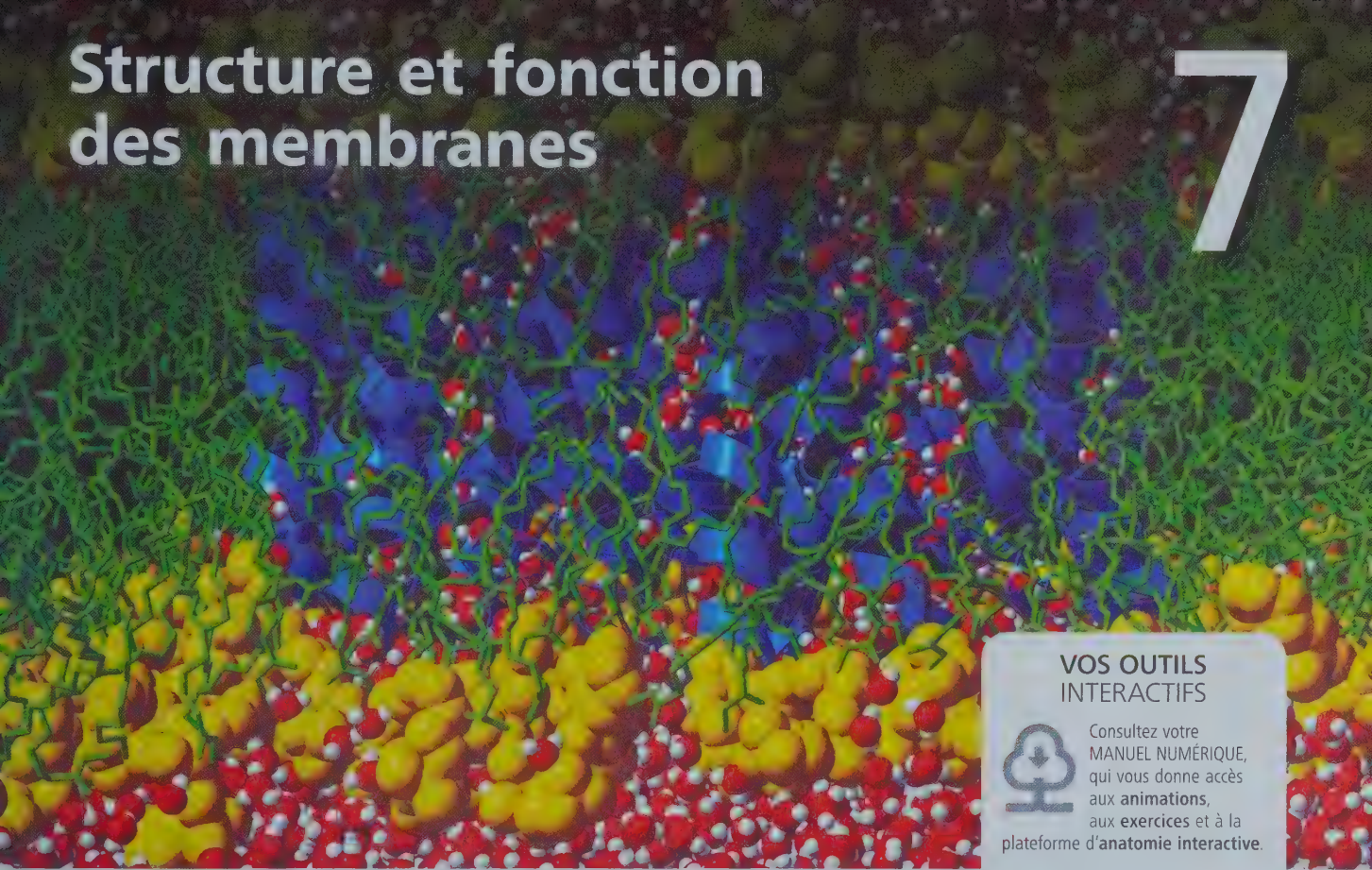


Structure et fonction des membranes

7



VOS OUTILS INTERACTIFS



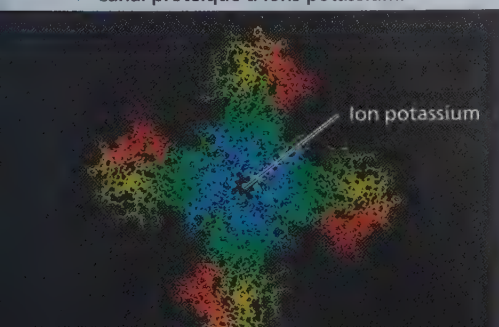
Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

▲ **Figure 7.1** Comment les protéines de la membrane cellulaire, comme cette aquaporine (en bleu), aident-elles à réguler la circulation des substances chimiques ?

CONCEPTS CLÉS

- 7.1 Les membranes cellulaires sont des mosaïques fluides de lipides et de protéines
- 7.2 La perméabilité sélective des membranes résulte de leur structure
- 7.3 Le transport passif est la diffusion à travers une membrane sans dépense d'énergie
- 7.4 Le transport actif utilise de l'énergie pour déplacer des solutés à l'encontre de leur gradient de concentration
- 7.5 Les macromolécules et les particules traversent la membrane plasmique par exocytose et endocytose

▼ Canal protéique d'ions potassium.



La frontière de la vie

La membrane plasmique qui circonscrit la cellule peut être considérée comme la frontière de la vie, la ligne de démarcation qui sépare la cellule et son environnement. Ce mince film qui possède une épaisseur d'à peine 8 nm – il faudrait empiler 8 000 membranes pour atteindre l'épaisseur de cette page – détermine ce qui entre dans la cellule et ce qui en sort. En effet, comme toutes les membranes biologiques, la membrane plasmique présente une **perméabilité sélective** ; autrement dit, elle se laisse traverser plus facilement par certaines substances que par d'autres. La vie telle que nous la connaissons aurait sans doute été impossible sans la formation des membranes à l'ère prébiotique. En effet, grâce à leurs constituants, ces membranes pouvaient délimiter une solution différente de la solution environnante, tout en leur permettant d'absorber sélectivement des nutriments et d'éliminer des déchets. La capacité des cellules à sélectionner lors des échanges chimiques est fondamentale à la vie, et c'est la membrane plasmique et ses constituants moléculaires qui rendent possible cette sélectivité.

Ce chapitre porte sur les membranes cellulaires et sur leur capacité à régir le passage des substances, souvent à l'aide de protéines de transport. Par exemple, la **figure 7.1** montre un modèle informatique d'une courte section de la bicouche de phospholipides d'une membrane (les têtes hydrophiles sont jaunes et les queues hydrophobes sont vertes). Les rubans bleus à l'intérieur de la bicouche représentent des régions hélicoïdales d'une protéine-canal de transport membranaire appelée aquaporine. Une molécule de cette protéine permet le passage de milliards de molécules d'eau (rouge et gris) à travers la membrane chaque seconde, beaucoup plus que ce qui pourrait traverser sans ce canal. Un autre type de protéine de transport

est le canal ionique montré sur cette figure. Cette protéine fournit aux ions potassium (K^+) un canal pour sortir de la cellule nerveuse à un moment déterminé après une stimulation nerveuse, restaurant ainsi la capacité de la cellule de déclencher un nouveau signal nerveux. La membrane plasmique et ses protéines ne servent donc pas seulement à séparer la cellule du milieu externe; elles l'aident à exercer ses fonctions. Cette constatation s'applique également aux divers types de membranes qui divisent l'intérieur de la cellule eucaryote: l'arrangement moléculaire particulier de chacune d'elles permet la spécialisation des compartiments cellulaires. Pour comprendre comment les membranes plasmiques et leurs protéines permettent aux cellules de survivre et de fonctionner, nous commencerons par examiner leur structure, puis nous explorerons comment les membranes plasmiques contrôlent le transport dans et hors des cellules.

CONCEPT 7.1

Les membranes cellulaires sont des mosaïques fluides de lipides et de protéines

Les membranes se composent principalement de lipides et de protéines et, accessoirement, de glucides. Les phospholipides, notamment les phosphoglycérolipides et les sphingolipides, sont les lipides les plus abondants dans la plupart des membranes à cause de leur structure moléculaire même. Un phospholipide est une molécule **amphipathique**, qui se caractérise par la présence de deux régions particulières. L'une est hydrophile (du grec signifiant «ami de l'eau»); elle est constituée d'un phosphate et d'un autre groupement, et elle forme la «tête» de la molécule. L'autre est hydrophobe (du grec signifiant «peur de l'eau») et se compose de deux chaînes hydrocarbonées semblables à des queues (voir la figure 5.11). D'autres types de lipides membranaires (par exemple, les glycolipides, les galactolipides et les gangliosides) sont également amphipathiques. Une bicouche de phospholipides peut constituer une barrière stable entre deux compartiments aqueux, car ses molécules sont disposées de telle façon que les queues hydrophobes ne soient pas en contact avec l'eau, alors que les têtes hydrophiles y sont exposées (**figure 7.2**).

À l'instar des lipides membranaires, la majorité des protéines membranaires sont également amphipathiques. Ces protéines sont enchâssées dans la bicouche de phospholipides, et seules leurs parties hydrophiles en émergent. Une telle orientation des molécules maximise le contact des parties hydrophiles des protéines et des phospholipides avec l'eau du cytosol et du liquide extracellulaire, tout en fournissant aux parties hydrophobes un milieu non aqueux. La **figure 7.3** illustre le modèle actuellement accepté pour décrire l'arrangement des molécules dans la membrane plasmique. Selon le **modèle de la mosaïque fluide**, la membrane est une mosaïque de molécules de protéines baignant dans une bicouche fluide de phospholipides.

Les protéines ne sont toutefois pas réparties aléatoirement dans la membrane. On observe souvent que des protéines se regroupent de façon durable pour former dans la membrane des

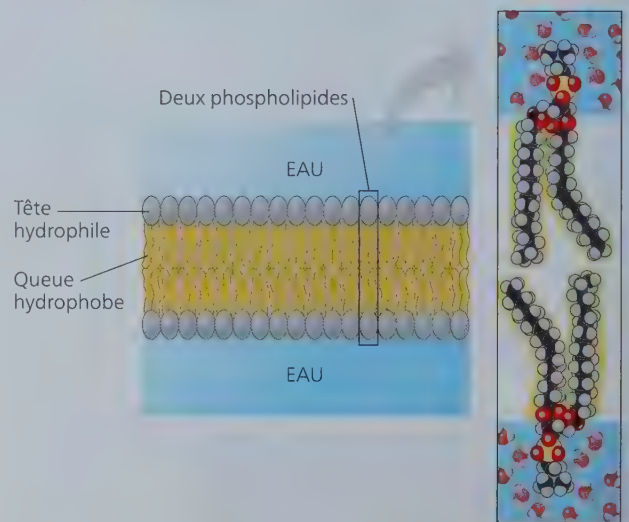
zones spécialisées où s'accomplissent des fonctions communes. Les chercheurs ont également découvert la présence de certains lipides dans ces regroupements de protéines et proposé de les appeler *radeaux lipidiques*, mais on se demande encore si ces structures existent dans les cellules vivantes ou si elles constituent un artéfact résultant des techniques biochimiques utilisées pour observer les cellules. Comme tout modèle, le modèle de la mosaïque liquide est continuellement affiné, les recherches révélant constamment de nouvelles données sur la structure de la membrane plasmique.

La fluidité des membranes

Les membranes ne sont pas des couches statiques de molécules maintenues rigide en place. Leurs constituants sont stabilisés par des attractions hydrophobes, plus faibles que les liaisons covalentes (voir la figure 5.18). La plupart des lipides et certaines protéines peuvent dériver latéralement dans le plan de la membrane, tels des fêtards jouant du coude pour se frayer un chemin à travers une foule. Très rarement, aussi, une molécule «bascule» et passe d'une couche de phospholipides à l'autre. Mais ce déplacement exige un apport d'énergie (parce que la partie hydrophile de la molécule doit traverser le centre hydrophobe de la membrane) et la participation d'enzymes intramembranaires, les flippases (de l'expression anglaise *flip-flop*, qui signifie «basculer»). Un phospholipide met 100 fois plus de temps à franchir une distance donnée lorsqu'il bascule que lorsqu'il se déplace latéralement

Les mouvements latéraux des phospholipides sont rapides. Les phospholipides adjacents changent de position environ 10^7 fois par seconde, ce qui signifie qu'un phospholipide peut se déplacer à la vitesse moyenne d'environ $2 \mu\text{m}$ (la longueur de nombreuses bactéries) par seconde. Les protéines membranaires, elles, sont beaucoup plus grosses que les lipides et se déplacent

▼ **Figure 7.2** Une bicouche de phospholipides (en coupe transversale).



HABILETÉS VISUELLES ► Après avoir consulté la figure 5.11, encerclez la partie hydrophile et la partie hydrophobe des phospholipides agrandis à droite. Expliquez avec quel milieu chaque partie est en contact lorsque ces phospholipides forment une membrane plasmique.

plus lentement ; certaines dérivent latéralement (**figure 7.4**), alors que d'autres bougent de manière organisée, vraisemblablement en glissant le long des filaments du cytosquelette. Ce mouvement nécessite l'aide des protéines motrices cytoplasmiques, elles-mêmes associées aux protéines de la couche cytoplasmique (feuillet interne) de la membrane. Toutefois, la majorité des protéines semblent immobiles, parce qu'elles sont rattachées au cytosquelette ou à la matrice extracellulaire (voir la figure 7.3).

Une membrane demeure fluide lorsque la température baisse. Cependant, lorsque ses phospholipides se mettent à former des agrégats, elle se solidifie comme de la graisse de bacon qui refroidit. La température à laquelle se produit ce phénomène varie selon la composition lipidique de la membrane. Lorsque la température baisse, la membrane résiste mieux à la solidification si elle contient beaucoup de phospholipides portant des queues hydrocarbonées insaturées (voir les figures 5.10 et 5.11). Les inflexions marquent l'emplacement des liaisons doubles ; les queues hydrocarbonées insaturées ne peuvent pas s'entasser autant que les queues hydrocarbonées saturées et l'espace créé entre ces dernières diminue les interactions hydrophobes, ce qui rend la membrane plus fluide (**figure 7.5a**).

