiaires constituent un groupe hétérogène de fibres du cytosquelette. Le type le plus commun, composé de sous-unités protéiques appelées *vimentine*, procure la stabilité structurale à de nombreuses cellules. La *kératine*, une autre classe de filaments intermédiaires, se trouve dans les cellules épithéliales (cellules bordant les organes et les cavités de l'organisme) ainsi que dans des structures qui y sont associées, comme les cheveux et les ongles. Les filaments intermédiaires des cellules nerveuses sont appelés *neurofilaments*.

Les centrosomes, centres organisateurs des microtubules

Les **centrioles** sont des organites cylindriques présents dans les cellules des animaux et de la plupart des protistes. Ils se présentent en paires, généralement disposés à angle droit l'un vis-à-vis de l'autre, à proximité du noyau (figure 4.20). La paire de centrioles baigne dans une zone appelée **matériel péricentriolaire**, l'ensemble constituant un *centrosome*. Le matériel péricentriolaire comporte des structures en anneau composées de tubuline, où se réalise la nucléation (l'initiation de la polymérisation) des microtubules ; les structures responsables de cette nucléation sont dénommées centres d'organisation des microtubules. Le centrosome est également responsable de la réorganisation des microtubules qui a lieu durant la division cellulaire. Les centrosomes des plantes et des champignons sont dépourvus de centriole bien qu'ils possèdent des centres d'organisation des microtubules. On envisagera plus en détail les rôles des centrosomes lors de la description de la division cellulaire, au chapitre 10.

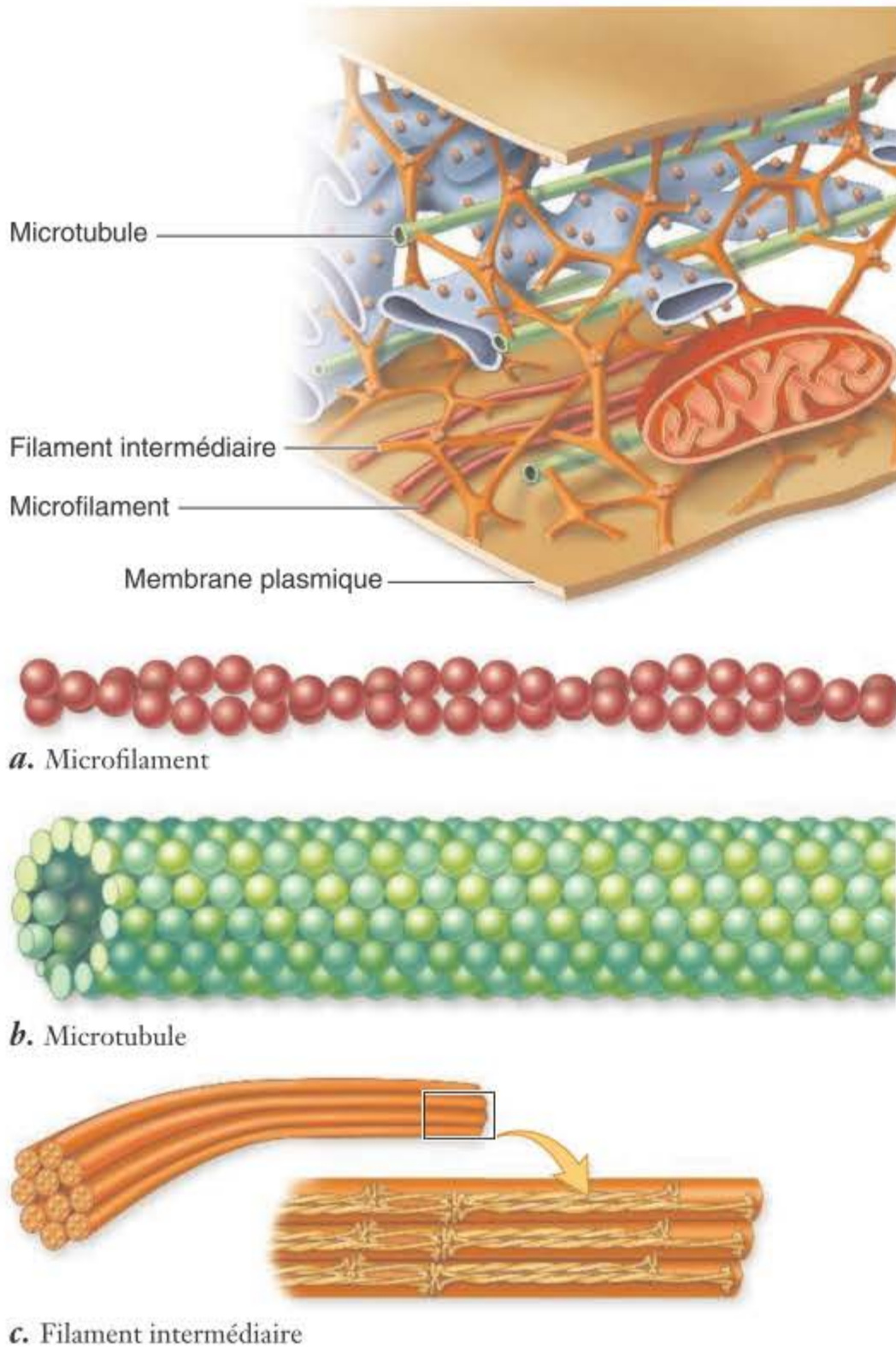


Figure 4.19 Les molécules constitutives du cytosquelette. *a.* Les *microfilaments* sont formés de deux brins torsadés d'une protéine globulaire, l'*actine*. Ils sont souvent regroupés en faisceaux désignés fibres de tension, localisés sous la membrane plasmique, qui peuvent avoir une fonction contractile. *b.* Les *microtubules* : les microtubules sont composés de sous-unités de tubuline α et β , protéines disposées côte à côte pour former un tube. Il s'agit d'éléments relativement rigides du cytosquelette, impliqués dans plusieurs fonctions, entre autres dans le transport intracellulaire et dans la séparation des chromosomes lors de la mitose. *c.* Les *filaments intermédiaires* sont composés de tétramères de protéines fibreuses imbriqués et se chevauchant, qui s'associent ensuite en formant des fibres. Cette disposition moléculaire confère une force mécanique énorme à la cellule.



Figure 4.20 Les centrioles. Chaque centriole est composé de neuf triplets de microtubules. Les plantes sont généralement dépourvues de centrioles. Chez les animaux, ils participent à l'organisation des microtubules.

Le cytosquelette participe aux mouvements de matériel au sein de la cellule

Diverses activités de la cellule sont orchestrées par les microfilaments et les microtubules. Au cours de la reproduction des cellules par exemple (voir chapitre 10), c'est le raccourcissement par dépolymérisation des microtubules fixés à chacun des chromosomes qui assure la migration de ceux-ci vers les pôles de la cellule en voie de division. Dans les cellules animales cette migration est suivie d'un étranglement de la cellule au niveau de son équateur, par resserrement d'une ceinture de microfilaments à l'instar des cordons d'une bourse.

Les cellules musculaires utilisent également des microfilaments ; lors de la contraction musculaire, ceux-ci glissent le long de filaments de la protéine motrice myosine. Le battement d'un cil, le vol d'un aigle, la reptation d'un bébé, tous ces mouvements dépendent du cytosquelette au sein des cellules musculaires.

Responsable de la forme et du mouvement des cellules, le cytosquelette constitue en outre une sorte d'échafaudage qui interagit avec le RE et d'autres macromolécules cytoplasmiques. Des enzymes, de même que des ribosomes, se lient à des microfilaments d'actine. En déplaçant et en positionnant spécifiquement des enzymes les uns par rapport aux autres, le cytosquelette contribue donc à l'organisation des activités de la cellule.

Moteurs moléculaires

Toutes les cellules eucaryotes doivent déplacer divers matériaux au sein de leur cytoplasme. Les lumières du réticulum endoplasmique sont une des voies de transport intracellulaire. Des matériaux peuvent également être transportés dans des vésicules se déplaçant le long du cytosquelette comme sur des rails. Dans une cellule nerveuse par exemple, présentant un axone qui s'étend parfois jusqu'à de grandes distances du centre de la cellule, c'est le long de microtubules que des vésicules circulent jusqu'aux extrémités.

Quatre composants sont requis à ce effet : (1) un organe à transporter, (2) une protéine motrice qui assure l'apport en énergie nécessaire au déplacement, (3) une molécule connectant la vésicule à la molécule motrice et (4) des microtubules sur lesquels la vésicule glisse comme un train sur ses rails (figure 4.21).

La direction du mouvement de la vésicule dépend du type de protéine motrice intervenant et de l'orientation des microtubules, dont les extrémités (+) sont dirigées vers la périphérie de la cellule. C'est ainsi par exemple que la kinectine, une protéine membranaire du RE, fixe les vési-

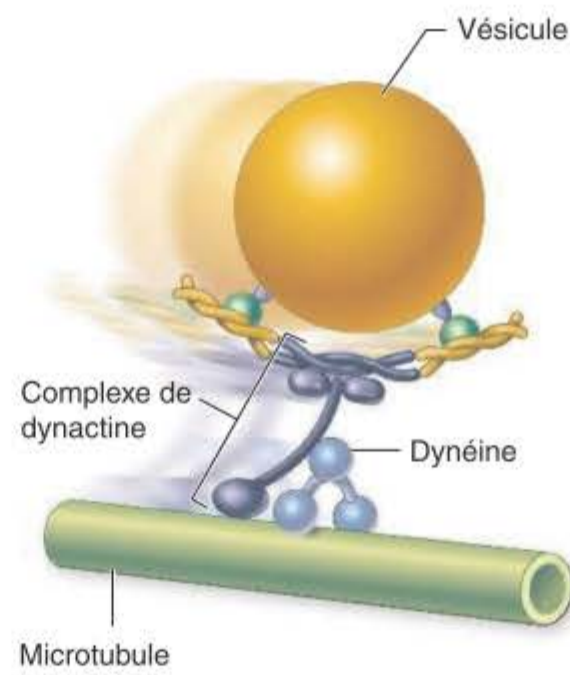


Figure 4.21 Les moteurs moléculaires. Des vésicules sont transportées le long de microtubules à l'aide de protéines motrices utilisant l'ATP comme source d'énergie. La vésicule est fixée à la protéine motrice par une protéine de connexion, comme le complexe de la dynactine représenté ici. La protéine motrice dynéine, porteuse de la vésicule, se déplace le long du microtubule.

cules de celui-ci à une protéine motrice dénommée *kinésine*. Comme un minuscule moteur, cette protéine entraîne la vésicule de transport le long des microtubules en direction de la périphérie de la cellule. L'énergie nécessaire à la kinésine est fournie par l'ATP (figure 4.22). C'est un autre jeu de protéines, le complexe de la dynactine, qui assure le transport dans la direction opposée, c'est-à-dire vers l'extrémité (-) des microtubules, la protéine motrice étant ici la *dynéine* (figure 4.21). (La dynéine est également impliquée dans le mouvement des flagelles d'eucaryotes, décrit sous la section 4.7). La nature de la protéine de fixation contenue dans la membrane de la vésicule détermine donc la destination de cette dernière (et de son contenu).

Les principales structures des cellules eucaryotes et leurs fonctions respectives sont résumées au tableau 4.2.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Hypothèse: les kinésines agissent comme molécules motrices et circulent le long de microtubules à l'aide de l'énergie de l'ATP.

Test: sur une lame porte-objet couverte de kinésine purifiée, on dépose une solution tampon contenant des microtubules et de l'ATP ; les microtubules sont observés sur un microscope équipé d'une caméra.








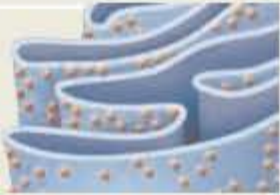








Résultat: on observe effectivement le déplacement des microtubules, comme schématisé sur cette figure, où 3 d'entre eux sont représentés (on les a dessinés de couleurs différentes pour les individualiser).

Conclusion: la kinésine agit comme moteur moléculaire se déplaçant le long de microtubules (en fait, dans le cas présent, ce sont les microtubules qui sont déplacés par la kinésine).

Expériences complémentaires: n'y aurait-il pas lieu d'introduire un témoin dans cette expérience ? Quelles conclusions supplémentaires pourrait-on espérer en variant la concentration en kinésine déposée sur la lame ?

Figure 4.22 Démonstration du rôle moteur de la kinésine. On observe le déplacement de microtubules sur une lame de verre recouverte de kinésine.

TABEAU 4.2 Structures des cellules eucaryotes et leurs fonctions

Structure		Description	Fonctions
Membrane plasmique		Bicouche de phospholipides incluant des protéines	Régulation des entrées et sorties de la cellule ; reconnaissance entre cellules ; connexion et adhérence ; communication
Noyau		Structure (habituellement sphérique) contenant les chromosomes et entourée d'une membrane double	Centre de contrôle de la cellule dirigeant la synthèse protéique et la reproduction cellulaire ; stockage de l'information génétique
Chromosome		Complexe d'ADN et de protéines disposés en long filaments	Dépositaire de l'information génétique destinée à la synthèse des protéines
Nucléole		Site des gènes responsables de la synthèse d'ARNr	Synthèse de l'ARNt et assemblage des ribosomes
Ribosome		Assemblage complexe de protéines et d'ARN, souvent lié au RER	Site de la synthèse des protéines
Réticulum endoplasmique		Réseau de membranes internes	Production de vésicules de transport, participation à la synthèse de glucides, de lipides, de protéines et de membranes
Appareil de Golgi		Empilement de vésicules aplaties	Conditionnement de protéines destinées à l'exportation ; production de vésicules de sécrétion
Lysosome		Vésicules dérivées de l'appareil de Golgi et contenant des enzymes digestives hydrolytiques	Digestion d'organites « usés », de débris cellulaires et de matériaux ingérés par endocytose
Peroxisome		Vésicules formées par incorporation de lipides et de protéines et contenant des enzymes oxydatives et autres	Confinement au sein de la cellule d'activités chimiques particulières
Mitochondrie		Organite ressemblant à une bactérie, à double membrane	Centrale énergétique de la cellule ; site du métabolisme oxydatif
Chloroplaste		Organite ressemblant à une bactérie, à double membrane entourant une troisième membrane, appelée thylakoïde, porteuse de la chlorophylle, pigment photosynthétique	Site de la photosynthèse
Cytosquelette		Réseau de filaments protéiques	Soutien structural de la cellule ; déplacements de cellules et mouvements intracellulaires
Flagelle		Prolongements cellulaires comportant des paires de microtubules répartis selon un schéma 9 + 2	Déplacements ; mouvements de fluides en surface
Paroi		Couche externe de cellulose ou de chitine ; absente de certaines cellules	Protection ; soutien

Synthèse 4.6

Les trois principales fibres du cytosquelette sont les microfilaments, les microtubules et les filaments intermédiaires. Ces fibres interagissent pour moduler la forme de la cellule et permettre ses mouvements. Elles interviennent aussi dans le déplacement de matériaux à l'intérieur du cytoplasme. Dans des cellules de grande dimension, des matériaux peuvent également faire appel à des vésicules et à des moteurs moléculaires pour leur transport. Les protéines motrices déplacent les vésicules sur les rails que constituent les microtubules.

- Quel avantage le cytosquelette confère-t-il aux grandes cellules eucaryotes ?

4.7 Structures extracellulaires et déplacements des cellules

Objectifs

1. Décrire les mécanismes de déplacement des cellules
2. Identifier les différents éléments du cytosquelette impliqués dans les mouvements des cellules
3. Classer les éléments de la matrice extracellulaire des cellules animales

Pratiquement tous les déplacements cellulaires sont dépendants du mouvement de microfilaments, de microtubules ou des deux à la fois. Les filaments intermédiaires quant à eux fonctionnent comme des tendons intracellulaires, empêchant un étirement excessif de la cellule alors que les microfilaments jouent un rôle majeur dans la détermination de la forme de la cellule. Puisque les microfilaments peuvent s'assembler et se dissocier facilement, ils permettent à certaines cellules de changer rapidement de forme.

Certaines cellules rampent

La disposition des microfilaments au sein du cytoplasme permet littéralement à certaines cellules de ramper. Il s'agit d'un phénomène significatif, essentiel dans des processus tels que l'inflammation, la coagulation, la cicatrisation ou encore la dissémination de métastases de tumeurs cancéreuses. Les globules blancs du sang en particulier possèdent la capacité de se déplacer par reptation. Produites dans la moelle épinière, ces cellules sont déversées dans le système circulatoire, d'où elles peuvent s'échapper au niveau des capillaires jusque dans les divers tissus où elles détruiront des pathogènes.

Dans la région frontale d'une cellule en reptation, des molécules d'actine se polymérisent rapidement en microfilaments, dont l'allongement force le front de la cellule à progresser vers l'avant. La polymérisation de microtubules au sein de cette extension stabilise la région nouvellement formée. La progression de l'ensemble de la cellule s'achève par l'intervention de la protéine **myosine** (plus connue pour son rôle dans la contraction musculaire) ; les molécules de myosine disposées le long des microfilaments se contractent, entraînant le contenu cellulaire vers la région frontale nouvellement formée.

C'est l'enchaînement continu de ces étapes – extension puis stabilisation de la région frontale, contraction menant le restant de la cellule vers l'avant – qui provoque le déplacement de la cellule dans son ensemble. En surface de la cellule se trouvent des récepteurs qui peuvent détecter des marqueurs situés dans le milieu environnant et stimuler l'extension dans des directions déterminées, permettant à la cellule de se déplacer vers des cibles particulières.

Certains déplacements se font à l'aide de flagelles ou de cils

Plus tôt dans le présent chapitre (section 4.2) nous avons décrit la structure des flagelles procaryotes. Les eucaryotes possèdent également des flagelles, mais complètement différents, consistant en un cercle de neuf paires de microtubules qui entourent deux microtubules centraux. On parle de *structure 9 + 2* (figure 4.23).

Les paires de microtubules couissent les unes sur les autres à l'aide de bras composés de la protéine motrice dynéine, provoquant une ondulation du flagelle plutôt que sa rotation. Un examen approfondi montre que le flagelle est constitué d'une extension du cytoplasme de la cellule vers l'extérieur, délimitée par la membrane plasmique. Les microtubules du flagelle dérivent d'un **corpuscule basal** situé juste à la base du point d'émergence du flagelle.

La structure complexe du flagelle a fait son apparition précocement dans l'histoire des eucaryotes. Bien que certains eucaryotes unicellulaires et nombre de cellules d'eucaryotes pluricellulaires soient actuellement dépourvus de flagelles et soient immobiles, on peut y retrouver la disposition caractéristique 9 + 2 des microtubules, dans des structures appelées **cils**. Les cils sont de courtes extensions des cellules, souvent disposées en couronnes. Leur nombre par cellule est beaucoup plus élevé que celui des flagelles, dont ils ont cependant la même structure interne.