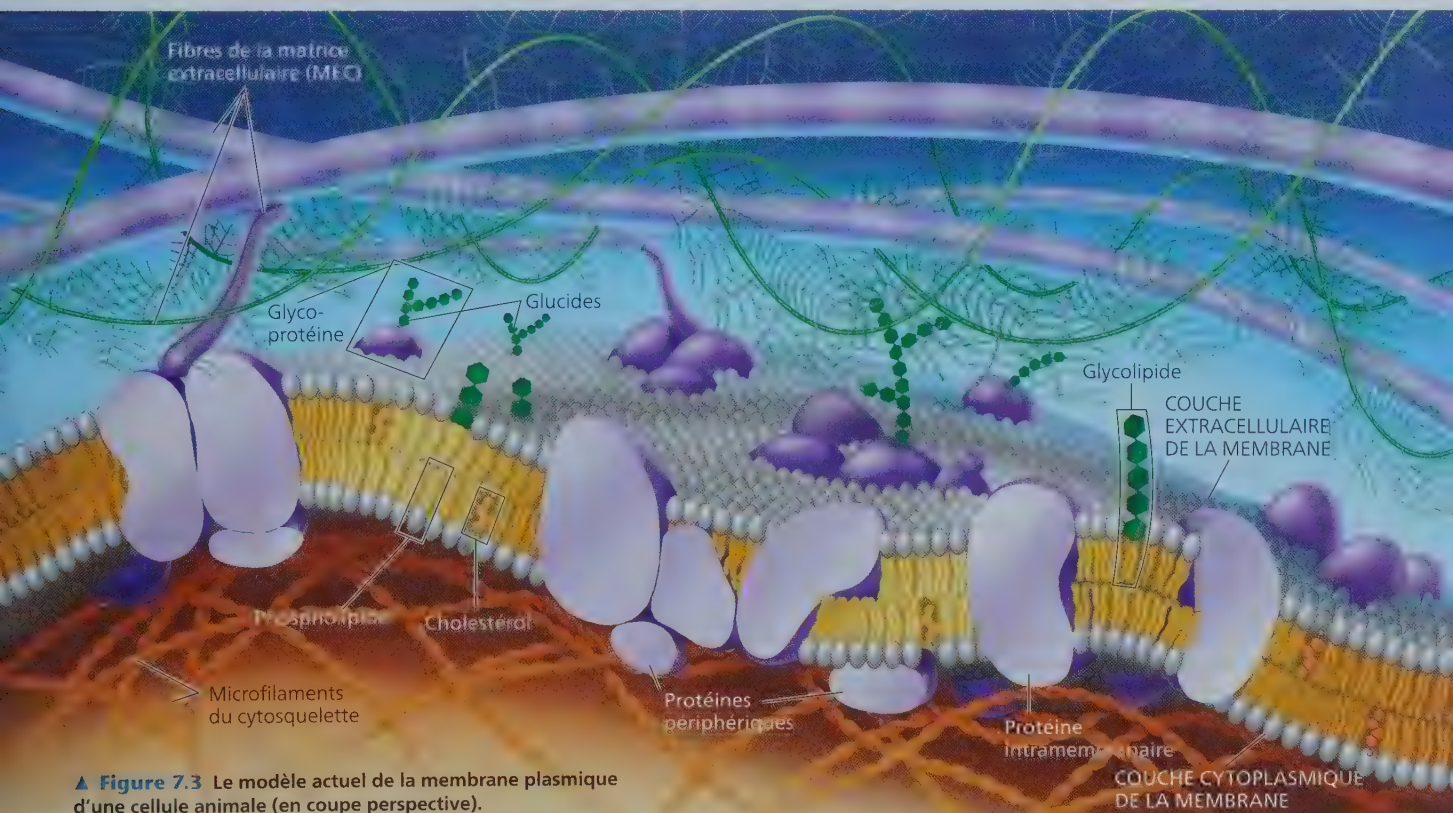
Le cholestérol, un stéroïde dont le noyau hydrophobe s'insère entre les queues hydrocarbonées des molécules de phospholipides de la membrane plasmique des cellules animales, exerce des effets complexes sur la fluidité membranaire (**figure 7.5b**). À des températures relativement élevées (par exemple, à 37 °C, soit la température corporelle moyenne des humains), il limite partiellement le mouvement des phospholipides et diminue donc la fluidité membranaire. Mais, comme il entrave aussi

l'entassement des phospholipides, il abaisse le point de fusion des membranes. Par conséquent, le cholestérol peut être vu comme un « tampon thermique » de la membrane ; il résiste aux variations de fluidité entraînées par les changements thermiques. Comparativement aux animaux, les végétaux renferment très peu de cholestérol ; ce sont d'autres lipides (des stéroïdes autres que le cholestérol) qui protègent la fluidité membranaire des cellules végétales.

Les membranes doivent rester fluides pour exercer adéquatement leurs fonctions ; leur fluidité influe à la fois sur leur perméabilité et sur la capacité des protéines membranaires de se rendre là où elles doivent accomplir leurs fonctions. Habituellement, elles sont aussi fluides que l'huile végétale dont on se sert pour faire la cuisine. Lorsqu'elles se solidifient, leur perméabilité change et certaines de leurs enzymes sont inactivées (notamment si leur rôle exige qu'elles se déplacent latéralement dans la membrane). Toutefois, des membranes trop fluides ne peuvent pas non plus remplir leurs fonctions. Les climats extrêmes posent donc un défi à la vie, ce qui, au fil de l'évolution, a donné lieu à des adaptations dans la composition lipidique membranaire.

L'évolution des différences dans la composition lipidique membranaire

ÉVOLUTION Les différences de composition lipidique de la membrane cellulaire de nombreuses espèces semblent être le fruit de l'évolution – des adaptations qui maintiennent la fluidité membranaire requise par telles ou telles conditions environnementales. Ainsi, les poissons qui vivent dans des eaux très froides



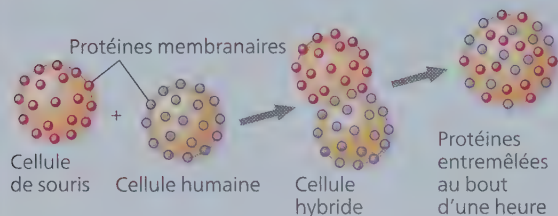
▲ **Figure 7.3** Le modèle actuel de la membrane plasmique d'une cellule animale (en coupe perspective).

Les protéines membranaires se déplacent-elles ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Les chercheurs Larry Frye et Michael Edidin, de l'Université John Hopkins, ont voulu vérifier l'hypothèse selon laquelle les protéines membranaires se déplacent à l'intérieur de la membrane.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier cette hypothèse, ils ont coloré les protéines de la membrane plasmique d'une cellule de souris et d'une cellule humaine avec deux marqueurs différents, puis ils ont fusionné les cellules. À l'aide d'un microscope, ils ont ensuite observé le comportement des marqueurs sur la cellule hybride. Si l'hypothèse des chercheurs est bonne, après un certain temps, les protéines membranaires de la cellule de souris et de la cellule humaine, marquées différemment, devraient s'entremêler.

■ **RÉSULTATS** ■



■ **CONCLUSION** ■ La fusion des protéines membranaires d'une souris et d'un humain indique qu'au moins quelques protéines membranaires se déplacent latéralement dans le plan de la membrane plasmique.

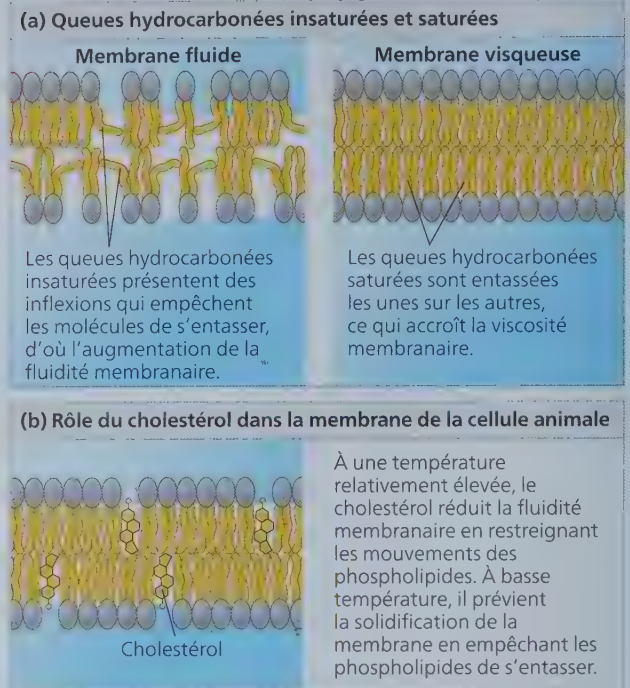
Source des données: L. D. Frye et M. Edidin, The rapid intermixing of cell surface antigens after formation of mouse-human heterokaryons, *Journal of Cell Science* 7: 319-335 (1970).

ET SI ? ► Supposez que, plusieurs heures après la fusion, les protéines ne se soient pas mélangées dans la cellule hybride. Pourriez-vous en conclure que les protéines ne se déplacent pas à l'intérieur de la membrane ? Quelle autre explication pourriez-vous donner ?

sont dotés de membranes comportant une forte proportion de queues hydrocarbonées insaturées qui préservent la fluidité membranaire (voir la figure 7.5a). Par contre, les bactéries et les archées vivant dans des sources thermales et des geysers, dont la température dépasse parfois les 90 °C, possèdent des membranes comportant des lipides inhabituels, capables d'éviter la fluidité excessive qu'entraînerait normalement une telle chaleur.

Qui plus est, les organismes exposés à des variations de température ont acquis au fil de l'évolution la capacité de modifier la composition lipidique de leurs membranes cellulaires. Ainsi, chez les végétaux qui tolèrent les grands froids, comme le blé d'hiver (*Triticum aestivum*), le pourcentage de phospholipides insaturés augmente à l'automne, ce qui empêche les membranes cellulaires de se solidifier durant l'hiver. Dans les régions côtières

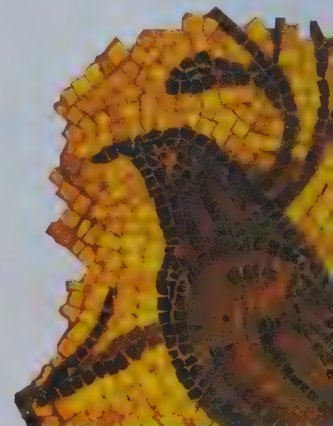
▼ **Figure 7.5** Les facteurs influant sur la fluidité des membranes cellulaires.



du Québec, les crustacés vivant dans des eaux traversées par le courant froid du Labrador concentrent davantage de cholestérol dans leurs membranes cellulaires afin d'en préserver la souplesse. Certaines bactéries et archées peuvent également modifier le pourcentage de phospholipides insaturés de leurs membranes cellulaires selon la température à laquelle elles sont exposées durant leur croissance. Dans l'ensemble, la sélection naturelle semble avoir favorisé les organismes dont les membranes contiennent une combinaison de lipides qui assure la fluidité membranaire requise par leur environnement.

Les protéines membranaires et leurs fonctions

Nous arrivons maintenant à la notion de *mosaïque* telle qu'elle s'entend dans le modèle de la mosaïque fluide. Comme une mosaïque (montrée ci-contre), une membrane est un assemblage de diverses protéines insérées dans la matrice fluide d'une bicouche de phospholipides (voir la figure 7.3). La membrane plasmique et les membranes des différents organismes possèdent chacune leur propre ensemble de protéines et celui-ci varie selon le type de cellules. Par exemple, la membrane plasmique des érythrocytes (globules rouges) contient, à elle seule, plus de 50 types de protéines, et il en reste sans doute bien d'autres à répertorier. Les phospholipides



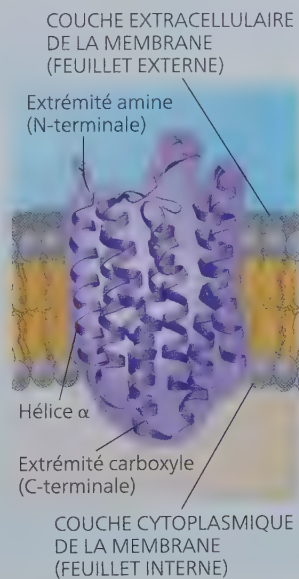
forment la trame de la membrane, mais ce sont les protéines qui en déterminent la plupart des fonctions spécifiques.

La figure 7.3 montre qu'il existe deux grandes populations de protéines membranaires : les protéines intramembranaires et les protéines périphériques. Les **protéines intramembranaires** sont insérées dans la membrane ; elles s'y enfoncent assez profondément pour que leurs parties hydrophobes soient entourées par les parties hydrocarbonées des lipides. La majorité des protéines intramembranaires sont dites *transmembranaires* parce qu'elles traversent la membrane de part en part, mais ce n'est pas le cas de toutes. La partie hydrophobe des protéines intramembranaires contient au moins une séquence d'acides aminés non polaires (voir la figure 5.14), longue de 20 à 30 acides aminés habituellement, qui peut adopter une forme en hélice α (figure 7.6) ou en feuillet plissé β . Ces protéines comportent aussi une partie hydrophile en contact avec les solutions aqueuses de part et d'autre de la membrane. Certaines protéines sont également traversées par un ou plusieurs canaux hydrophiles qui permettent le passage de substances hydrophiles dans la membrane (y compris l'eau ; voir la figure 7.1). Les **protéines périphériques**, quant à elles, ne sont pas du tout enchâssées dans la membrane ; elles sont plutôt attachées lâchement à la surface membranaire, souvent aux parties émergentes des protéines intramembranaires (par l'intermédiaire de liaisons non covalentes) ou à des lipides membranaires (par des liaisons covalentes) comme on le voit à la figure 7.3. La distribution de certaines protéines membranaires le long de la membrane dépend des besoins particuliers de la cellule et peut varier au cours de sa vie.

Sur le feuillet interne (couche cytoplasmique) de la membrane plasmique, des microfilaments du cytosquelette aident à maintenir certaines protéines en place. Sur le feuillet externe (couche extracellulaire), certaines protéines membranaires peuvent fixer des substances extracellulaires. Par exemple, dans les cellules animales, les diverses fibres de la matrice extracellulaire peuvent fixer bon nombre de protéines (voir la figure 6.28 ; les *intégrines* font partie des protéines intramembranaires qui

► **Figure 7.6** La structure d'une protéine transmembranaire.