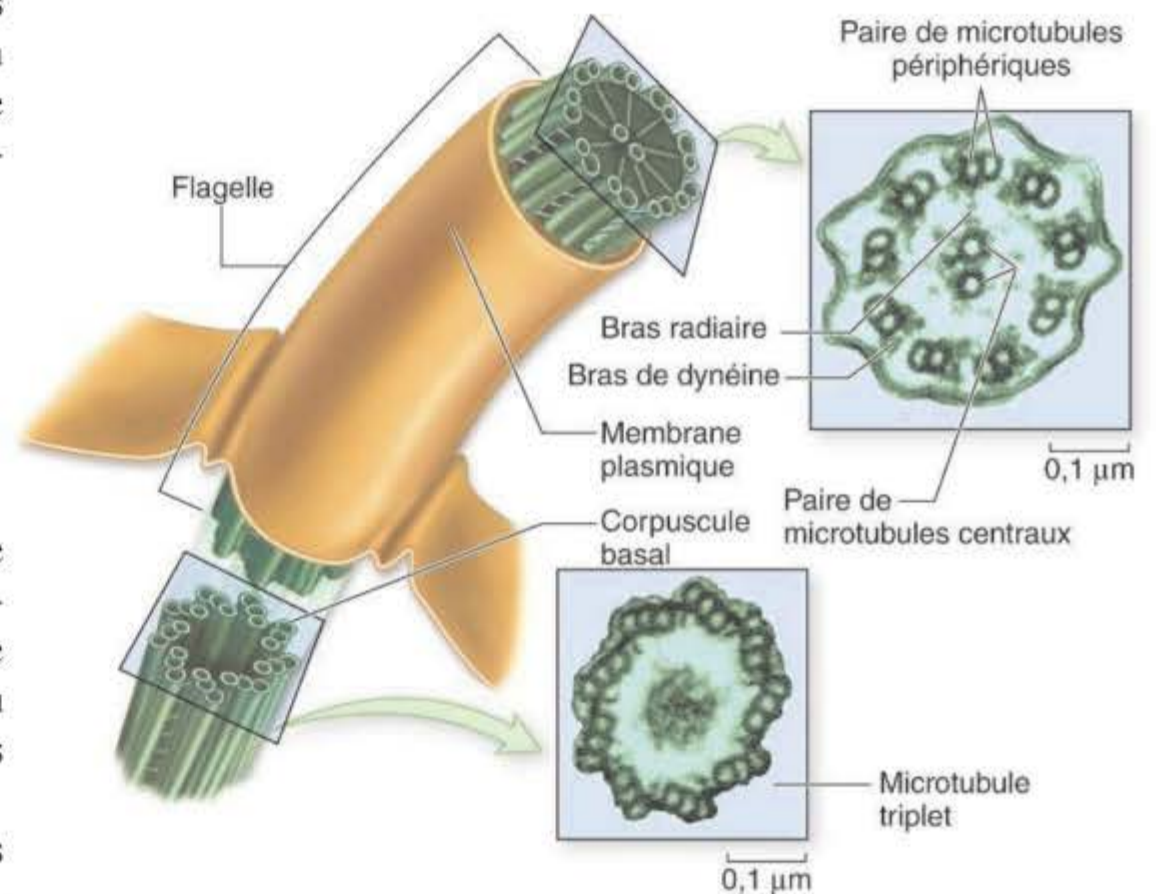


Figure 4.23 Les flagelles et les cils. Un flagelle d'eucaryote provient directement d'un corpuscule basal. Le flagelle possède deux microtubules en son centre, connectés par des bras radiaires à une couronne de neuf paires de microtubules porteurs de bras de dynéine (structure 9 + 2). Le corpuscule basal est formé de neuf triplets de microtubules connectés par de courts segments protéiques. Les cils ont une structure similaire à celle des flagelles mais sont plus courts.

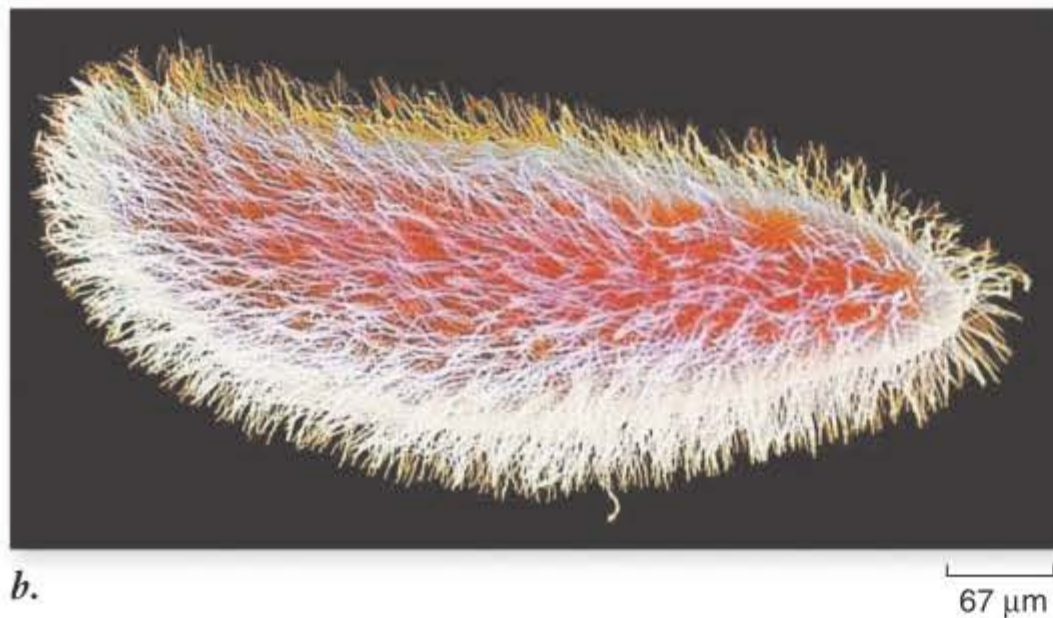
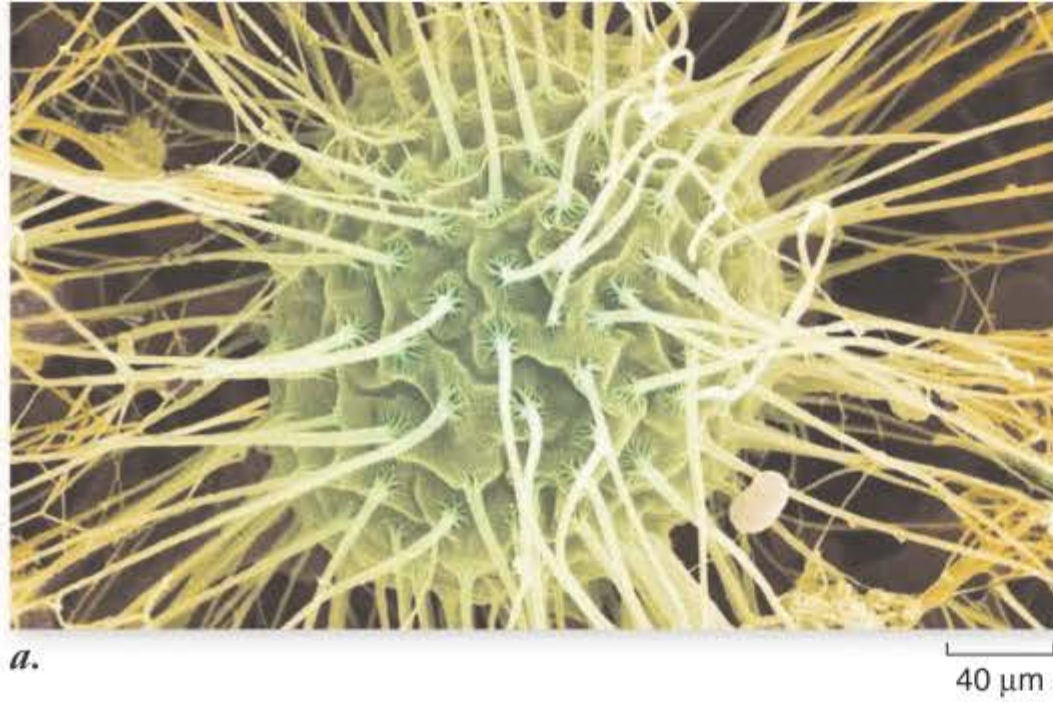


Figure 4.24 Les flagelles et les cils. *a.* Algue verte possédant de nombreux flagelles lui permettant de se déplacer dans l'eau. *b.* Paramécie couverte de nombreux cils qui assurent son déplacement en battant à l'unisson ; ce protiste utilise également des cils pour entraîner vers sa bouche des aliments contenus dans l'eau.

Dans beaucoup d'organismes pluricellulaires les cils exercent des fonctions très éloignées de leur fonction originelle de propulsion de l'organisme dans l'eau. Dans divers tissus de vertébrés par exemple le battement des couronnes de cils provoque un mouvement d'eau en surface du tissu. Les cellules sensorielles de l'oreille des vertébrés possèdent également des cils normaux, entourés d'un type particulier de cils, appelés stéréocils, dont la structure est basée sur les microfilaments ; c'est la courbure de ces derniers vers les cils, sous l'influence des ondes sonores, qui fournit l'énergie sensorielle initiale de l'audition. La structure 9 + 2 des flagelles et des cils est un composant fondamental de la cellule eucaryote (figure 4.24).

Les parois végétales assurent protection et support

Les cellules végétales et fongiques ainsi que celles de nombreux protistes possèdent des parois à fonctions protectrice et de soutien. La nature chimique et la structure de ces parois sont différentes de celles des procaryotes. Les parois des plantes et de certains protistes sont à base de fibres de cellulose (un polysaccharide), tandis que celles des champignons sont à base de chitine.

Dans les plantes, la surface externe de la cellule en croissance se couvre d'une **paroi primaire**. Entre les parois primaires de cellules adjacentes se trouve une substance visqueuse, la **lamelle mitoyenne**, qui colle les cellules les unes aux autres (figure 4.25). Certaines cellules végétales produisent de plus une **paroi secondaire** résistante, qui est déposée sur la face interne de la paroi primaire lorsque celle-ci a atteint sa dimension finale.

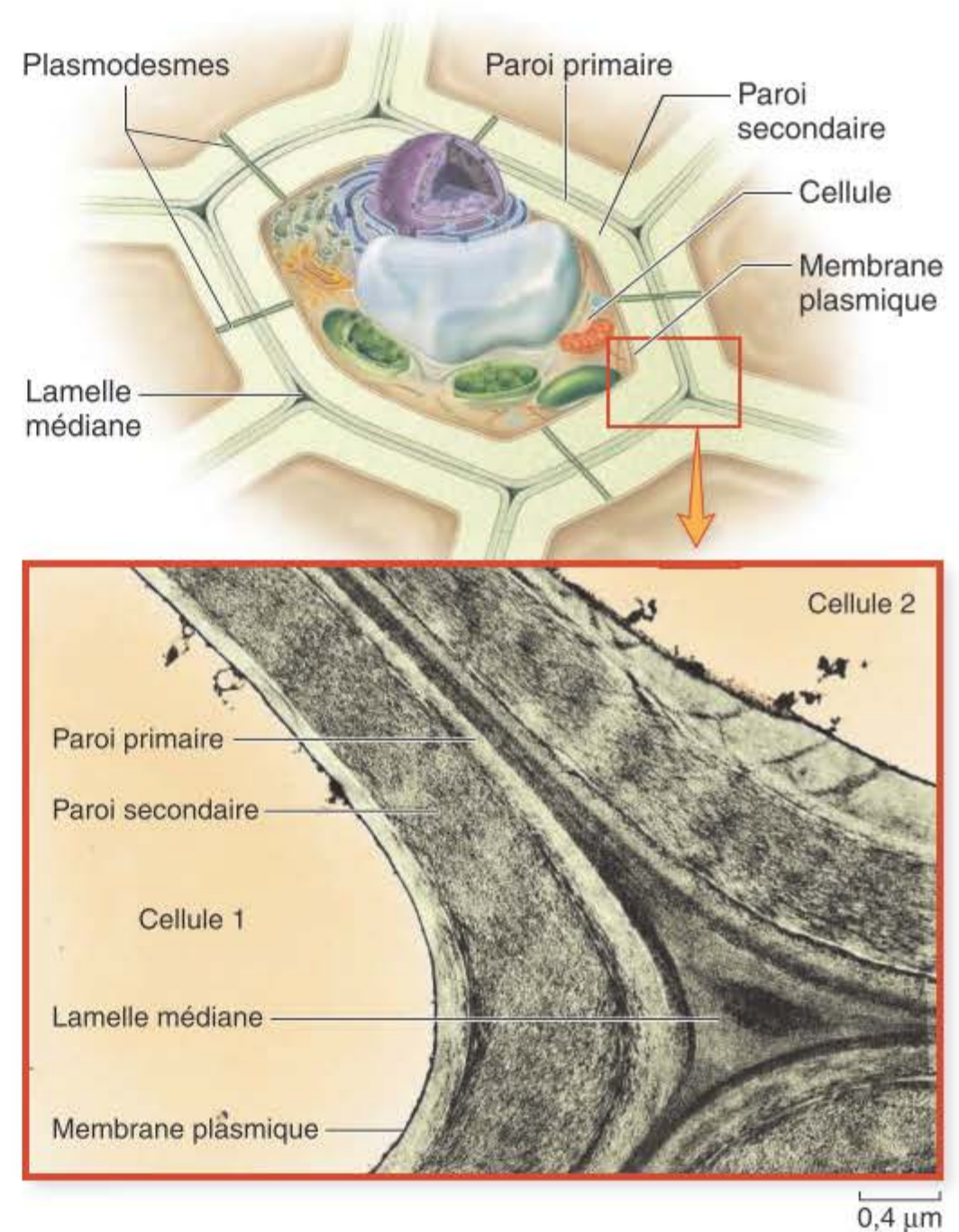


Figure 4.25 Parois des cellules végétales. Les cellules végétales possèdent des parois épaisses, résistantes et rigides. Une paroi primaire est déposée lorsque la cellule est jeune. Des parois secondaires plus épaisses peuvent s'y ajouter lorsque la cellule a atteint sa taille définitive.

Les cellules animales sécrètent une matrice extracellulaire

Les cellules animales sont dépourvues de parois, contrairement à celles des plantes, des champignons et de la plupart des protistes. Elles sécrètent par contre autour d'elles un mélange complexe de glycoprotéines qui forme la *matrice extracellulaire* (figure 4.26). Le collagène, une protéine fibreuse présente par exemple dans le cartilage, les tendons et les ligaments, est parfois abondant dans la matrice extracellulaire. De solides fibres de collagène et d'une autre protéine fibreuse, l'élastine, sont intégrées dans un réseau complexe de protéoglycans (polymères de polypeptides et de longues chaînes de dérivés polysaccharidiques) et forment une couche protectrice à la surface de la cellule.

Question La surface interne de la trachée humaine, conduit permettant l'entrée et la sortie d'air des poumons, est tapissée de cellules ciliées. Quelle pourrait être la fonction de ces cils ?

La matrice extracellulaire de certaines cellules est fixée à la membrane plasmique par des glycoprotéines (protéines portant de courtes chaînes d'oligosaccharides) appelées *fibronectines*. Ces dernières sont liées au collagène et aux protéoglycans de la matrice extracellulaire d'une part, aux **intégrines**, protéines de la membrane plasmique, de l'autre. Les intégrines, qui font saillie dans le cytoplasme, y sont fixées aux microfilaments du cytosquelette. En reliant ainsi cytosquelette et

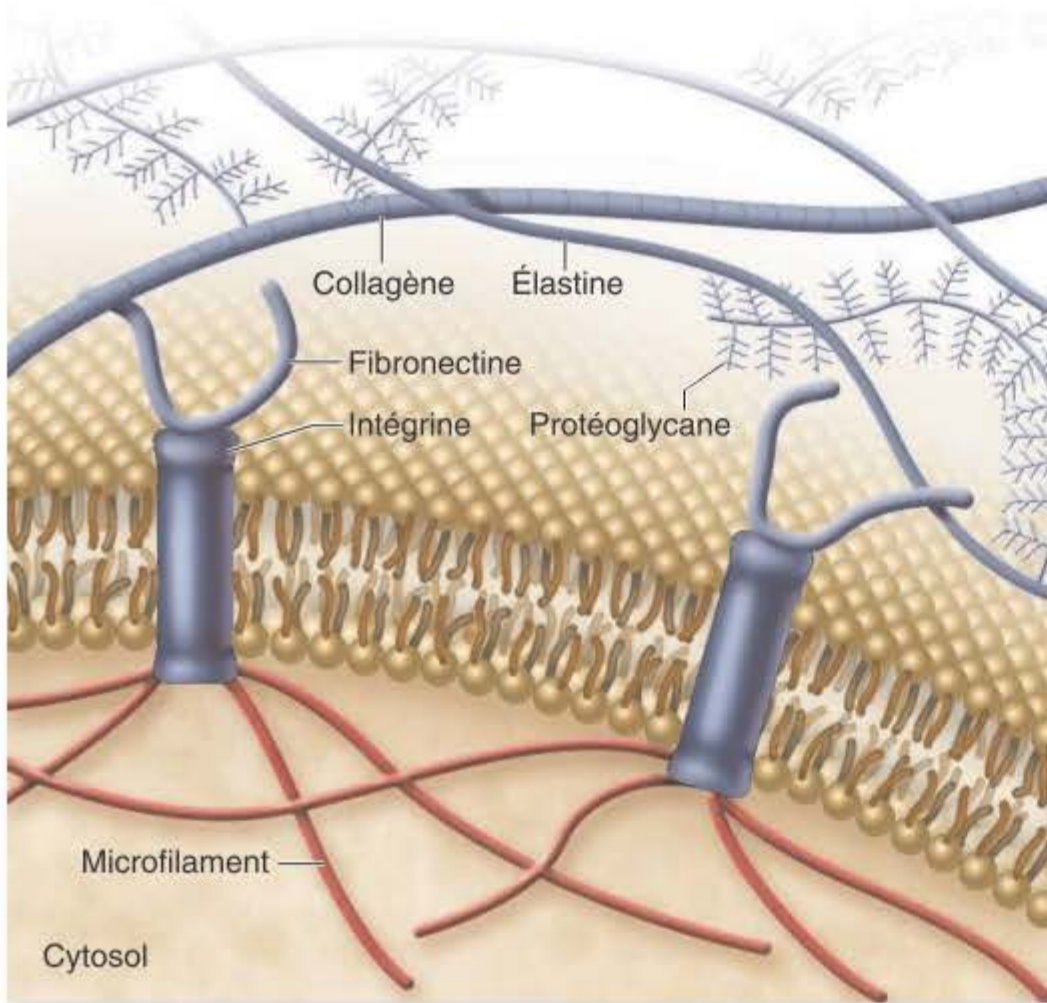


Figure 4.26 La matrice extra-cellulaire. Les cellules animales sont entourées d'une matrice extra-cellulaire composée de diverses protéines qui leur confèrent soutien, résistance et résilience.

matrice, les intégrines permettent à cette dernière d'influencer le comportement de la cellule dans des domaines importants tels que l'expression des gènes et les modes de migration des cellules, et ce par une combinaison de moyens de signalisation mécaniques et chimiques. De cette façon la matrice extracellulaire contribue à la coordination des activités de l'ensemble des cellules formant un tissu particulier.