La protéine illustrée ici est une bactériorhodopsine (une protéine de transport bactérienne) qui traverse la membrane cellulaire avec une orientation particulière : son extrémité amine (N-terminale) est tournée vers l'extérieur de la cellule, tandis que son extrémité carboxyle (C-terminale) baigne dans le cytoplasme à l'intérieur de la cellule. Cette représentation en ruban met en évidence la structure secondaire des portions hydrophobes, dont les sept hélices α transmembranaires, qui se trouvent généralement dans la portion hydrophobe de la bicouche membranaire. De part et d'autre de la membrane, les parties hydrophiles non hélicoïdales sont en contact avec les solutions aqueuses des couches extracellulaire et cytoplasmique de la membrane.



ont également transmembranaires). Ces dispositifs contribuent à renforcer la membrane plasmique des cellules animales et, par conséquent, leur charpente.

Il faut savoir que les protéines membranaires d'une seule cellule peuvent remplir plusieurs fonctions différentes, comme le transport dans la membrane plasmique, l'activité enzymatique ou l'adhérence d'une cellule à une cellule voisine ou bien à la matrice extracellulaire. De plus, une seule et même protéine peut jouer plusieurs rôles. En ce sens, les membranes sont des mosaïques non seulement du point de vue structural, en incorporant de nombreuses protéines dans leur composition, mais également du point de vue fonctionnel, en étant le siège de multiples fonctions. La figure 7.7 illustre six fonctions importantes dont s'acquittent les protéines de la membrane plasmique.

Les protéines de surface d'une cellule sont importantes en médecine. Par exemple, le virus de l'immunodéficience humaine (VIH) se sert d'une protéine appelée CD4 présente à la surface de certaines cellules immunitaires pour les infecter, ce qui peut causer le syndrome d'immunodéficience humaine (sida). On a toutefois constaté que, malgré de multiples expositions au VIH, un petit nombre de gens ne contractent pas le sida et que leurs cellules ne présentent aucun signe d'infection par le VIH. En comparant les gènes des personnes résistantes avec ceux des personnes contaminées, les chercheurs ont découvert que les sujets résistants possédaient une forme rare d'un gène codant pour une protéine de surface des cellules immunitaires dite CCR5. Des travaux ont montré que le VIH se lie à la principale protéine réceptrice (CD4) sur une cellule immunitaire, mais que presque tous les types de VIH ne peuvent pénétrer dans la cellule sans se lier également à une autre protéine (CCR5), qui agit comme « corécepteur » altéré (figure 7.8a). L'absence de ce corécepteur sur les cellules des sujets résistants, en raison de la modification génétique sur le gène codant pour CCR5, empêche le virus de pénétrer dans les cellules (figure 7.8b).

Les progrès de nos connaissances sur les protéines qui se lient au VIH à la surface des cellules du système immunitaire ont été d'une importance cruciale dans la mise au point d'un traitement contre l'infection par le VIH. Toutefois, en tant que principale protéine réceptrice, la protéine CD4 remplit plusieurs fonctions cellulaires importantes qu'il n'est pas souhaitable de bloquer en raison d'éventuels effets secondaires dangereux. C'est pourquoi la découverte du corécepteur CCR5 a fourni aux chercheurs une cible plus sûre et leur a permis de mettre au point des médicaments qui inhibent ou masquent cette protéine et empêchent le VIH d'entrer dans les cellules. L'un de ces médicaments, le maraviroc, approuvé pour le traitement de l'infection par le VIH depuis 2007 est testé actuellement pour savoir s'il pourrait aussi servir à prévenir l'infection par le VIH chez les patients à risque non infectés.

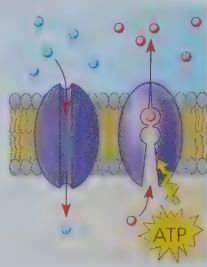
Le rôle des glucides membranaires dans la reconnaissance intercellulaire

La reconnaissance intercellulaire, c'est-à-dire la capacité d'une cellule à distinguer les types de cellules de l'organisme dont elle fait partie, revêt une importance capitale dans le fonctionnement d'un organisme. Chez l'embryon animal, par exemple, cette fonction permet aux cellules de même type de se regrouper en tissus et en organes. Elle détermine aussi le rejet des cellules étrangères par le système immunitaire, un mécanisme de

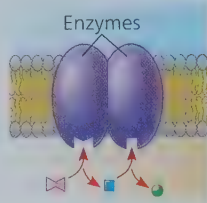
▼ **Figure 7.7** Quelques fonctions des protéines membranaires.

Souvent, une protéine membranaire remplit plusieurs fonctions.

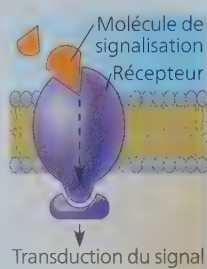
(a) Transport. À gauche Une protéine qui traverse la membrane de part en part peut constituer un canal hydrophile dans lequel s'écoule un seul type de soluté. À droite D'autres protéines de transport déplacent des substances d'un côté à l'autre de la membrane en changeant de forme (voir la figure 7.14b). Certaines protéines de transport hydrolysent l'ATP afin d'en tirer l'énergie nécessaire pour pomper des substances à travers la membrane.



(b) Activité enzymatique. Une protéine intramembranaire peut être une enzyme dont le site actif (l'endroit où le substrat se lie) se trouve exposé aux substances de la solution adjacente. Dans certains cas, la membrane comporte un alignement ordonné d'enzymes qui accomplissent les étapes d'un processus métabolique, selon une séquence déterminée.

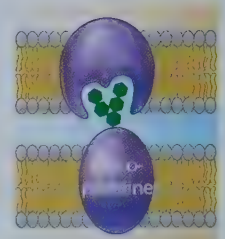


(c) Transduction des signaux. Une protéine membranaire (récepteur) peut porter un site de liaison dont la forme épouse celle d'un messenger chimique, comme une hormone. Le messenger externe (la molécule de signalisation) amène la protéine à changer de forme, lui permettant ainsi de transmettre le message à l'intérieur de la cellule, généralement en s'attachant à une protéine cytoplasmique (voir la figure 11.6).



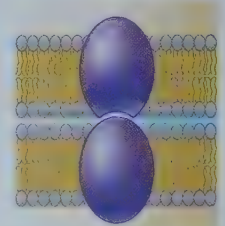
(d) Reconnaissance intercellulaire.

Certaines glycoprotéines servent à identifier les cellules et sont spécifiquement reconnues par les autres cellules. Ce type de lien intercellulaire est habituellement de plus courte durée que celui décrit en (e).



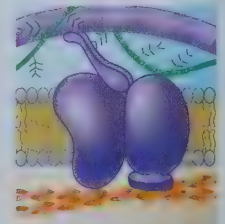
(e) Adhérence intercellulaire.

Les protéines intramembranaires des cellules adjacentes se lient et s'associent par l'intermédiaire de plusieurs types de jonctions, comme les jonctions ouvertes ou les jonctions serrées (voir la figure 6.30). Cette propriété permet la formation de tissus. Ce type de lien intercellulaire est plus durable que celui décrit en (d).



(f) Fixation au cytosquelette et à la matrice extracellulaire (MEC).

Des microfilaments ou d'autres éléments du cytosquelette s'unissent en établissant des liens non covalents avec les protéines membranaires. Cette fonction joue un rôle important dans le maintien de la forme cellulaire et dans la stabilité de certaines protéines intramembranaires. Les protéines qui adhèrent aux molécules de la MEC peuvent coordonner des changements extracellulaires ou intracellulaires (voir la figure 6.28).



HABILETÉS VISUELLES ► Certaines protéines transmembranaires peuvent se fixer à une molécule particulière de la MEC et, ensuite, transmettre un signal à l'intérieur de la cellule.

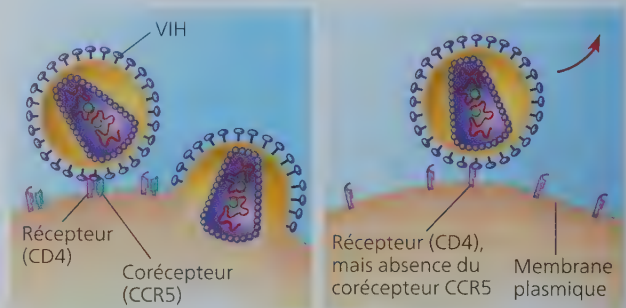
Utilisez les protéines montrées en (c) et en (f) pour expliquer comment se déroule ce processus.

défense important chez les vertébrés (voir le concept 43.1). Les cellules se reconnaissent entre elles en se liant aux molécules – comportant généralement des glucides – qui se trouvent à la surface du feuillet externe de leur membrane plasmique (voir la figure 7.7d).

Les glucides membranaires sont souvent de courtes chaînes ramifiées comptant moins de 15 monomères. Certains s'unissent aux lipides (**glycolipides**) par des liaisons covalentes, mais la plupart se lient à des protéines (**glycoprotéines**), également par covalence (voir la figure 7.3). On nomme *glycocalyx* la région collante du feuillet externe de la membrane formée de l'ensemble des glucides.

Les petits glucides associés au feuillet externe de la membrane plasmique varient selon les espèces, selon les individus d'une même espèce, voire selon les types de cellules d'un même organisme. Étant donné leur diversité et leurs différentes positions, on les considère comme des marqueurs qui permettent de distinguer les cellules, notamment celles des différents groupes sanguins. Par exemple, les quatre groupes sanguins chez l'humain (A, B, AB et O) reflètent des variations de la partie glucidique des glycoprotéines présentes à la surface des érythrocytes.

▼ **Figure 7.8** La génétique de la résistance au VIH.



a) Le VIH peut infecter une cellule portant le CCR5 sur sa surface membranaire, ce qui est le cas chez la plupart des gens.

b) Le VIH ne peut pas infecter une cellule qui ne porte pas le corécepteur CCR5 sur sa surface membranaire, ce qui est le cas chez les sujets résistants.

FAITES DES LIENS ► Étudiez les figures 2.16 et 5.17; chacune montre des paires de molécules en train de se lier. Quelle(s) caractéristique(s) du CCR5 permettrait(ent) au VIH de s'y lier? Comment une molécule médicamenteuse pourrait-elle empêcher cette liaison?

La synthèse et la structure asymétrique des membranes

Les couches extracellulaire et cytoplasmique des membranes se distinguent par leur organisation asymétrique. La composition lipidique particulière de ces deux couches de lipides peut différer et chaque protéine a une orientation particulière dans la membrane (voir la figure 7.6). La **figure 7.9** montre comment s'installe cette asymétrie. La disposition asymétrique des protéines, des lipides et de leurs glucides dans la membrane plasmique est déterminée au cours de la synthèse de la membrane par le réticulum endoplasmique (RE) et par le complexe golgien, qui font partie du réseau de membranes intracellulaires (voir la figure 6.15).

RETOUR SUR LE CONCEPT

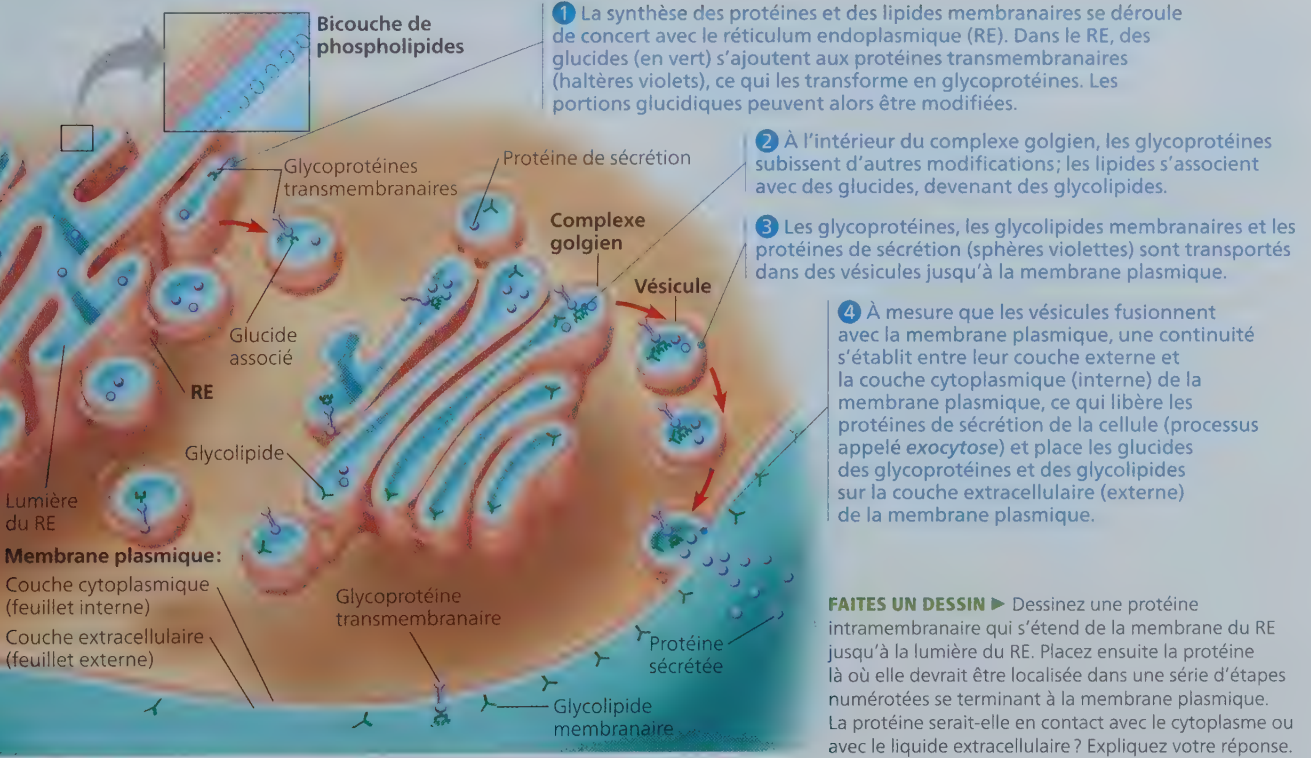
7.1

- 1. HABILITÉS VISUELLES** ► Les glucides sont liés à des protéines de la membrane plasmique dans le RE (voir la figure 7.9). De quel côté de la membrane de la vésicule les glucides se trouvent-ils durant le transport jusqu'à la surface de la cellule ?
- 2. ET SI ?** ► Quelle comparaison pouvez-vous faire entre les compositions lipidiques des membranes de deux herbes indigènes, l'une vivant dans le sol très chaud entourant une source thermale et l'autre vivant dans un sol plus froid ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ Figure 7.9 La synthèse des constituants membranaires et la détermination de leur orientation particulière dans la membrane.

La couche cytoplasmique (orange) de la membrane plasmique diffère de sa couche extracellulaire (aqua). Celle-ci naît de la couche interne du RE, du complexe golgien et des membranes vésiculaires.