Le tableau 4.3 résume et compare les caractéristiques de trois types cellulaires.

Synthèse 4.7

Les mouvements cellulaires font intervenir des protéines : actine et myosine dans le cas des cellules rampantes, tubuline et dynéine dans le cas des cellules se déplaçant à l'aide de flagelles ou de cils. Les cils et flagelles des eucaryotes diffèrent de ceux des procaryotes par le fait qu'ils sont constitués de faisceaux de microtubules disposés selon la structure 9 + 2 et par le fait qu'ils ne tournent pas mais ondulent.

Les cellules végétales ont une paroi basée sur la cellulose. Les cellules animales ne possèdent pas de paroi ; le cytosquelette y est lié à un réseau de glycoprotéines dénommé matrice extra-cellulaire.

- Dans quelles fonctions les microtubules et les microfilaments interviennent-ils alors que les filaments intermédiaires ne sont pas impliqués ?

TABLEAU 4.3

Comparaison des cellules procaryotes, animales et végétales

	Procaryote	Animal	Plante
STRUCTURES EXTERNES			
Paroi	Présente (protéines-polysaccharide)	Absente	Présente (cellulose + autres)
Membrane plasmique	Présente	Présente	Présente
Flagelle/cil	Flagelle parfois présent	Parfois présent (structure 9 + 2)	Absent sauf dans les gamètes de quelques espèces (structure 9 + 2)
STRUCTURES INTERNES			
RE	Absent	Généralement présent	Généralement présent
Ribosomes	Présents	Présents	Présents
Microtubules	Absents	Présents	Présents
Centrioles	Absents	Présents	Absents
Appareil de Golgi	Absent	Présent	Présent
Noyau	Absent	Présent	Présent
Mitochondries	Absentes	Présentes	Présentes
Chloroplastes	Absents	Absents	Présents
Chromosomes	Cercle unique d'ADN	Multiples ; complexe ADN-protéine	Multiples ; complexe ADN-protéine
Lysosomes	Absent	Usually present	Present
Vacuoles	Absent	Absent or small	Usually a large single vacuole

4.8 Interactions cellulaires

Objectifs

1. Distinguer les divers types de jonctions
2. Décrire les rôles des protéines de surface

Tous les animaux forment divers types de *tissus*, tels que peau, sang ou muscle, dans lesquels les cellules sont organisées de manière spécifique ; les cellules doivent aussi être capables de communiquer entre elles et posséder des marqueurs d'identité individuels. Toutes ces fonctions – connexions entre cellules, communication, marqueurs d'identité cellulaire – font appel à des protéines membranaires et à des protéines sécrétées par les cellules. Au cours du développement d'un organisme, ses cellules acquièrent leur identité en contrôlant soigneusement l'expression de leurs gènes, seuls ceux d'entre eux qui codent les fonctions de la cellule considérée étant autorisés à s'exprimer. Le tableau 4.4 présente un résumé des connexions entre cellules qui seront envisagées dans cette section.

Des protéines de surface donnent aux cellules leur identité

Un groupe particulier de gènes a pour fonction d'encoder des protéines destinées à marquer la surface des cellules de manière à les identifier comme appartenant à un type déterminé. Lorsque des cellules entrent en contact, chacune d'elles lit les marqueurs de surface de l'autre et réagit en conséquence. Si elles reconnaissent qu'elles appartiennent au même type de tissu, les cellules répondent souvent en réalisant des connexions entre leurs surfaces, qui leur permettent de coordonner leurs activités.

Glycolipides

D'autres marqueurs de surface cellulaire sont des glycolipides, c'est-à-dire des lipides possédant une tête glucidique. Ce sont par exemple les glycolipides situés à la surface des globules rouges qui définissent les groupes sanguins A, B et O.

Protéines CMH

Une des fonctions des marqueurs de surface est la reconnaissance du soi et du non-soi par le système immunitaire. Cette fonction est vitale pour les organismes pluricellulaires, qui doivent pouvoir se défendre contre des cellules étrangères ou des cellules cancéreuses qui les envahissent. Le système immunitaire des vertébrés utilise un groupe particulier de marqueurs de surface pour distinguer le soi du non-soi ; ces marqueurs sont codés par un groupe de gènes dénommé *complexe majeur d'histocompatibilité* (CMH). La reconnaissance des cellules par le système immunitaire sera étudiée au chapitre 51.



L'adhérence des cellules est déterminée par diverses connexions

L'évolution de la pluricellularité requiert l'acquisition de molécules aptes à connecter les cellules entre elles. Il apparaît que la pluricellularité a pris naissance indépendamment dans diverses lignées évolutives, mais les types de connexion sont remarquablement conservés et nombre de protéines impliquées sont anciennes.

De la nature des connexions réalisées entre les cellules d'un tissu dépendent largement les caractéristiques et le bon fonctionnement du tissu qu'elles constituent. De même qu'une maison requiert ciment et clous, un tissu ne peut maintenir son architecture propre sans jonctions cellulaires appropriées. Les jonctions cellulaires se caractérisent à la fois

TABEAU 4.4 Connexions entre cellules et identité cellulaire

Type de connexion	Structure	Fonction	Exemple
Marqueurs de surface	Variable : protéines transmembranaires ou glycolipides de la membrane plasmique	Identification de la cellule	Complexe CMH, groupes sanguins, anticorps
Jonctions étanches	Joint étanche réalisé sur le pourtour d'une cellule par des protéines transmembranaires étroitement fixées sur des molécules semblables appartenant aux cellules voisines	Accolement de cellules disposées en un tapis uniassial de manière telle que, pour passer d'un côté à l'autre du tapis, des molécules soient obligées de traverser les cellules	Jonctions entre les cellules épithéliales de l'intestin
Desmosome (jonction d'ancrage)	Connexions entre filaments intermédiaires du cytosquelette de cellules voisines à l'aide de cadhérines	Ancrage ferme mais flexible de cellules, chez les vertébrés	Épithélium
Jonction adhérente (jonction d'ancrage)	Connexions entre microfilaments du cytosquelette de cellules voisines à l'aide de cadhérines	Type de jonction d'ancrage le plus ancien	Tissus subissant des stress mécaniques, tels que la peau
Hémidésmosomes et contacts ponctuels (jonctions d'ancrage)	Connexions entre microfilaments du cytosquelette et collagène de la matrice extracellulaire	Fixation au substrat	Impliqué dans des mouvements cellulaires ; important au cours du développement
Jonctions communicantes	Pore constitué par l'agencement de six protéines transmembranaires formant un connexon	Permettre le passage de petites molécules d'une cellule à l'autre	Tissus excitables tels que le muscle cardiaque
Plasmodesmes	Connexions cytoplasmiques entre cellules végétales par de petits pores traversant leurs parois	Communications entre cellules végétales	Tissus végétaux

par leur structure visible au microscope et par le type de protéines impliquées.

Jonctions d'ancrage

Les **jonctions d'ancrage** semblent avoir été les premières à exister. Des formes primitives de ce type se trouvent déjà dans les éponges, et on les trouve dans tous les animaux. Elles fixent mécaniquement le cytosquelette d'une cellule à celui d'une autre cellule ou à la matrice extracellulaire. On trouve ce type de jonctions dans des tissus soumis à des stress mécaniques telles que les muscles ou l'épiderme.

Les **jonctions adhérentes** font appel à la cadhérine, protéine d'adhérence dépendante du Ca^{2+} dont la répartition phylogénétique est très large. La cadhérine est une protéine transmembranaire à un domaine unique (voir page 94) dont le domaine extracellulaire interagit avec celui d'une cadhérine de même nature d'une cellule voisine pour lier les deux cellules (figure 4.27). On trouve de telles jonctions adhérentes depuis les méduses jusqu'aux vertébrés. Les cadhérines impliquées dans ces jonctions sont dites classiques ; on y distingue les cadhérines de type I et II. Si on mélange des cellules possédant les cadhérines de type I avec d'autres, porteuses de cadhérines de type II, elles se rassemblent en fonction de leur type ; il semble que des interactions entre cadhérines I et II se produisent, mais elles sont plus faibles. Sur la face cytoplasmique, les cadhérines interagissent avec l'actine, par l'intermédiaire d'autres protéines, formant des connexions flexibles entre cellules (voir figure 4.27).