CONCEPT 7.2

La perméabilité sélective des membranes résulte de leur structure

Une membrane biologique est un exemple merveilleux de structure supramoléculaire: ses propriétés dépassent celles des molécules qui la constituent. Il s'agit d'un bel exemple d'émergence. Tout le reste de ce chapitre traite de l'une des propriétés les plus importantes d'une membrane biologique: sa perméabilité sélective. Vous aurez encore une fois l'occasion de constater la corrélation entre structure et fonction. Le modèle de la mosaïque fluide vous aidera à comprendre le passage des substances à travers les membranes biologiques. Les notions concernant le transport membranaire revêtent une importance primordiale pour la compréhension du fonctionnement des êtres vivants.

De petites molécules et des ions traversent régulièrement la membrane plasmique dans les deux sens. Une cellule musculaire, par exemple, procède à de nombreux échanges chimiques avec le liquide extracellulaire. Elle laisse entrer les monosaccharides, les acides aminés et les autres nutriments, alors qu'elle fait sortir les sous-produits (déchets) du métabolisme. Elle laisse pénétrer les molécules d'oxygène (O_2) nécessaire à sa respiration et expulse les molécules de dioxyde de carbone (CO_2). Enfin, elle régularise ses concentrations en ions inorganiques monoatomiques (tels que H^+ , Na^+ , K^+ , Ca^{2+} et Cl^-) et en ions inorganiques polyatomiques (tels que NH_4^+ , OH^- , HCO_3^-) en leur faisant traverser la membrane plasmique dans un sens ou dans l'autre. Si la circulation intense peut porter à penser le contraire, la membrane n'en forme pas moins une barrière à la

perméabilité sélective : les substances ne la traversent pas toutes sans distinction. La cellule a la capacité d'admettre certains ions et petites molécules, et de refuser l'accès à d'autres.

La perméabilité de la bicouche phospholipidique

Les molécules hydrophobes (non polaires) comme les hydrocarbures, les lipides, le CO_2 et l' O_2 se dissolvent dans la bicouche de la membrane et la traversent lentement mais aisément, sans l'aide de protéines membranaires. Toutefois, la partie interne, hydrophobe, de la membrane empêche les ions et les molécules polaires, qui sont hydrophiles, de passer directement à travers la membrane. Les molécules polaires comme le glucose et d'autres sucres ne traversent que très lentement la bicouche phospholipidique ; même l'eau ne franchit pas facilement la bicouche, comparativement aux molécules non polaires. Un certain passage, toujours marginal, est toutefois possible en raison de la très petite taille de ces molécules, malgré leur polarité. L'eau arrive alors à se faufiler lentement entre les phospholipides d'une membrane très fluide (possédant peu de cholestérol). Avec leur revêtement aqueux (voir la figure 3.8), les ions et les molécules chargées (certains acides aminés, par exemple) ont encore plus de mal à franchir la partie interne, hydrophobe, de la membrane. De plus, le mécanisme de perméabilité sélective de la membrane cellulaire ne repose pas strictement sur la bicouche phospholipidique. La membrane plasmique renferme également des protéines qui jouent un rôle clé dans la régulation des transports.

Les protéines de transport

Certains ions et certaines molécules polaires ne peuvent pas traverser les membranes par eux-mêmes. Toutefois, ces substances hydrophiles peuvent éviter le contact avec la bicouche en traversant les membranes au niveau de leurs **protéines de transport**.

Certaines protéines de transport, les *canaux*, remplissent leur fonction en servant de canal hydrophile à différentes substances (voir la figure 7.7a, à gauche). Par exemple, le passage de molécules d'eau à travers la membrane de certaines cellules est grandement facilité par des canaux appelés **aquaporines** (voir la figure 7.1). Chaque aquaporine permet à plus de 3 milliards de molécules d'eau par seconde de passer à la queue leu leu dans son canal protéique, qui peut en contenir 10 à la fois. Sans les aquaporines qui accélèrent considérablement le processus, seule une petite partie de ces molécules d'eau traverseraient cette même zone de la membrane cellulaire en une seconde. D'autres protéines, les *transporteurs* et les *pompes*, se lient faiblement à leurs passagers et changent de forme de façon à les faire passer de l'autre côté de la membrane (voir la figure 7.7a, à droite).

Ces protéines peuvent transporter des molécules de plus grande taille que celles qui empruntent les canaux ; de plus, les transporteurs et les pompes sont généralement très sélectifs et ne permettent qu'à une seule substance (ou à un petit groupe de substances) de traverser la membrane. Par exemple, un transporteur de la membrane plasmique des érythrocytes transporte le glucose à travers la membrane 50 000 fois plus rapidement qu'il le ferait en l'absence de mécanisme. Ce « véhicule à glucose » est si spécifique qu'il ne transporte même pas le fructose, qui est pourtant un isomère structural du glucose. La perméabilité sélective de la membrane repose donc à la fois sur les

protéines de transport spécifiques qui y sont insérées et sur les propriétés chimiques de la bicouche de phospholipides.

Mais qu'est-ce qui détermine la *direction* des déplacements à travers la membrane ? Et quels mécanismes assurent le passage des molécules de part et d'autre de la membrane ? Dans la section suivante, nous répondrons à ces questions en étudiant deux modes de transport : le transport passif et le transport actif.

RETOUR SUR LE CONCEPT

7.2

1. Quelle propriété permet à l' O_2 et au CO_2 de traverser une bicouche de phospholipides sans l'aide des protéines membranaires ?
2. **HABILETÉS VISUELLES** ► Examinez la figure 7.2. Pourquoi les molécules d'eau ont-elles besoin d'une protéine de transport (l'aquaporine) pour traverser une membrane rapidement et en masse ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Les aquaporines bloquent le passage des ions hydronium (H_3O^+), mais certaines aquaporines permettent le passage du glycérol, un trialcool à trois atomes de carbone (voir la figure 5.9), et de l'eau. Sachant que la taille de l'ion hydronium est beaucoup plus proche de celle d'une molécule d'eau que de celle d'une molécule de glycérol, et sachant qu'elle ne peut pourtant pas traverser, comment pourrait s'expliquer cette sélectivité ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT

7.3

Le transport passif est la diffusion à travers une membrane sans dépense d'énergie

Les molécules possèdent un type d'énergie appelée énergie thermique provenant de leur mouvement perpétuel (voir le concept 3.2). La **diffusion**, soit la tendance que les substances ont à se répartir uniformément dans un milieu, découle de cette propriété. Le déplacement de chaque molécule se fait de façon aléatoire, mais la diffusion d'une *population* de molécules peut s'orienter dans une direction précise. Pour comprendre ce processus, imaginez qu'une membrane synthétique sépare de l'eau distillée d'une solution aqueuse de colorant. Étudiez attentivement la **figure 7.10a** pour saisir comment la diffusion amènerait les molécules de colorant à se répartir de part et d'autre de la membrane en concentration égale dans les deux solutions. Il s'ensuivrait alors un équilibre dynamique : le nombre de molécules de colorant traversant à chaque seconde la membrane vers la gauche serait à peu près égal au nombre de molécules de colorant qui la franchiraient en se dirigeant vers la droite.

Nous pouvons maintenant énoncer une règle de base de la diffusion : dans des conditions normales, une substance diffuse de l'endroit où elle est le plus concentrée vers l'endroit où elle l'est le moins. En d'autres termes, toute substance diffuse suivant son **gradient de concentration** – la zone le long de laquelle la densité d'une substance chimique augmente ou diminue (comme c'est le cas ici). Ce phénomène ne nécessite aucune autre énergie que celle des molécules en mouvement : la diffusion se produit spontanément. Remarquez que chaque substance se répand

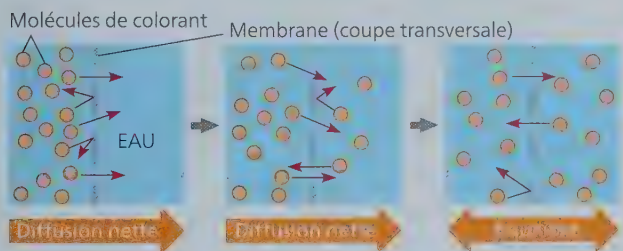
suivant son *propre* gradient de concentration, sans égard aux différences de concentration des autres substances (**figure 7.10b**).

Une bonne partie des échanges transmembranaires se fait par diffusion. Chaque fois qu'elle se trouve plus concentrée d'un côté de la membrane que de l'autre, une substance tend à diffuser, suivant son gradient de concentration, à travers la membrane (à condition que celle-ci lui soit perméable). L'absorption d'O₂ en vue de la respiration cellulaire constitue un excellent exemple de diffusion simple. L'O₂ dissous diffuse à travers la membrane plasmique vers l'intérieur de la cellule. Cela se poursuit tant que la respiration cellulaire le consomme, car le gradient de concentration favorise le mouvement dans cette direction.

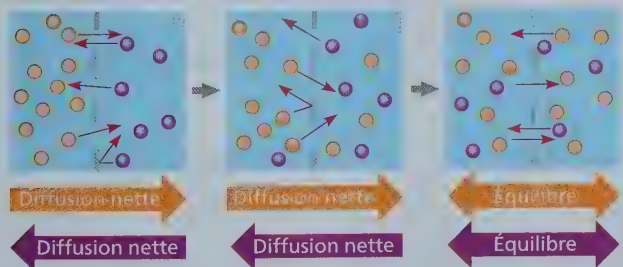
Ce processus est efficace en raison des dimensions microscopiques de la cellule: si elle était plus volumineuse, les distances à franchir seraient trop grandes et la vitesse avec laquelle se produit la diffusion ne pourrait répondre adéquatement aux besoins cellulaires (il a été démontré que le temps de diffusion est proportionnel au carré de la distance à franchir).

La diffusion d'une substance à travers une membrane biologique est un mode de **transport passif**, car elle ne requiert aucune dépense d'énergie de la part de la cellule. Le gradient de

▼ **Figure 7.10** La diffusion de solutés à travers une membrane synthétique. Les flèches de couleur sous les schémas montrent la diffusion nette des molécules de colorant de cette couleur.



(a) **Diffusion d'un soluté en milieu aqueux.** Les pores de la membrane sont assez grands pour laisser passer l'eau et les molécules de colorant dissoutes. Le mouvement aléatoire des molécules de colorant fait passer quelques molécules par les pores; cela se produit plus souvent du côté où il y a davantage de molécules de colorant. Le colorant diffuse de la zone où il est le plus concentré vers la zone où il est le moins concentré, c'est-à-dire suivant son gradient de concentration, et ce, jusqu'à l'équilibre dynamique. Les molécules de soluté continuent de traverser la membrane, mais à vitesse à peu près égale dans les deux directions.



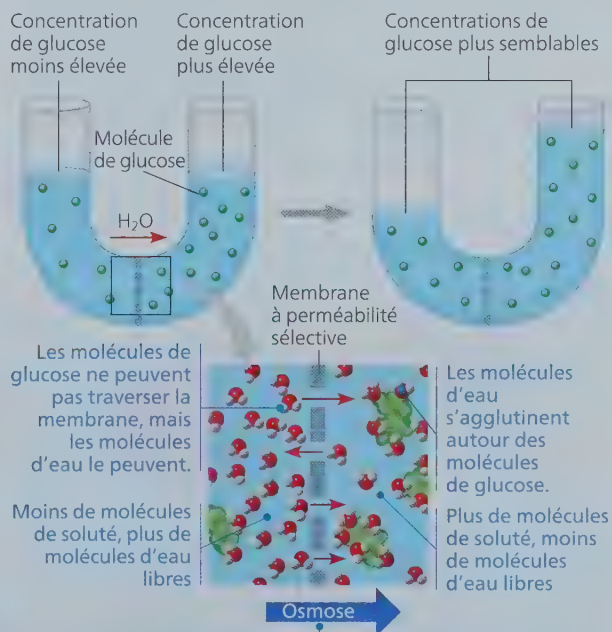
(b) **Diffusion simultanée de deux solutés en milieu aqueux.** Deux solutions de couleurs différentes sont séparées par une membrane perméable aux deux colorants. Les molécules de chaque colorant diffusent suivant leur propre gradient de concentration. Le colorant violet diffuse vers la gauche, même si la concentration totale des solutés était initialement plus forte à gauche qu'à droite.

concentration lui-même représente de l'énergie potentielle (voir le concept 2.2 et la figure 8.5b) et alimente la diffusion. Rappelez-vous, cependant, que les membranes ont une perméabilité sélective, ce qui influe sur la vitesse de diffusion des différentes molécules. Souvenez-vous que la présence d'aquaporines permet à l'eau de diffuser très rapidement à travers la membrane de certaines cellules, ce qui ne se produirait pas en leur absence. Le passage de l'eau à travers la membrane plasmique a des conséquences importantes pour les cellules.

Les effets de l'osmose sur l'équilibre hydrique

Pour voir comment interagissent deux solutions présentant des concentrations de solutés différentes, imaginez un récipient en forme de U dans lequel une membrane synthétique, dont la perméabilité est sélective, sépare deux solutions de glucose (**figure 7.11**). La membrane est perméable à l'eau parce que ses

▼ **Figure 7.11** L'osmose. Deux solutions de glucose de concentrations différentes sont séparées par une membrane dont la perméabilité est sélective. La membrane est perméable au solvant (l'eau), mais imperméable au soluté (le glucose). Les molécules d'eau se déplacent de manière aléatoire et peuvent traverser la membrane dans l'une ou l'autre direction, mais, dans l'ensemble, l'eau diffuse de la solution la moins concentrée en soluté (hypotonique) vers la solution la plus concentrée (hypertonique). Ce transport passif de l'eau, ou osmose, finit par rendre plus semblables les concentrations des solutions de glucose de chaque côté de la membrane. (En réalité, les concentrations ne deviennent pas exactement les mêmes, la pression de l'eau ayant un effet du côté le plus concentré, mais il est plus simple ici de ne pas élaborer plus avant.)



L'eau se déplace de la solution dont la concentration d'eau libre est la plus élevée vers la solution dont la concentration d'eau libre est la moins élevée (de la moins concentrée en soluté vers la plus concentrée en soluté).