Les **desmosomes** sont des jonctions propres aux vertébrés. Elles font appel à des cadhérines dénommées desmocollines et desmoglénines qui interagissent avec les filaments intermédiaires du cytosquelette et non avec l'actine. Les desmosomes joignent des cellules adjacentes (figure 4.28b). Ils protègent les tissus des stress mécaniques.

Les **hémidesmosomes** et les **contacts ponctuels** connectent les cellules à la lame basale ou à d'autres matrices extracellulaires. Les protéines impliquées sont appelées intégrines, membres d'une grande superfamille de récepteurs de surface qui se lient avec un composant pro-

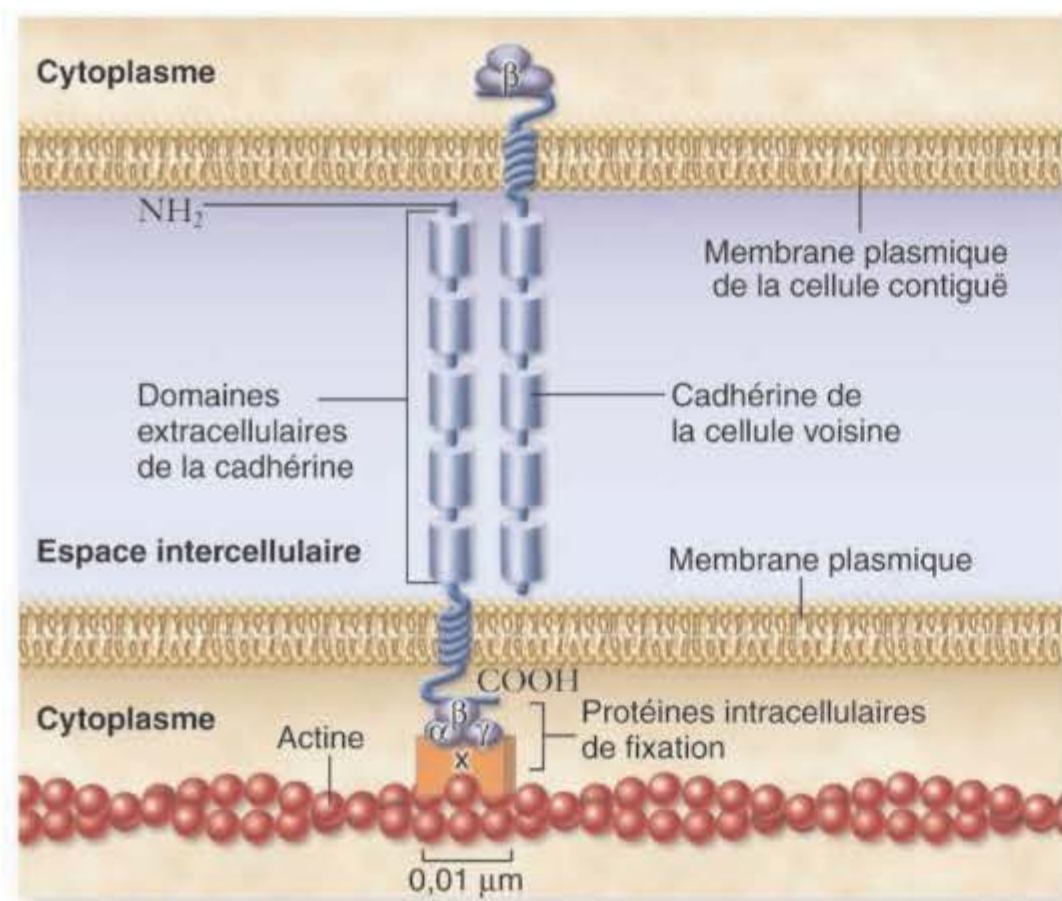


Figure 4.27 Une jonction faisant intervenir la cadhérine. Une molécule de cadhérine, arrimée à l'actine des microfilaments, traverse la membrane et interagit avec une autre cadhérine appartenant à une cellule adjacente.

téique de la matrice extracellulaire. On connaît au moins 20 intégrines, différant par la forme de leur domaine de liaison. Ces jonctions se connectent aussi au cytosquelette : aux filaments d'actine dans le cas des contacts ponctuels, aux filaments intermédiaires dans le cas des hémidesmosomes.

Jonctions étanches

Les **jonctions étanches** sont formées par un complexe de protéines qui accolent étroitement les membranes plasmiques de cellules adjacentes disposées en un tapis uniassial. Il en résulte que même de petites molécules ne peuvent circuler entre ces cellules. Cette disposition permet à l'assise de cellules ainsi constituée de fonctionner comme un mur, empêchant les molécules d'entrer dans l'organe qu'elle borde ou d'en sortir (figure 4.28a).

Création de feuilletts cellulaires. Les cellules qui tapissent le tractus digestif d'un animal sont disposées en un feuillet uniassial, l'épithélium, dont l'une des faces est située du côté de la cavité tandis que l'autre borde l'espace extracellulaire où sont situés des vaisseaux sanguins. Chaque cellule du tapis est ceinturée par des jonctions étanches disposées circulairement. Les jonctions liant des cellules adjacentes sont ajustées de façon telle qu'aucun espace ne persiste entre ces cellules et qu'aucune fuite ne puisse se produire entre la lumière et les tissus sous-jacents. Pour rejoindre le réseau sanguin, les molécules nutritives des aliments situés dans le tractus digestif sont donc obligées de traverser les cellules épithéliales.

Compartimentation des membranes plasmiques. Les jonctions étanches des cellules épithéliales du tractus digestif subdivisent par ailleurs les membranes plasmiques de ces cellules en deux compartiments séparés. Les transporteurs protéiques situés dans la partie de la membrane faisant face à la lumière du tractus digestif contrôlent l'entrée des nutriments dans le cytoplasme des cellules épithéliales. Les transporteurs situés dans la partie de la membrane située à l'opposé sont quant à eux en charge du transfert de ces nutriments dans le fluide extracellulaire, d'où ils seront introduits dans le sang. Le fonctionnement correct de ces processus de transport requiert que les protéines qui en ont la charge restent localisées de manière adéquate. On constate qu'effectivement les transporteurs des cellules épithéliales sont maintenus dans leur zone d'action et ne sont donc pas libres de dériver au sein de la membrane ; si on rompt expérimentalement les jonctions étanches, de tels déplacements ont par contre lieu.

Jonctions communicantes et plasmodesmes

L'évolution de la pluricellularité a donné naissance à de nouvelles connexions cellulaires, les **jonctions communicantes**. Celles-ci permettent à des cellules voisines de communiquer entre elles par diffusion de petites molécules ou d'ions à travers de petites ouvertures dans leurs membranes plasmiques. Chez les animaux ces communications directes entre cellules sont dénommées **jonctions communicantes**, chez les végétaux on les appelle **plasmodesmes**.

Les jonctions communicantes sont présentes tant chez les invertébrés que chez les vertébrés. Chez les premiers, elles sont formées de protéines dénommées pannexines ; les vertébrés font aussi appel aux pannexines mais également à une famille d'autres protéines, les connexines. Dans les deux cas ces protéines forment une structure circulaire constituée de six molécules transmembranaires dépassant la surface de la membrane de quelques nanomètres et entourant un canal (voir