HABILITÉS VISUELLES ► Si on ajoutait un colorant orangé capable de traverser la membrane dans le côté gauche du tube, comment serait-il distribué à la fin de l'expérience (voir la figure 7.10)? Le niveau des solutions contenues dans le tube serait-il modifié?

pores sont assez grands pour laisser traverser les molécules d'eau, mais imperméable au glucose parce que ses pores sont trop petits pour laisser passer les molécules de glucose. Cependant, l'agglomération des molécules d'eau autour des molécules de soluté hydrophiles fait en sorte que certaines molécules d'eau sont incapables de traverser la membrane; d'une certaine façon, elles sont accaparées par les molécules de soluté. Résultat : la solution dont la concentration de soluté est la plus élevée possède une plus faible concentration en eau libre. L'eau diffuse à travers la membrane de la solution dont la concentration en eau libre est la plus élevée (concentration de soluté plus faible) vers la solution dont la concentration en eau libre est la moins élevée (concentration de soluté plus élevée) jusqu'à ce que les concentrations soient plus égales de part et d'autre de la membrane. On appelle **osmose** la diffusion de l'eau libre à travers une membrane (artificielle ou cellulaire) à la perméabilité sélective. La diffusion de l'eau à travers les membranes cellulaires ainsi que l'équilibre hydrique entre la cellule et son milieu sont essentiels aux organismes. Appliquons maintenant aux cellules vivantes ce que nous venons d'apprendre à propos de l'osmose.

L'équilibre hydrique dans les cellules dépourvues de paroi cellulaire

Pour expliquer le comportement d'une cellule dans une solution, il faut tenir compte à la fois de la concentration de soluté et de la perméabilité de la membrane. Ces deux facteurs renvoient au concept de **tonicité**. La tonicité fait référence à la capacité d'une solution de permettre à l'eau d'entrer dans une cellule ou d'en sortir. La tonicité d'une solution dépend en partie de sa concentration de solutés incapables de traverser la membrane (solutés non pénétrants) par rapport à la concentration de ces solutés dans la cellule elle-même. S'il y a plus de solutés non pénétrants dans la solution, l'eau aura tendance à sortir de la cellule, et vice versa.

Si l'on immerge une cellule dépourvue de paroi cellulaire, par exemple une cellule animale, dans un milieu **isotonique**

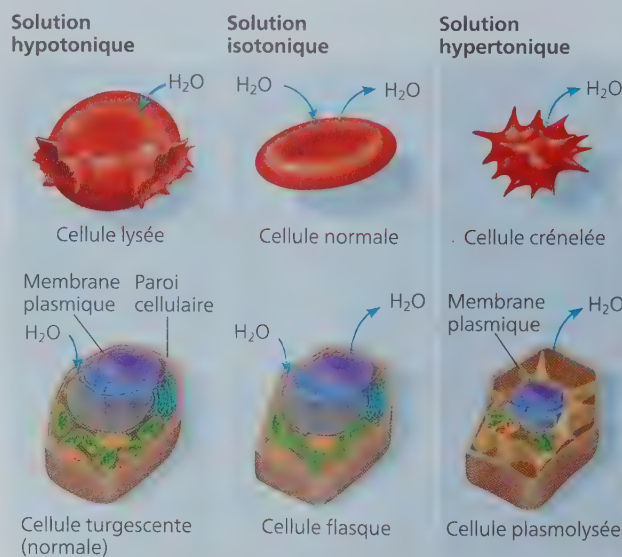
(*iso* signifie « même »), il n'y a pas de diffusion nette d'eau à travers la membrane plasmique. De l'eau traverse bien celle-ci, mais elle le fait autant dans un sens que dans l'autre. Bref, dans un milieu isotonique, le volume d'une cellule animale reste stable (**figure 7.12a**).

Par contre, dans une solution **hypertonique** (*hyper* signifie « plus », en l'occurrence plus de solutés non pénétrants), la cellule animale perd de l'eau, prend un aspect crénelé (ratatiné) et meurt. C'est pourquoi l'augmentation de la salinité d'un lac (causée par des déversements de neige usée, par exemple) peut tuer les animaux qui y vivent (si l'eau du lac devient hypertonique par rapport aux cellules des animaux, celles-ci se ratatinent et meurent). Précisons ici qu'une entrée d'eau excessive s'avère aussi dommageable pour une cellule animale qu'une importante perte d'eau. Si l'on place une cellule dans une solution **hypotonique** (*hypo* signifie « moins »), l'eau entre plus vite dans la cellule qu'elle n'en sort : la cellule enfle et se lyse (éclate) comme un ballon gonflé.

Une cellule dépourvue de paroi rigide ne peut tolérer les entrées ou les sorties d'eau excessives. Le problème de l'équilibre hydrique ne se pose pas si elle vit dans un milieu isotonique. Ainsi, beaucoup d'invertébrés marins sont isotoniques par rapport à l'eau de mer et les cellules de la plupart des animaux terrestres baignent dans un liquide isotonique (par rapport à ces cellules). Dans un milieu hypertonique ou hypotonique, les organismes dépourvus de paroi cellulaire doivent avoir acquis des adaptations qui leur permettent d'effectuer une **osmorégulation**, c'est-à-dire de réguler les concentrations de solutés et l'équilibre hydrique entre leur milieu et eux. Par exemple, l'eucaryote unicellulaire appelé paramécie (*Paramecium caudatum*) vit dans des eaux stagnantes hypotoniques. L'eau a tendance à entrer continuellement dans cette cellule. Cependant, la membrane plasmique de la paramécie est beaucoup moins perméable à l'eau que celle de la plupart des autres cellules. Notons que cette adaptation ne fait que ralentir l'entrée d'eau, qui est continue. Si la paramécie n'éclate pas, c'est parce qu'elle possède une

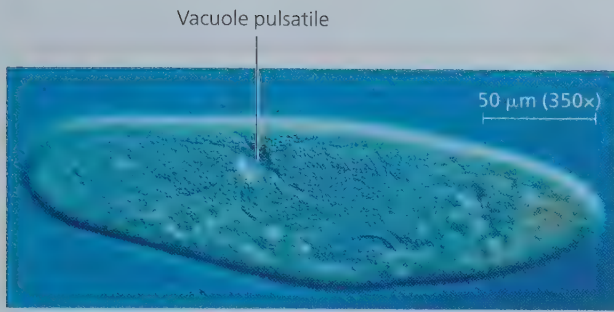
► Figure 7.12 L'équilibre hydrique dans les cellules.

Suivant qu'elles possèdent ou non une paroi cellulaire, les cellules réagissent différemment aux variations de concentration des solutés de leur milieu. **(a)** La cellule animale, comme cet érythrocyte, est dépourvue de paroi cellulaire. **(b)** La cellule végétale possède une paroi cellulaire. (Les flèches indiquent la diffusion nette de l'eau depuis l'immersion des cellules dans les solutions.)



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

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



▲ **Figure 7.13** La vacuole pulsatile chez la paramécie (*Paramecium caudatum*). La vacuole pulsatile recueille l'eau provenant de canaux dans le cytoplasme. Lorsqu'elle est remplie, la vacuole et les canaux se contractent et expulsent l'eau à l'extérieur de la cellule (MP).

vacuole pulsatile, un organite qui expulse l'eau à mesure qu'elle entre par osmose (figure 7.13). En revanche, les bactéries et les archées qui vivent dans des milieux hypersalins (excessivement salés; voir la figure 27.1) possèdent des mécanismes cellulaires qui permettent d'équilibrer les concentrations de solutés internes et externes afin que l'eau ne sorte pas de la cellule. Nous étudierons d'autres mécanismes d'osmorégulation chez les animaux au concept 44.1.

L'équilibre hydrique dans les cellules pourvues d'une paroi cellulaire

Les cellules des végétaux, des procaryotes, des eumycètes et de quelques eucaryotes unicellulaires sont entourées d'une paroi cellulaire (voir la figure 6.27). Lorsqu'elles se trouvent dans une solution hypotonique (dans de l'eau de pluie, par exemple), leur paroi cellulaire concourt à l'équilibre hydrique. Comme la cellule animale, la cellule végétale gagne de l'eau par osmose et enfle (figure 7.12b). Cependant, la paroi relativement inélastique ne se distend que jusqu'à un certain point, après quoi elle exerce sur la cellule une pression qui empêche l'eau d'entrer; c'est la *pression de turgescence*. La cellule est alors **turgescence** (très ferme). La turgescence est l'état idéal pour la plupart des cellules végétales; elle apporte d'ailleurs un soutien mécanique essentiel aux plantes non ligneuses qui ornent nos intérieurs. Si les cellules d'une plante baignent dans un milieu isotonique, il n'y a pas de diffusion nette de l'eau vers l'intérieur et elles deviennent **flasques**; la plante flétrit.

Par contre, si une cellule végétale baigne dans un milieu hypertonique, sa paroi n'est pas d'une grande utilité: la cellule perd de l'eau et rétrécit, comme le ferait une cellule animale dans les mêmes conditions. À mesure qu'elle se ratatine, sa membrane plasmique s'écarte de la paroi cellulaire en plusieurs endroits. Ce phénomène, appelé **plasmolyse**, fait flétrir la plante et peut être fatal. Les bactéries, les archées et les eumycètes subissent le même sort dans un milieu hypertonique.

La diffusion facilitée: un mode de transport passif facilité par des protéines

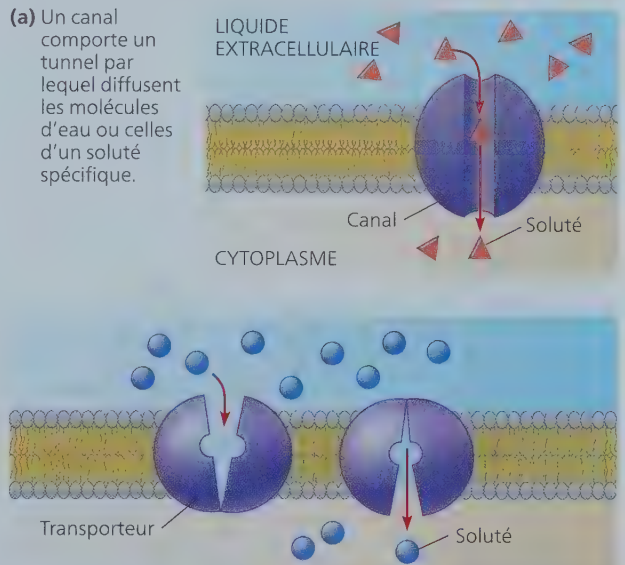
Examinons en détail comment l'eau et certains solutés hydrophiles traversent une membrane. Comme nous l'avons mentionné précédemment, beaucoup de molécules polaires ou plus ou moins polaires et les ions refoulés par la bicouche arrivent à

diffuser à l'intérieur de la cellule à l'aide des protéines de transport disséminées dans la membrane. On appelle ce phénomène **diffusion facilitée**. Les cytologistes ne savent pas encore exactement comment les protéines de transport facilitent la diffusion. La plupart de ces protéines sont très spécifiques; elles transportent seulement certaines substances et pas d'autres. Contrairement à la diffusion simple, la diffusion facilitée est un mouvement dont la vitesse atteint une limite; quand toutes les protéines de transport sont occupées, l'augmentation du gradient de concentration ne fera pas accélérer le processus.

On l'a vu, les trois types de protéines de transport sont les canaux, les transporteurs et les pompes. Les canaux sont des tunnels, de véritables couloirs hydrophiles, qui permettent aux molécules d'eau ou à des petits ions spécifiques de traverser très rapidement la membrane (figure 7.14a). Spécialisées dans le transport de l'eau, les aquaporines facilitent la diffusion massive d'eau qui se produit dans les cellules végétales et dans certaines cellules animales, comme les érythrocytes (voir la figure 7.12). Certaines cellules rénales possèdent également un grand nombre d'aquaporines, ce qui leur permet de réabsorber de l'eau de l'urine avant de l'excréter. Si les reins ne remplissaient pas cette fonction, vous élimineriez environ 180 L d'urine par jour et vous devriez boire la même quantité d'eau!

D'autres canaux, appelés canaux ioniques, assurent le transport des ions. De nombreux canaux ioniques fonctionnent comme des **canaux à ouverture contrôlée** (ou canaux à fonction active), qui s'ouvrent ou se ferment en réponse à un signal de nature chimique, mécanique ou électrique. Dans une cellule nerveuse, par exemple, le canal ionique s'ouvre en

▼ **Figure 7.14** La diffusion facilitée est effectuée par deux types de protéines de transport. Dans les deux cas, la protéine de transport peut déplacer le soluté dans une direction ou dans l'autre, la diffusion nette s'effectuant toujours suivant le gradient de concentration du soluté.



(b) Un transporteur oscille entre deux conformations; en changeant de forme, il déplace un soluté à travers la membrane.

réponse à un signal électrique, permettant aux ions potassium de quitter la cellule. (Voir le canal d'ions potassium au début de ce chapitre.) La cellule nerveuse peut ainsi continuer de fonctionner. D'autres canaux à ouverture contrôlée s'ouvrent ou se ferment lorsqu'une substance particulière, autre que celle qui doit être transportée (signal chimique), se lie à eux. Ces canaux à ouverture contrôlée jouent un rôle important dans le fonctionnement du système nerveux, comme vous le verrez aux concepts 48.2 et 48.3.

Les transporteurs (comme le véhicule à glucose mentionné plus haut) semblent subir un changement de forme subtil qui transfère le site de liaison d'un côté à l'autre de la membrane (figure 7.14b). Ce changement de forme peut être déclenché par la liaison et la libération de la molécule transportée. Comme les canaux ioniques, les transporteurs participant à la diffusion facilitée entraînent la diffusion nette d'une substance suivant

son gradient de concentration. Aucune énergie n'est requise; il s'agit d'un transport passif. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous interprétez des données obtenues lors d'une expérience au sujet du transport du glucose.

RETOUR SUR LE CONCEPT 7.3

1. Selon vous, comment la cellule se débarrasse-t-elle du CO_2 produit par la respiration cellulaire ?
2. **ET SI ?** ► Si une paramécie passe d'un milieu hypotonique à un milieu isotonique, l'activité de sa vacuole pulsatile va-t-elle augmenter ou diminuer ? Pourquoi ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

HABILETÉS SCIENTIFIQUES

Interpréter un diagramme de dispersion représentant deux ensembles de données

■ L'ÂGE INFLUE-T-IL SUR L'ABSORPTION DU GLUCOSE PAR LES CELLULES ? ■

Le glucose, source d'énergie importante pour les animaux, est transporté dans les cellules par des transporteurs au moyen de la diffusion facilitée. Dans cet exercice, vous interprétez un graphique qui représente deux ensembles de données provenant d'une expérience sur l'absorption du glucose par des érythrocytes de cobayes de divers âges, en fonction du temps. Vous déterminerez si le taux d'absorption du glucose par les érythrocytes varie avec l'âge des cobayes.

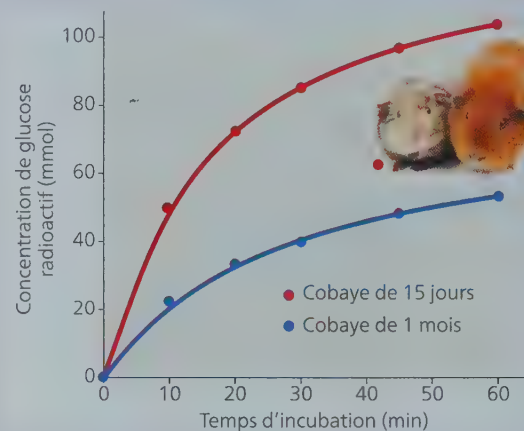
■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont incubé des érythrocytes de cobayes dans une solution de glucose radioactif à 300 mmol, dont le pH était de 7,4 et la température, de 25 °C. Toutes les 10 ou 15 minutes, les chercheurs prélevaient un échantillon de cellules et mesuraient la concentration de glucose radioactif à l'intérieur de ces cellules. Les cellules provenaient soit d'un cobaye âgé de 15 jours, soit d'un cobaye âgé de 1 mois.

■ **RÉSULTATS** ■ Lorsqu'on a deux ensembles de données, comme ici, il peut être utile de tracer les deux courbes dans le même graphique afin de faciliter la comparaison. Dans le graphique ci-contre, chaque ensemble de points (de la même couleur) forme un *diagramme de dispersion*. Sur chaque tracé, chaque point représente deux valeurs numériques, c'est-à-dire une pour chaque variable. Pour chaque ensemble de données, on a tracé la courbe la mieux ajustée aux points afin de dégager les tendances. (Pour plus d'information sur les diagrammes, voir l'appendice F.)

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Assurez-vous d'abord que vous comprenez bien les différentes parties du diagramme. (a) Quelle variable est la variable indépendante, c'est-à-dire la variable que les chercheurs ont *manipulée* ? (d) Quelle variable est la variable dépendante, c'est-à-dire la variable qui variait en fonction du traitement et que les chercheurs ont *mesurée* ? (c) Que représentent les points rouges ? (d) Que représentent les points bleus ?
2. À partir des points du diagramme, construisez un tableau de données. Nommez la colonne de gauche «Temps d'incubation (min)».

Absorption du glucose par les érythrocytes des cobayes, en fonction du temps



Source des données: T. Kondo et E. Beutler, Developmental changes in glucose transport of guinea pig erythrocytes, *Journal of Clinical Investigation* 65: 1-4 (1980).

3. Que montre le diagramme ? Indiquez les ressemblances et les différences entre l'absorption du glucose par les érythrocytes des cobayes âgés de 15 jours et de 1 mois.
4. Formulez une hypothèse qui pourrait expliquer la différence entre l'absorption du glucose par les érythrocytes des cobayes âgés de 15 jours et de 1 mois. (Demandez-vous comment le glucose entre dans les cellules.)
5. Concevez une expérience qui permettrait de vérifier votre hypothèse.

Le transport actif utilise de l'énergie pour déplacer des solutés à l'encontre de leur gradient de concentration

Malgré l'intervention d'une protéine de transport, on considère la diffusion facilitée comme un mode de transport passif, car le soluté transporté suit son gradient de concentration, ce qui n'exige aucune énergie. La diffusion facilitée accélère le transport d'un soluté en ouvrant un corridor spécifique dans la membrane, mais elle ne modifie pas la direction du déplacement. Il existe cependant des protéines de transport qui peuvent aller à l'encontre du gradient de concentration du soluté et acheminer celui-ci du côté de la membrane où il est le moins concentré (que ce soit le côté interne ou le côté externe) vers le côté où il est le plus concentré.

L'énergie nécessaire au transport actif

Pour faire passer une substance à travers une membrane à l'encontre du gradient de concentration, la cellule doit dépenser de l'énergie, c'est-à-dire de l'ATP. Par conséquent, cette forme de transport membranaire s'appelle **transport actif**. Les protéines de transport qui déplacent des solutés à l'encontre d'un gradient de concentration sont toutes des pompes, de structure semblable aux transporteurs, et non des canaux. En effet,

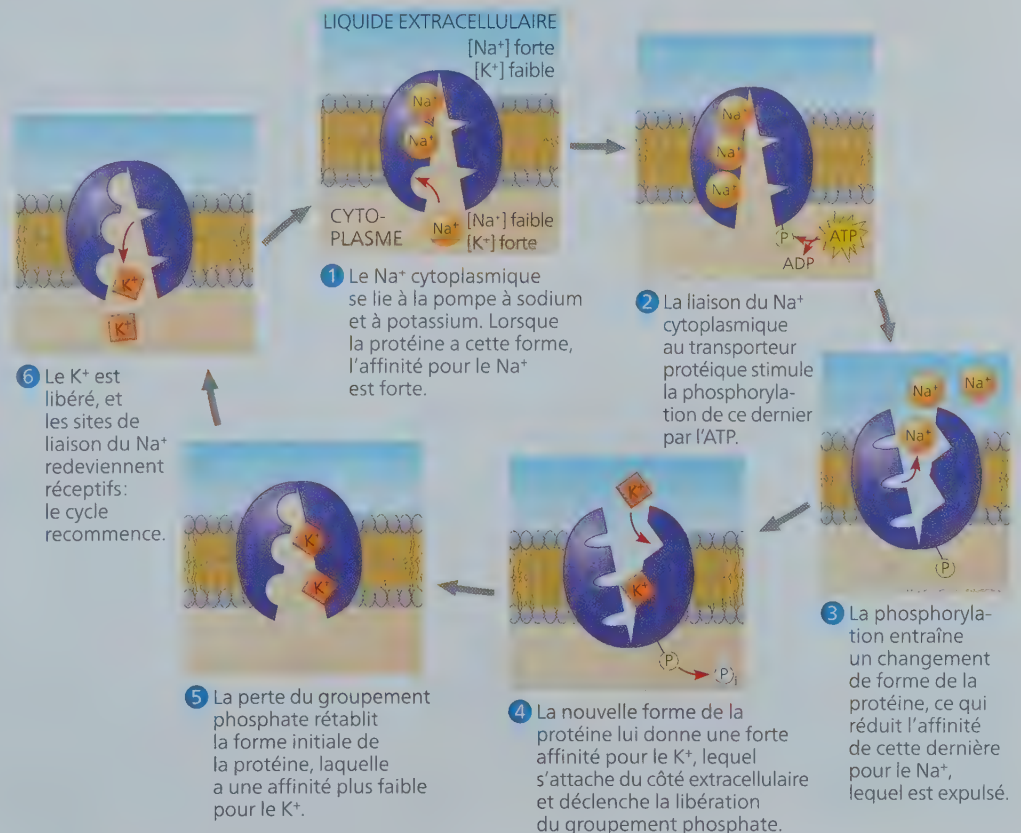
lorsqu'ils sont ouverts, les canaux ne font que diffuser les solutés selon leur gradient de concentration, et non en sens inverse.

Le transport actif permet à la cellule de maintenir des concentrations intracellulaires différentes des concentrations extracellulaires. Par exemple, la cellule animale possède une concentration d'ions potassium (K^+) beaucoup plus élevée que celle du milieu environnant, alors que sa concentration d'ions sodium (Na^+) est beaucoup plus faible. La membrane plasmique maintient ces fortes différences de gradients en expulsant le Na^+ de la cellule et en y pompant du K^+ .

Comme dans le cas d'autres formes de travail cellulaire, c'est l'ATP qui fournit l'énergie nécessaire au processus en cédant son groupement phosphate terminal à la protéine de transport. Ce transfert entraîne un changement dans la conformation de la protéine. Grâce à ce phénomène, le soluté faiblement lié à la protéine est transporté de l'autre côté de la membrane. Il semble que la **pompe à sodium et à potassium** (pompe à Na^+K^+), qui échange du Na^+ contre du K^+ en faisant passer ceux-ci à travers les membranes des cellules animales, fonctionne de cette façon (**figure 7.15**). Cette pompe consiste en une protéine formée de sept hélices transmembranaires, soit une structure analogue à celle de la bactériorhodopsine présentée plus haut (voir la figure 7.6). Son fonctionnement, d'une importance capitale pour les cellules, consomme environ le tiers de leur puissance énergétique totale. Outre la pompe à Na^+K^+ , on trouve dans les membranes des pompes à H^+ , à H^+K^+ , à Ca^{2+} , à Cl^- , et d'autres encore. La **figure 7.16** compare les transports passif et actif.

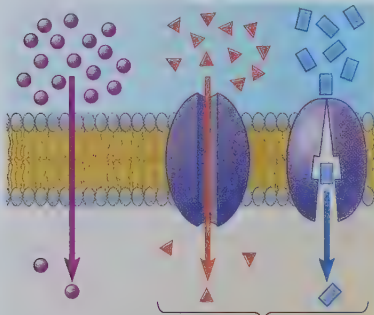
► Figure 7.15 Un cas particulier de transport actif: la pompe à sodium et à potassium.

La pompe à sodium et à potassium transporte des ions à l'encontre de leur gradient de concentration. La concentration d'ions sodium (représentée par $[Na^+]$) est élevée à l'extérieur de la cellule et faible à l'intérieur, tandis que la concentration d'ions potassium, $[K^+]$, est faible à l'extérieur de la cellule et élevée à l'intérieur. Oscillant entre deux formes au cours de son cycle, la pompe protéique (soit la protéine de transport) expulse trois ions Na^+ (étapes 1 à 3) chaque fois qu'elle fait entrer deux ions K^+ (étapes 4 à 6). Les deux formes ont des affinités de liaison différentes pour le Na^+ et le K^+ . L'hydrolyse de l'ATP alimente les changements de forme de cette protéine de transport en la phosphorylant, c'est-à-dire en lui cédant un groupement phosphate.



▼ **Figure 7.16** Une révision: comparaison entre les modes de transport actif et passif.

Transport passif. Les substances diffusent spontanément suivant leur gradient de concentration. Leur transport ne nécessite aucune dépense d'énergie métabolique (ATP) de la part de la cellule. La vitesse de la diffusion peut être considérablement accrue par les protéines de transport se trouvant dans la membrane.



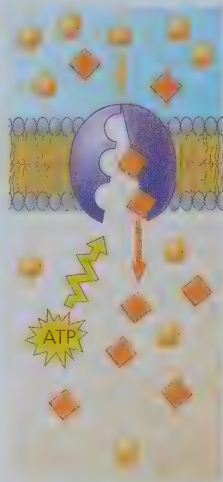
Diffusion simple.

Les molécules hydrophobes ainsi que de très petites molécules polaires non ionisées (par exemple, l'eau, mais à une vitesse moindre) diffusent à travers la bicouche.

Diffusion facilitée.

De nombreuses substances hydrophiles diffusent rapidement à travers la membrane avec l'aide des canaux (à gauche) ou des transporteurs (à droite).

Transport actif. Certaines protéines de transport agissent à la manière d'une pompe: elles transfèrent des substances de part et d'autre de la membrane à l'encontre de leur gradient de concentration (ou gradient électrochimique). L'hydrolyse de l'ATP alimente habituellement ce processus.



HABILITÉS VISUELLES ► Décrivez la direction du mouvement de chacun des solutés de l'image de droite, et dites s'il suit son gradient de concentration ou s'il va contre lui.

Le maintien du potentiel de membrane par les pompes ioniques

Toutes les membranes déterminent une différence de potentiel électrique (ou tension) entre le milieu externe et le milieu interne des cellules. En fait, elles jouent le rôle d'un condensateur, c'est-à-dire d'un dispositif qui emmagasine les charges et qui génère un potentiel électrique. Cette tension représente l'énergie potentielle électrique qui naît de la séparation de charges opposées (voir le concept 2.2, qui traite du gradient électrique). La couche cytoplasmique (interne) porte une charge négative par rapport au liquide extracellulaire, car les anions et les cations sont inégalement répartis entre les deux couches de la membrane. La différence de potentiel électrique existant de part et d'autre d'une membrane, appelée **potentiel de membrane**, varie de -50 à -200 mV (millivolts). (Le signe moins indique que l'intérieur de la cellule est négatif par rapport à l'extérieur.)

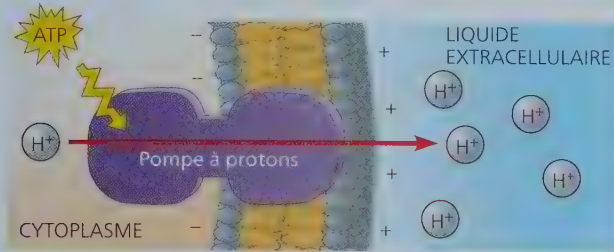
Le potentiel de membrane se comporte comme une pile et il influe sur le passage de toutes les substances chargées à travers la membrane: il favorise l'entrée des cations et la sortie des anions. Les cations pénètrent plus facilement dans la cellule parce que l'intérieur de celle-ci est négatif, contrairement au milieu extracellulaire. En résumé, deux forces président au

transport passif (diffusion) des ions à travers les membranes: l'énergie associée au gradient de concentration des ions et le potentiel électrique, qui produit une attraction des cations vers l'intérieur de la cellule et une attraction des anions vers l'extérieur. Cette combinaison de forces influant sur les ions est appelée **gradient électrochimique**.

Dans le cas des ions, on ne devrait pas dire qu'ils diffusent toujours suivant leur gradient de concentration, mais plutôt qu'ils se déplacent suivant leur gradient électrochimique (certains auteurs considèrent même que le terme *diffusion* ne devrait pas s'appliquer aux mouvements des ions). La concentration intracellulaire de Na^+ d'un neurone au repos, par exemple, est beaucoup moins élevée que la concentration extracellulaire de Na^+ . Lorsque le neurone est stimulé, les canaux ioniques qui facilitent la diffusion de Na^+ s'ouvrent. Ces ions se déplacent suivant leur gradient électrochimique. Ce déplacement est influencé à la fois par le gradient de concentration de Na^+ et par le gradient électrique qui attire les cations vers le côté de la membrane chargé négativement, c'est-à-dire vers l'intérieur du neurone. Dans cet exemple, les apports électriques et chimiques au gradient électrochimique agissent dans la même direction à travers la membrane, mais ce n'est pas toujours le cas. Lorsque les forces électriques du potentiel de membrane s'opposent à la simple diffusion d'un ion suivant son gradient de concentration, le transport actif peut devenir nécessaire. Aux concepts 48.2 et 48.3, nous reviendrons sur le rôle des gradients électrochimiques et des potentiels de membrane dans la transmission des signaux nerveux.