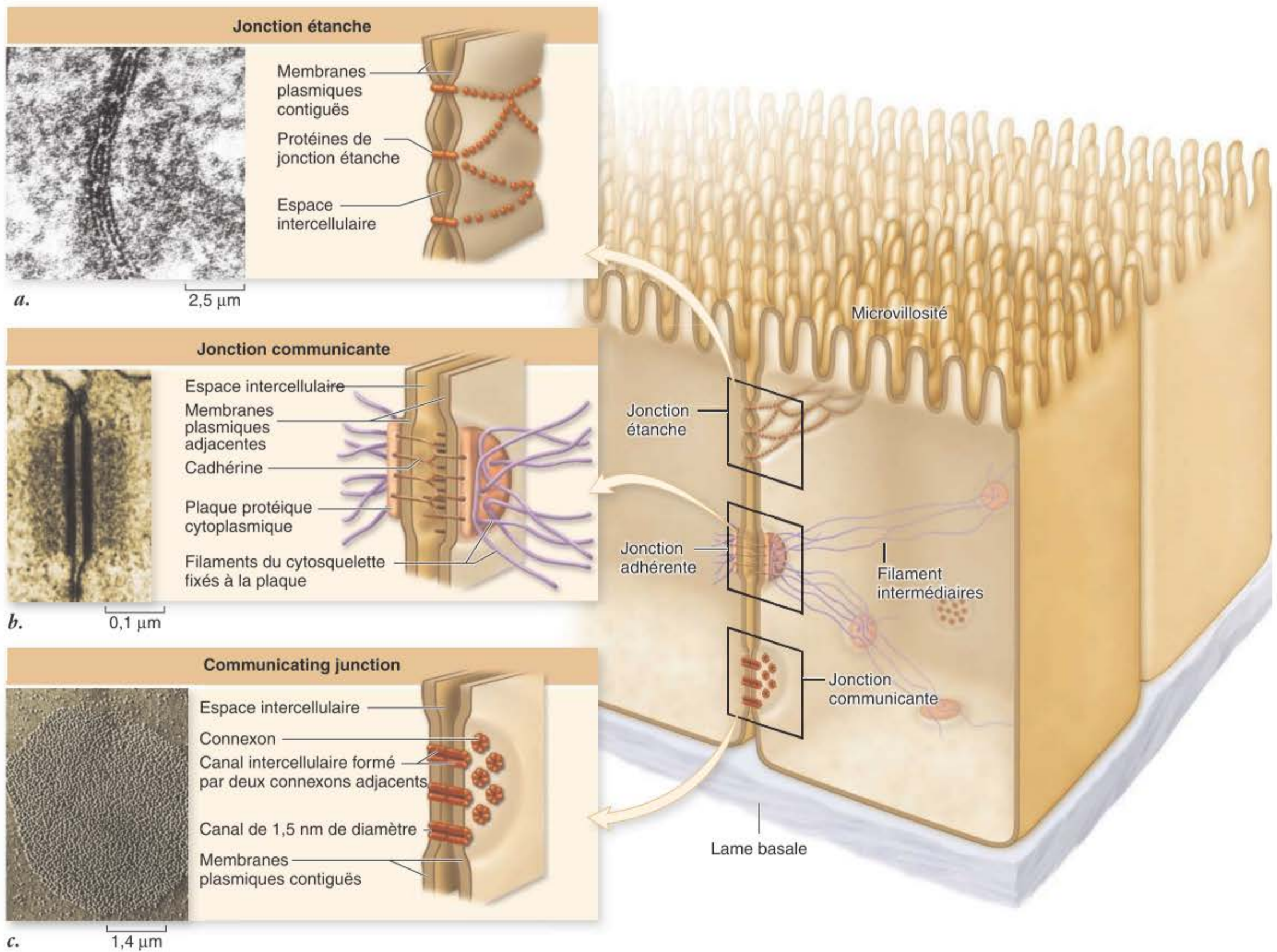


Figure 4.28 Types de jonctions cellulaires dans l'épithélium animal. Le diagramme de droite représentant des cellules épithéliales illustre les structures et fonctions des jonctions cellulaires principales ; leur structure détaillée est représentée à gauche : (a) jonction étanche ; (b) jonction d'ancrage (desmosome) ; (c) jonction communicante.

figure 4.28c) qui perce la membrane. Selon les cas, la structure est appelée pannexon ou connexon. Une jonction communicante s'établit lorsque deux connexons (ou pannexons) se font face, donnant naissance à un canal reliant les deux cytoplasmes. La dimension de ce canal est telle qu'elle permet la circulation de petites molécules comme les sucres et les acides aminés mais non celle de molécules comme les protéines. Au niveau des jonctions communicantes, les membranes plasmiques des deux cellules contiguës sont maintenues à une distance de 4 nanomètres, contrairement à ce qui se passe dans les jonctions étanches, où les deux membranes sont pratiquement accolées.

Les canaux des jonctions communicantes sont des structures dynamiques qui peuvent s'ouvrir ou se fermer en réponse à divers facteurs, parmi lesquels les ions H^+ et Ca^{++} . Une fonction importante de ce mécanisme intervient en cas d'endommagement d'une cellule : la membrane plasmique d'une cellule endommagée devient souvent perméable de sorte que des ions dont la concentration est élevée hors de la

cellule, Ca^{++} par exemple, pénètrent dans celle-ci et y provoquent la fermeture des jonctions communicantes. Ceci isole la cellule de ses voisines et empêche ainsi la progression du dommage.

Les plasmodesmes. Dans les plantes, les cellules sont séparées les unes des autres par leurs parois. La réalisation de jonctions entre cellules implique dès lors la présence de perforations dans ces parois. Ces perforations, dénommées **plasmodesmes**, sont tapissées par une membrane qui est en continuité avec les membranes plasmiques des deux cellules contiguës. Les plasmodesmes mettent ainsi les cytoplasmes de deux cellules voisines en contact direct (figure 4.29) et la grande majorité des cellules d'une plante sont donc interconnectées, leurs cytoplasmes formant un continuum. Les plasmodesmes ont un rôle similaire à celui des jonctions communicantes, mais ils sont plus complexes que ceux-ci : ils sont bordés par une membrane plasmique et parcourus d'une structure tubulaire appelée **desmotubule**, tous deux en continuité respectivement

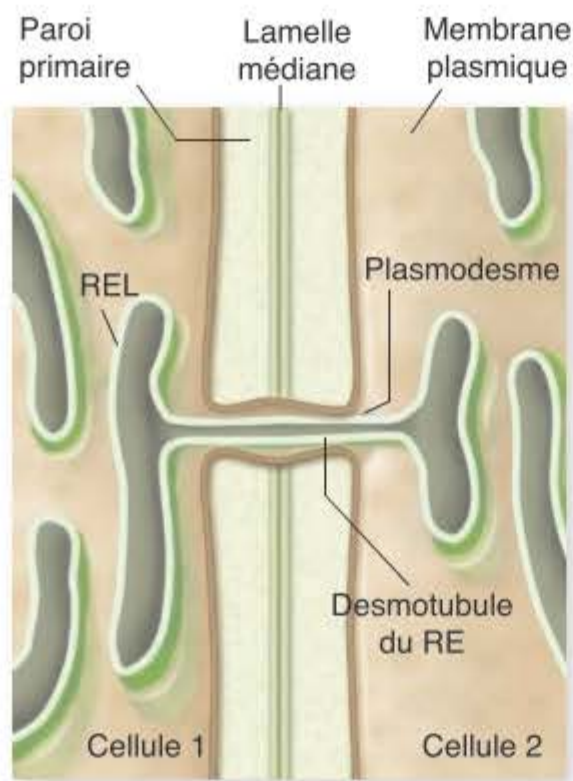


Figure 4.29 Plasmodesme. Les cellules végétales peuvent communiquer entre elles par des ouvertures spécialisées traversant leurs parois, les plasmodesmes. Membranes plasmiques et cytoplasmes de cellules contiguës forment un continuum.

avec les membranes plasmiques et les réticulums endoplasmiques des deux cellules voisines.

Synthèse 4.8

L'évolution de la pluricellularité a requis l'acquisition de molécules nécessaires à la connexion de cellules. Il existe trois catégories de connexions cellulaires : (1) les jonctions d'ancrage, qui assurent résistance et flexibilité ; (2) les jonctions étanches, qui permettent la formation de feuillets cellulaires étanches ; (3) les jonctions communicantes et les plasmodesmes, qui contrôlent le passage de certains matériaux entre cellules. Les cellules des organismes pluricellulaires sont généralement organisées en tissus, ce qui implique que les cellules ont une identité distincte et des moyens de reconnaissance ; l'identité est conférée par des glycoprotéines de surface, parmi lesquelles les protéines CMH, importantes dans le système immunologique.

- Comment les jonctions cellulaires participent-elles à la formation des tissus ?



Résumé

4.1 La théorie cellulaire

La théorie cellulaire est le fondement unificateur de la biologie cellulaire.

Tous les organismes sont constitués d'une ou de plusieurs cellules. Toute cellule naît de la division d'une cellule préexistante.

La dimension des cellules est limitée.

La dimension des cellules est limitée par les problèmes de diffusion. Lorsque la cellule grandit, la diffusion devient moins efficace.

Les microscopes permettent de visualiser les cellules et leurs constituants.

Le grossissement fournit une meilleure résolution que celle permise par l'œil. L'emploi de colorants chimiques accroît le contraste des structures.

Toutes les cellules présentent de nombreux caractères structuraux communs.

Toutes les cellules possèdent de l'ADN (généralement situé en leur centre), un cytoplasme semi-fluide et une membrane plasmique.

4.2 Les cellules procaryotes (voir figure 4.3)

L'organisation des cellules procaryotes est relativement simple.

Les cellules procaryotes possèdent de l'ADN et des ribosomes mais n'ont pas de noyau, de système membranaire interne ni d'organites délimités par une membrane. La membrane plasmique est entourée d'une paroi rigide.

Les parois des bactéries sont composées de peptidoglycans.

Les peptidoglycans sont constitués de réseaux de glucides associés à de petits peptides.

Les archées ne possèdent pas de peptidoglycans.

La paroi des archées ne comporte pas de peptidoglycans ; de plus la composition de leur membrane plasmique est unique.

Certains procaryotes se déplacent à l'aide de flagelles rotatifs.

La rotation des flagelles procaryotes est alimentée par un gradient de protons de part et d'autre de la membrane.

4.3 Les cellules eucaryotes (voir figures 4.6 et 4.7)

Les cellules eucaryotes comportent un noyau délimité par une enveloppe, un complexe de membranes internes et de nombreux organites.

Le noyau, centre d'information de la cellule.

Le noyau est entouré d'une enveloppe formée de deux bicouches de phospholipides ; l'externe est en continuité avec le RE. Des pores permettent la diffusion libre de petites molécules. Le nucléole est la région du nucléoplasme où l'ARNr est synthétisé par transcription des gènes correspondants, et où les ribosomes sont assemblés.

Dans la plupart des procaryotes l'ADN est organisé sous forme d'un simple chromosome circulaire. Les eucaryotes possèdent plusieurs chromosomes.

Les ribosomes sont les sites de synthèse des protéines dans le cytoplasme.

Les ribosomes traduisent l'ARNm en polypeptides ; tous les types cellulaires en disposent.

4.4 Le système membranaire interne

Le réticulum endoplasmique (RE) crée un réseau d'espaces internes au sein du cytosol (voir figure 4.10).

Le réticulum endoplasmique rugueux (RER) est un site de synthèse de protéines.

Le RER, couvert de ribosomes, synthétise et transforme des protéines ; il synthétise également des membranes.

Le réticulum endoplasmique lisse (REL) exerce plusieurs fonctions.