Plusieurs facteurs contribuent au potentiel de membrane d'une cellule. Au pH cellulaire, les protéines et d'autres macromolécules portent une charge négative. Ces gros anions se trouvent emprisonnés dans la cellule et contribuent faiblement à son potentiel de membrane. Quant aux protéines membranaires qui transportent activement des ions, elles ont un effet plus marqué sur ce potentiel. Tel est le cas de la pompe à sodium et à potassium. La figure 7.15 montre qu'elle n'échange pas un ion Na^+ contre un ion K^+ : elle rejette plutôt trois ions Na^+ chaque fois qu'elle fait entrer deux ions K^+ . Au rythme de 100 fois par seconde, chaque cycle de cette pompe transfère une charge positive du cytoplasme vers le liquide extracellulaire. Ce pompage aide le cytosol proche de la membrane à garder une charge négative, et le liquide extracellulaire situé à proximité de la membrane à garder une charge positive. Ce processus emmagasine l'énergie sous forme de potentiel électrique. Une protéine de transport qui engendre un potentiel électrique de part et d'autre d'une membrane se nomme **pompe électrogène**. Il semble que la pompe à sodium et à potassium soit la principale pompe électrogène des cellules animales. Chez les végétaux, les bactéries, les archées et les eumycètes, la principale pompe électrogène est une **pompe à protons** qui transporte activement des protons (ions H^+) hors de la cellule. Ce pompage d'ions H^+ transfère des charges positives du cytoplasme vers la solution extracellulaire (figure 7.17). En générant un potentiel électrique de part et d'autre des membranes, les pompes électrogènes créent une réserve d'énergie pouvant servir au travail cellulaire. La formation d'ATP lors de la respiration cellulaire est d'ailleurs une utilisation importante du gradient de protons dans une cellule, comme nous le verrons au concept 9.4. Le *cotransport*, une autre forme de transport membranaire, dépend aussi du gradient de protons.

▼ **Figure 7.17 La pompe électrogène.** La pompe à protons, la principale pompe électrogène des végétaux, des eumycètes, des archées et des bactéries, est un exemple de protéine membranaire qui crée une réserve d'énergie en engendrant un potentiel électrique (à la suite d'une séparation des charges) de part et d'autre de la membrane. Alimentée par l'hydrolyse de l'ATP, la pompe véhicule des charges positives sous forme de protons (H^+). Le potentiel électrique et le gradient de concentration d' H^+ constituent une double source d'énergie que la cellule utilise pour alimenter d'autres processus, tels que le transport de certains nutriments.



Le cotransport: un transport couplé par une protéine membranaire

Un soluté présent à différentes concentrations dans une membrane peut produire du travail en traversant la membrane par diffusion descendante suivant son gradient de concentration, tout comme l'eau pompée vers le haut d'une pente peut produire du travail en descendant celle-ci. Par un mécanisme appelé **cotransport**, une protéine de transport, ou cotransporteur, agissant à la fois comme un transporteur et comme une pompe, couple la diffusion « descendante » de cette substance au transport « ascendant » d'une seconde substance qui se déplace contre son gradient de concentration. Par exemple, chez la cellule végétale, le gradient électrochimique engendré par sa pompe à protons, elle-même alimentée par l'hydrolyse de l'ATP, participe au transport des acides aminés, de certains glucides et d'autres nutriments vers l'intérieur de la cellule. Dans l'exemple montré à la **figure 7.18**, un cotransporteur couple le retour des protons dans la cellule au transport du saccharose. Elle déplace donc simultanément (cotransport) deux solutés différents. Le saccharose est importé dans la cellule à l'encontre de son gradient de concentration, à condition qu'il se déplace en compagnie d'un proton qui, lui, suit son gradient électrochimique (maintenu par la pompe à protons). Ce mécanisme permet aux végétaux d'acheminer le saccharose produit par photosynthèse vers des cellules spécialisées situées dans les nervures des feuilles. Un tissu conducteur le distribue ensuite aux organes non photosynthétiques de la plante qui ne fabriquent pas leur propre énergie, tels que les fruits et les racines. Dans cet exemple, le cotransport est de type *symport*, car le transport des deux substances (proton et saccharose) se fait dans la même direction. Dans d'autres types de cotransport, les deux substances transportées se déplacent en direction opposée: on parle alors de transport *antiport*. C'est le cas, par exemple, des ions bicarbonate (HCO_3^-) et des ions chlorure (Cl^-) quand ils traversent la membrane d'un érythrocyte.

Ce que nous savons sur les protéines de cotransport, l'osmose et l'équilibre hydrique dans les cellules animales a permis d'améliorer le traitement de la déshydratation due à la diarrhée,

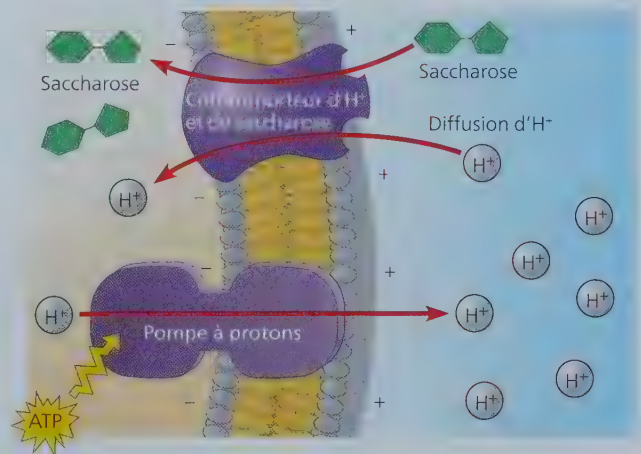
un problème grave, très répandu dans les pays en voie de développement. Normalement, le sodium du contenu intestinal est réabsorbé dans le côlon pour maintenir constant son taux dans l'organisme, mais l'expulsion trop rapide du contenu intestinal empêche cette réabsorption et le taux de sodium chute rapidement. Le traitement consiste à faire boire au malade une solution à forte concentration en glucose et en sel ($NaCl$). Les cotransporteurs sodium-glucose qui se trouvent à la surface des cellules intestinales captent les solutés et les acheminent dans le sang. Si simple soit-il, ce traitement a diminué de beaucoup la mortalité infantile dans le monde.

RETOUR SUR LE CONCEPT 7.4

1. Les pompes à sodium et à potassium aident les cellules nerveuses à créer une différence de potentiel électrique dans leur membrane. Ces pompes utilisent-elles de l'ATP ou en produisent-elles ? Expliquez.
2. **HABILITÉS VISUELLES** ► Comparez la pompe à sodium de la figure 7.15 avec le cotransporteur de la figure 7.18. Expliquez pourquoi la pompe à sodium et à potassium n'est pas considérée comme un cotransporteur.
3. **FAITES DES LIENS** ► Revoyez les caractéristiques du lysosome (voir le concept 6.4). Compte tenu de la nature du milieu interne d'un lysosome, quelle protéine de transport peut-on s'attendre à voir dans sa membrane ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ **Figure 7.18 Le cotransport: un mode de transport actif alimenté par un gradient de concentration.** Une protéine de transport spéciale, comme ce cotransporteur d' H^+ et de saccharose (en haut), est capable d'utiliser la diffusion d' H^+ suivant son gradient électrochimique dans la cellule pour alimenter le transport de saccharose. (La paroi cellulaire n'est pas illustrée.) Le schéma montre une pompe à protons (en bas), bien que, techniquement, elle ne fait pas partie du processus de transport. Des protons sont concentrés à l'extérieur de la cellule. Il en résulte un gradient d' H^+ qui représente l'énergie emmagasinée utilisable pour le transport actif d'une substance, dans ce cas-ci le saccharose. Par conséquent, l'hydrolyse de l'ATP fournit indirectement l'énergie nécessaire au cotransport.



Les macromolécules et les particules traversent la membrane plasmique par exocytose et endocytose

Comme nous venons de le voir, l'eau et les petits solutés diffusent vers l'intérieur ou vers l'extérieur de la cellule en traversant directement la bicouche de la membrane, pompés ou déplacés par les protéines de transport. Les macromolécules (comme les protéines et les polysaccharides) et les plus grosses particules traversent généralement la membrane emballées dans des vésicules. Comme le transport actif, ces processus exigent de l'énergie.

L'exocytose

Comme vous l'avez vu à la figure 6.15, la cellule sécrète des macromolécules en fusionnant des vésicules de sécrétion avec la membrane plasmique au cours d'un processus appelé **exocytose**. Durant l'exocytose, le cytosquelette transporte vers la membrane plasmique une vésicule de sécrétion qui s'est détachée du complexe golgien. Lorsque la membrane de la vésicule et la membrane plasmique entrent en contact, des protéines spécifiques réarrangent les molécules phospholipidiques des deux bicouches. Les membranes fusionnent et deviennent continues, et le contenu de la vésicule se déverse à l'extérieur de la cellule (voir la figure 7.9, étape 4).

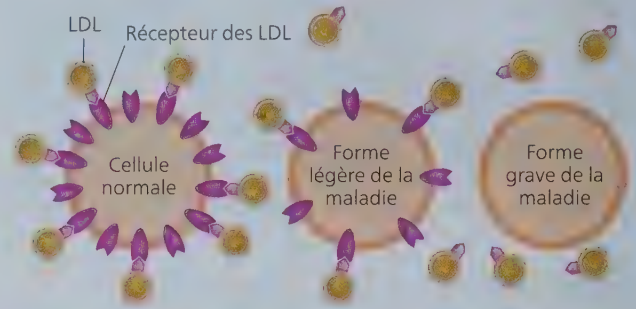
Baucoup de cellules de sécrétion exportent leurs produits par exocytose. Ainsi, les cellules pancréatiques productrices d'insuline et les cellules de la paroi intestinale qui produisent du mucus utilisent ce processus pour déverser leurs sécrétions dans le liquide extracellulaire et dans la lumière de l'intestin. De même, les neurones recourent à l'exocytose pour libérer les neurotransmetteurs qui stimulent d'autres neurones ou des cellules musculaires. Les cellules végétales font également appel à ce mécanisme lorsqu'elles élaborent leur paroi cellulaire : des vésicules de sécrétion en provenance du complexe golgien transportent des protéines et des glucides vers l'extérieur de la membrane plasmique.

L'endocytose

Dans l'**endocytose**, la cellule fait entrer des macromolécules et des particules en formant de nouvelles vésicules à même sa membrane plasmique. L'endocytose est un processus qui semble l'inverse de l'exocytose, bien que les protéines participant à l'endocytose soient différentes de celles qui interviennent dans l'exocytose. D'abord, une portion de la membrane plasmique s'invagine et forme une poche. Ensuite, cette invagination s'approfondit, se détache de la membrane plasmique et forme dans le cytoplasme une vésicule remplie de matière provenant de l'extérieur de la cellule. Étudiez attentivement la **figure 7.19** pour bien comprendre chacune des trois formes d'endocytose : la phagocytose (du grec *phagein*, « manger », et *cytos*, « cellule »), la pinocytose (du grec *pinein*, boire) et l'endocytose par récepteur interposé.

Les cellules humaines utilisent le processus de l'endocytose par récepteur interposé pour absorber du cholestérol et synthétiser

leurs membranes et d'autres stéroïdes. Le sang transporte le cholestérol sous forme de complexes moléculaires de lipides et de protéines appelés lipoprotéines de basse densité, ou LDL. Ces particules se lient aux récepteurs membranaires des LDL, puis pénètrent dans les cellules par endocytose. Chez les humains atteints d'hypercholestérolémie familiale, une maladie héréditaire caractérisée par une très forte concentration de cholestérol dans le sang, les récepteurs auxquels devraient se lier les lipoprotéines de basse densité sont défectueux ou manquants, empêchant toute fixation à la membrane au niveau du puits :



Ne pouvant donc pénétrer dans les cellules, le cholestérol s'accumule dans le sang, ce qui contribue à l'athérosclérose, autrement dit à la formation de dépôts lipidiques sur la paroi des vaisseaux sanguins. Ces dépôts rendent les vaisseaux plus étroits et, par le fait même, entravent la circulation du sang, augmentant ainsi les risques de maladies cardiovasculaires comme l'infarctus du myocarde et l'accident vasculaire cérébral (AVC).

L'endocytose et l'exocytose fournissent également à la membrane plasmique un moyen de se renouveler. Ces processus s'effectuent continuellement dans la plupart des cellules eucaryotes, même si la quantité de membrane plasmique des cellules matures varie peu à long terme. L'ajout de membrane consécutif à l'exocytose compense la perte résultant de l'endocytose.

Notre étude des membranes a révélé le caractère indispensable du travail cellulaire et de l'énergie. Dans les trois chapitres qui suivent, nous montrerons de manière plus approfondie comment les cellules obtiennent l'énergie chimique nécessaire à leur fonctionnement.

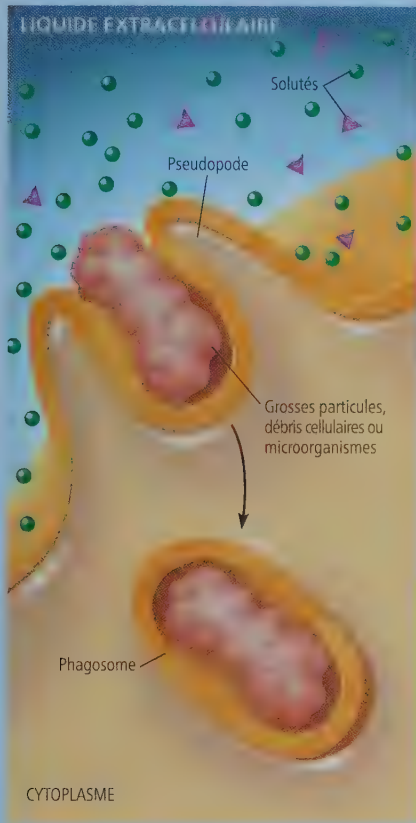
RETOUR SUR LE CONCEPT

7.5

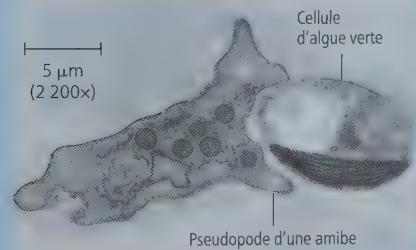
1. Lorsqu'une cellule grossit, sa membrane plasmique croît également. Ce processus relève-t-il de l'endocytose ou de l'exocytose ? Expliquez.
2. **FAITES UN DESSIN** ► Reportez-vous à la figure 7.9 et encerlez une zone de la membrane plasmique qui provient d'une vésicule ayant participé à l'exocytose.
3. **FAITES DES LIENS** ► Dans le concept 6.7, vous avez appris que les cellules animales fabriquent une matrice extracellulaire (MEC). Décrivez le processus cellulaire de synthèse et de dépôt d'une glycoprotéine de la MEC.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Phagocytose



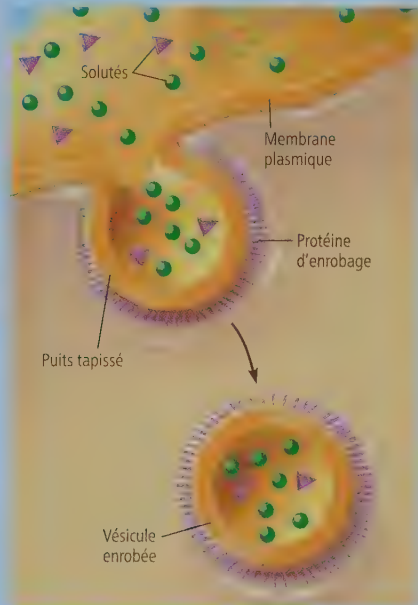
Au cours de la **phagocytose**, une cellule laisse entrer une particule en l'entourant de ses pseudopodes et l'« emballage » dans un sac membranaire appelé phagosome. Celle-ci fusionne avec un lysosome rempli d'enzymes hydrolytiques qui digèrent la particule (voir la figure 6.13).



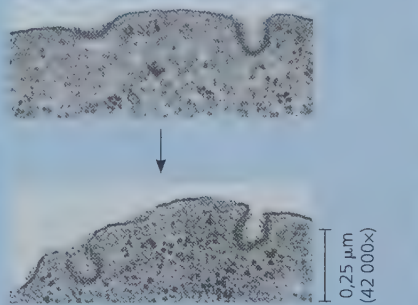
Amibe ingérant une cellule d'algue verte par phagocytose (MET).

HABILETÉS VISUELLES ► Utilisez les échelles graphiques pour estimer (a) le diamètre du phagosome qui se formera autour de la cellule d'algue verte (micrographie à gauche) et (b) le diamètre de la vésicule enrobée (micrographie en bas à droite). (c) Laquelle des deux structures est la plus grande, et de combien de fois ?

Pinocytose

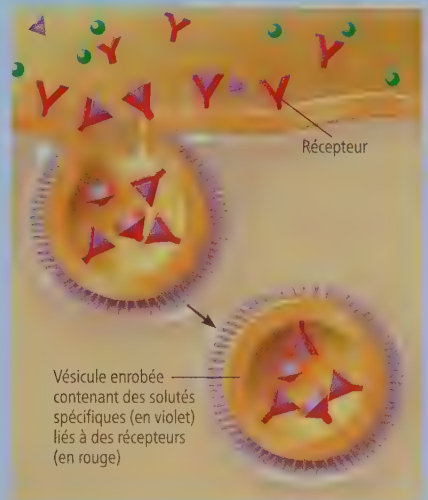


Dans la **pinocytose**, la cellule absorbe continuellement des gouttelettes de liquide extracellulaire dans de minuscules vésicules formées par des invaginations de la membrane plasmique. La cellule recueille ainsi les molécules dissoutes dans les gouttelettes. Comme tous les solutés présents dans les gouttelettes sont englobés sans discrimination, la pinocytose telle qu'illustrée ici ne constitue pas une forme de transport sélectif. Dans de nombreux cas, comme ici, les régions de membrane plasmique qui forment des vésicules sont recouvertes, sur leur face cytoplasmique, d'une couche duveteuse de protéine d'enrobage ; les « puits » et les vésicules ainsi formés sont dits « tapissés » et « enrobés », respectivement.

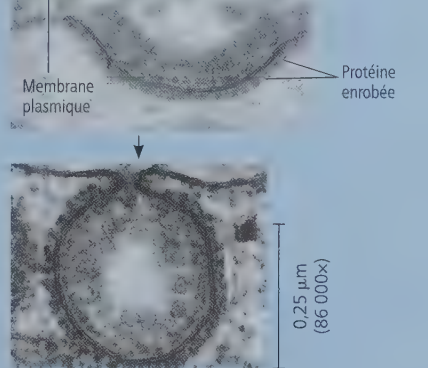


La micrographie électronique montre des vésicules en cours de formation (MET).

Endocytose par récepteur interposé



L'**endocytose par récepteur interposé** est un type spécialisé de pinocytose qui permet à la cellule de faire entrer rapidement de grandes quantités de substances spécifiques, même si ces dernières ne sont pas très concentrées dans le liquide extracellulaire. Des protéines enchâssées dans la membrane comportent des sites récepteurs exposés au liquide extracellulaire auxquels se lient des solutés spécifiques. Ensuite, les protéines réceptrices s'agglomèrent dans des puits tapissés. Chaque puits tapissé se referme ensuite sur lui-même pour former une vésicule enrobée contenant les molécules liées. Le schéma montre seulement les molécules liées (triangles violets) dans la vésicule, mais d'autres molécules provenant du milieu extracellulaire sont présentes. Une fois les substances libérées des vésicules, les récepteurs retournent à la membrane plasmique par les mêmes vésicules.



En haut : puits tapissé.
En bas : vésicule enrobée en formation durant l'endocytose par récepteur interposé (MET).



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 7.1

Les membranes cellulaires sont des mosaïques fluides de lipides et de protéines (p. 138 à 143)

- Dans le **modèle de la mosaïque fluide**, des **protéines amphipathiques** sont enchâssées dans une bicouche de phospholipides.
- Les phospholipides et certaines protéines se déplacent latéralement dans les membranes. Les queues hydrocarbonées insaturées de certains phospholipides préservent la fluidité des membranes à basse température, tandis que le cholestérol aide les membranes à résister aux changements de fluidité causés par les variations de température. Les différences dans la composition lipidique membranaire ainsi que la capacité de modifier la composition lipidique des membranes sont des adaptations qui résultent de l'évolution et préservent la fluidité membranaire.
- Les protéines membranaires interviennent dans le transport des substances, l'activité enzymatique, la réception des signaux chimiques, l'adhérence intercellulaire, la reconnaissance intercellulaire et la fixation au cytosquelette et à la matrice extracellulaire. Sur son feuillet externe, le glycocalyx de la membrane plasmique comporte des protéines (**glycoprotéines**) et des lipides (**glycolipides**) auxquels sont liés des polysaccharides courts. Ces glucides interagissent avec les molécules situées à la surface des autres cellules.
- Les protéines et les lipides membranaires sont synthétisés dans le RE et modifiés dans le RE et le complexe golgien. Les couches cytoplasmiques et extracellulaires des membranes se distinguent par leur composition.

? En quoi les membranes cellulaires sont-elles indispensables à la vie ?

CONCEPT 7.2

La perméabilité sélective des membranes résulte de leur structure (p. 143 à 144)

- La cellule échange de petites molécules et des ions avec son milieu. Le passage de ces substances est régi par la **perméabilité sélective** de la membrane plasmique. Les substances hydrophobes traversent rapidement la membrane plasmique, car elles se dissolvent dans la bicouche de phospholipides, tandis que les molécules polaires et les ions passent à travers la membrane grâce à des **protéines de transport** spécifiques.

? Quel est le rôle des aquaporines dans la perméabilité de la membrane cellulaire ?

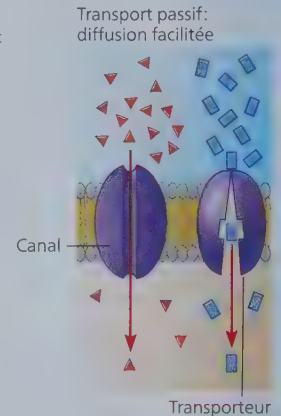
CONCEPT 7.3

Le transport passif est la diffusion à travers une membrane sans dépense d'énergie (p. 144 à 148)

- La **diffusion** est le mouvement spontané d'une substance qui suit son **gradient de concentration**. L'eau diffuse vers l'extérieur à travers la membrane perméable d'une cellule (**osmose**) si la solution

extracellulaire est plus concentrée en solutés (**solution hypertonique**) que le cytosol. L'eau pénètre la cellule si la solution extracellulaire est moins concentrée en solutés (**solution hypotonique**). Si les concentrations sont égales des deux côtés (**solutions isotoniques**), il n'y a pas d'osmose nette. La survie de la cellule dépend de l'équilibre entre l'entrée d'eau et sa sortie. Les cellules dépourvues de paroi (celles des animaux et de certains eucaryotes unicellulaires) sont isotoniques par rapport à leur milieu; quand ce n'est pas le cas, des adaptations les rendent aptes à l'**osmorégulation**. Les cellules des végétaux, des procaryotes, des eumycètes ainsi que des autres eucaryotes unicellulaires sont entourées d'une paroi relativement élastique qui les empêche d'éclater dans un milieu hypotonique.

- Dans la **diffusion facilitée**, des protéines de transport accélèrent le mouvement de l'eau ou du soluté qui traverse une membrane suivant son gradient de concentration. Les **canaux ioniques**, dont certains sont des **canaux à ouverture contrôlée**, facilitent la diffusion des ions à travers une membrane. Les **transporteurs** peuvent connaître des changements de forme subtils qui transfèrent le site de liaison (et le soluté qui y est lié) d'un côté à l'autre de la membrane.

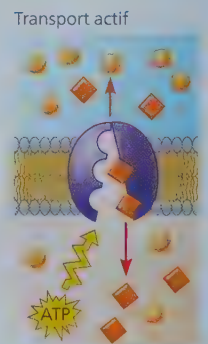


? Qu'advient-il d'une cellule placée dans une solution hypertonique ? Décrivez la concentration d'eau libre à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule.

CONCEPT 7.4

Le transport actif utilise de l'énergie pour déplacer des solutés à l'encontre de leur gradient de concentration (p. 149 à 151)

- Des protéines de transport spécifiques, appelées **pompes**, utilisent de l'énergie, généralement sous forme d'ATP, pour effectuer le **transport actif**.
- Les ions ont à la fois un gradient de concentration (chimique) et un gradient électrique (potentiel électrique). Ces deux gradients constituent le **gradient électrochimique**, qui détermine la direction nette de la diffusion des ions.
- Il y a **cotransport** de deux solutés lorsqu'une protéine membranaire permet à la diffusion « descendante » de l'un d'entraîner le transport « ascendant » de l'autre.



? L'ATP ne participe pas directement au fonctionnement d'un cotransporteur, alors pourquoi le cotransport est-il considéré comme un transport actif ?

Les macromolécules et les particules traversent la membrane plasmique par exocytose et endocytose (p. 152 à 153)

- Dans l'**exocytose**, des vésicules intracellulaires migrent vers la membrane plasmique, fusionnent avec elle et libèrent leur contenu à l'extérieur de la cellule. Dans l'**endocytose**, des macromolécules pénètrent dans la cellule au moyen de vésicules qui se forment par invagination de la membrane plasmique. Il existe trois types d'endocytose : la **phagocytose**, la **pinocytose** et l'**endocytose par récepteur interposé**.

? Quel type d'endocytose suppose la liaison de substances spécifiques du liquide extracellulaire aux récepteurs de protéines membranaires? Qu'est-ce que ce type de transport permet à la cellule d'accomplir?

Évaluation

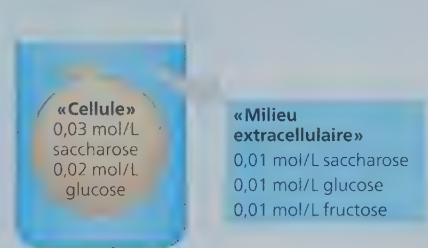
NIVEAU 1: CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Qu'est-ce qui distingue les diverses membranes d'une cellule eucaryote?
 - a) Elles ne contiennent pas toutes des phospholipides.
 - b) Elles ne contiennent pas toutes les mêmes protéines.
 - c) Elles n'ont pas toutes une perméabilité sélective.
 - d) Elles ne se composent pas toutes de molécules amphipathiques.
2. Selon le modèle de la mosaïque fluide, les protéines membranaires sont :
 - a) répandues en une couche ininterrompue sur les faces interne et externe de la membrane.
 - b) restreintes au centre hydrophobe de la membrane.
 - c) insérées dans une bicouche de phospholipides.
 - d) orientées au hasard dans la membrane, sans polarité précise.
3. Parmi les facteurs suivants, lequel tend à augmenter la fluidité membranaire?
 - a) Une forte proportion de phospholipides insaturés.
 - b) Une forte proportion de phospholipides saturés.
 - c) Une faible température.

- d) Une teneur en protéines relativement élevée dans la membrane.

NIVEAU 2: APPLICATION ET ANALYSE

4. Quel processus englobe tous les autres?
 - a) L'osmose.
 - b) La diffusion d'un soluté à travers la membrane.
 - c) Le transport passif.
 - d) Le transport d'un ion suivant son gradient électrochimique.
5. En vous appuyant sur la figure 7.18, dites lequel des traitements suivants augmenterait la vitesse du transport du saccharose vers le cytoplasme.
 - a) Une diminution de la concentration extracellulaire de saccharose.
 - b) Une baisse du pH extracellulaire.
 - c) Une baisse du pH cytoplasmique.
 - d) L'ajout d'une substance rendant la membrane plus perméable aux protons.
6. **FAITES UN DESSIN** ► Une cellule artificielle consistant en une solution aqueuse enveloppée par une membrane à perméabilité sélective est immergée dans un béccher contenant une solution différente (le « milieu extracellulaire »). La membrane est perméable à l'eau ainsi qu'au glucose et au fructose (des monosaccharides), mais complètement imperméable au saccharose (un disaccharide).



- a) Dessinez des flèches pleines indiquant le mouvement net des solutés qui entrent dans la cellule ou qui en sortent.
- b) La solution extracellulaire est-elle isotonique, hypotonique ou hypertonique?
- c) Dessinez une flèche pointillée pour indiquer l'osmose nette, s'il y en a une.
- d) La cellule artificielle deviendra-t-elle plus flasque ou plus turgescente, ou restera-t-elle inchangée?