Le REL est dépourvu de ribosomes ; il est impliqué dans la synthèse de glucides et de lipides et dans des processus de détoxification.

L'appareil de Golgi trie et empaquette des protéines.

L'appareil de Golgi reçoit des vésicules du RE, modifie les macromolécules qui s'y trouvaient et les empaquette avant de les expédier (voir figure 4.11).

Les lysosomes contiennent des enzymes digestives.

Les lysosomes dégradent des macromolécules et recyclent les constituants d'organites « au rebut ».

Les peroxysomes.

Les peroxysomes constituent une catégorie d'organites.

Les plantes utilisent des vacuoles comme sites de stockage et pour assurer l'équilibre hydrique.

4.5 Les mitochondries et les chloroplastes, centrales énergétiques de la cellule

Les mitochondries et les chloroplastes sont délimités par deux membranes, contiennent de l'ADN qui leur est propre et sont capables de se diviser.

Les mitochondries génèrent l'ATP en métabolisant des sucres.

La membrane interne des mitochondries réalise de nombreuses invaginations appelées crêtes. Des protéines localisées en surface ou dans la membrane interne effectuent le métabolisme producteur d'ATP (voir figure 4.16).

Les chloroplastes utilisent la lumière pour générer de l'ATP et synthétiser des sucres.

Les chloroplastes captent l'énergie lumineuse au niveau des membranes thylakoïdes disposées en empilements appelés grana ; ils utilisent cette énergie pour synthétiser des sucres (voir figure 4.17).

Mitochondries et chloroplastes ont une origine symbiotique.

La théorie de l'endosymbiose propose que mitochondries et chloroplastes étaient à l'origine des procaryotes, qui furent phagocytés par une autre cellule.

4.6 Le cytosquelette

Le cytosquelette est un réseau de fibres protéiques interconnectées qui assurent la forme de la cellule et y ancrent des organites (voir figure 4.19).

Le cytosquelette comporte trois types de fibres.

Les microfilaments sont de longs polymères impliqués dans les mouvements de la cellule. Les microtubules sont des structures creuses, responsables du

mouvement de matériaux au sein de la cellule. Les filaments intermédiaires ont plusieurs fonctions.

Les centrosomes sont les centres d'organisation des microtubules.

Les centrosomes participent à l'assemblage de l'appareil de division du noyau (voir figure 4.20).

Le cytosquelette participe aux mouvements de matériaux au sein de la cellule.

Des moteurs moléculaires transportent des vésicules le long de microtubules, comme un train sur les rails. Kinésine et dynéine sont deux de ces protéines motrices.

4.7 Structures extracellulaires et déplacements des cellules

Certaines cellules rampent.

La reptation de cellules se fait par allongement de microfilaments, qui force la membrane plasmique à progresser vers l'avant tandis que le contenu cellulaire suit le mouvement par contraction de filaments de myosine.

Certains mouvements se font à l'aide de flagelles et de cils.

Les flagelles d'eucaryotes proviennent d'un corpuscule basal ; ils possèdent la structure 9 + 2. Les cils sont plus courts et plus nombreux que les flagelles.

Les parois végétales assurent protection et support.

Les parois des cellules végétales sont composées de fibres cellulosiques. La lamelle mitoyenne, située entre deux parois, maintient fixées l'une à l'autre les cellules adjacentes.

Les cellules animales sécrètent une matrice extracellulaire.

La matrice extracellulaire des cellules animales est principalement composée de glycoprotéines.

4.8 Interactions cellulaires (voir figure 4.27)

Des protéines de surface donnent aux cellules leur identité.

Des glycolipides et des protéines CMH présents à la surface des cellules permettent la distinction entre le soi et le non soi.

L'adhérence des cellules entre elles est déterminée par diverses jonctions.

On distingue divers types de jonctions : jonctions d'ancrage, jonctions étanches, jonctions communicantes et plasmodesmes.



Questions

COMPRÉHENSION

- Laquelle des affirmations suivantes ne fait-elle PAS partie de la théorie cellulaire ?
 - tous les organismes sont composés d'une ou de plusieurs cellules
 - les cellules proviennent de divisions de cellules préexistantes
 - les cellules sont les plus petits objets vivants
 - les cellules eucaryotes ont évolué à partir de cellules procaryotes
- Toutes les cellules possèdent tout ce qui suit sauf :
 - une membrane plasmique
 - du matériel génétique
 - un cytoplasme
 - une paroi
- Les cellules eucaryotes sont plus complexes que les cellules procaryotes ; laquelle des structures suivantes ne trouve-t-on que dans les cellules eucaryotes ?
 - une paroi cellulaire
 - une membrane plasmique
 - un réticulum endoplasmique
 - des ribosomes

4. En quoi les bactéries diffèrent-elles des archées ?
 - a. par l'architecture moléculaire de leurs parois
 - b. par leurs types de ribosomes
 - c. par le fait qu'elles ne possèdent pas de système membranaire interne
 - d. par a et b
5. Le cytosquelette inclut :
 - a. des microtubules faits de microfilaments
 - b. des microfilaments faits de microtubules
 - c. des filaments intermédiaires faits de fibres torsadées de vimentine et de kératine
 - d. un réticulum endoplasmique lisse
6. Le réticulum endoplasmique lisse est :
 - a. impliqué dans la synthèse de protéines
 - b. un site de glycosylation de protéines
 - c. utilisé pour le stockage d'ions
 - d. le site de synthèse de lipides et de membranes
7. Les plasmodesmes des plantes et les jonctions communicantes des animaux sont fonctionnellement semblables en ce que :
 - a. tous deux sont utilisés pour fixer des assises de cellules
 - b. ils forment des canaux entre cellules permettant la diffusion de petites molécules
 - c. ils forment des jonctions étanches entre cellules
 - d. ils sont ancrés sur la matrice extra-cellulaire
6. Chloroplastes et mitochondries partagent plusieurs caractéristiques parce que :
 - a. ils sont tous deux présents dans les cellules végétales
 - b. ils ont une origine symbiotique
 - c. ils oxydent le glucose
 - d. ils produisent du glucose
7. Le cytosquelette des cellules eucaryotes comprend trois types de filaments ; en quoi ceux-ci se ressemblent-ils ?
 - a. ils contribuent à la forme de la cellule
 - b. ils sont constitués du même type de protéines
 - c. ils ont la même dimension et la même forme
 - d. ils possèdent le même dynamisme et la même flexibilité

RÉVISION

1. Le réticulum endoplasmique lisse est le site de synthèse des phospholipides constitutifs des membranes, en particulier de la membrane plasmique. Sur le schéma de la figure 4.6, tracer le parcours d'un phospholipide depuis le REL jusqu'à la membrane plasmique. Quels compartiments de membranes internes ce phospholipide traversera-t-il ? Comment une molécule de phospholipide peut-elle se déplacer entre ces compartiments ?
2. Sur base de l'information du tableau 4.3, prédire les propriétés des mitochondries et des chloroplastes dans l'hypothèse où ces organites étaient antérieurement des cellules procaryotes vivant à l'état libre. En quoi ces prédictions s'accordent-elles avec les arguments en faveur de l'endosymbiose ?
3. Dans la théorie de l'évolution les traits homologues sont ceux présentant des structures et des fonctions similaires, héritées d'un ancêtre commun. Les traits analogues représentent des adaptations à un environnement semblable réalisées par des organismes éloignés sur le plan de la phylogénie. Considérant structure et fonctions des flagelles des eucaryotes et des procaryotes, faut-il les considérer comme des traits homologues ou analogues ? Justifier.
4. Le protiste *Giardia intestinalis* est l'organisme responsable de la giardiose, une maladie transmise par les eaux polluées. *Giardia* est un eucaryote atypique, car dépourvu de mitochondries. Proposer deux scénarios d'évolution ayant pu mener à cette situation, dans le contexte de la théorie de l'endosymbiose.

APPLICATIONS

1. Le principal facteur limitant la taille d'une cellule est :
 - a. la quantité de protéines et d'organites que la cellule peut produire
 - b. la vitesse de diffusion des petites molécules
 - c. le rapport entre la surface et le volume de la cellule
 - d. la quantité d'ADN de la cellule
2. Toutes les cellules eucaryotes possèdent les structures suivantes sauf :

a. des mitochondries	c. un cytosquelette
b. une paroi	d. un noyau
3. Tous les animaux possèdent des jonctions d'ancrage contenant des cadhérines ; cela étant, laquelle des hypothèses suivantes est-elle la plus plausible ?
 - a. l'ancêtre commun de tous les animaux ne possédait pas de cadhérine
 - b. les procaryotes posséderaient de la cadhérine
 - c. l'ancêtre commun de tous les animaux aurait possédé de la cadhérine
 - d. contrairement aux vertébrés, les invertébrés ne posséderaient pas de cadhérine
4. Diverses protéines motrices comme la kinésine et la myosine se ressemblent en ce qu'elles :
 - a. interagissent avec les microtubules
 - b. utilisent l'énergie de l'ATP pour réaliser le mouvement
 - c. interagissent avec l'actine
 - d. interagissent avec les microtubules et utilisent l'énergie de l'ATP
5. Le tri de protéines fait intervenir successivement les organites suivants :
 - a. REL, RER, vésicules de transport, appareil de Golgi
 - b. RER, lysosomes, appareil de Golgi
 - c. RER, vésicules de transport, appareil de Golgi, destination finale
 - d. appareil de Golgi, vésicules de transport, RER, destination finale