

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°
>> Cours <<

Chapitre 6

Organisation fonctionnelle de la cellule

Objectifs : extraits du programme

Savoirs visés	Capacités exigibles
SV-C-2 Organisation fonctionnelle de la cellule	
La cellule eucaryote est compartimentée, ce qui entraîne une régionalisation des fonctions et une coopération des compartiments dans le fonctionnement cellulaire. Le support de l'information génétique est présent dans plusieurs compartiments cellulaires.	- Discuter des intérêts et contraintes de la compartimentation dans le fonctionnement cellulaire. - Illustrer la diversité structurale et fonctionnelle des compartiments sur l'exemple de l'entérocyte et de la cellule du parenchyme palissadique. - Évaluer les dimensions d'une structure observée à partir de la connaissance de l'ordre de grandeur de quelques objets biologiques courants (membranes, organites...). - À l'aide de différentes techniques microscopiques, reconnaître les ultrastructures cellulaires eucaryotes : noyau, membranes, mitochondrie, chloroplaste, réticulum endoplasmique, appareil de Golgi, lysosome, vésicules de sécrétion, eu/hétérochromatine, nucléole. - Réaliser des colorations afin de mettre en évidence différentes structures cellulaires au microscope optique.
La cellule bactérienne contient un chromosome unique circulaire et éventuellement des plasmides. Elle est délimitée par une ou deux membranes et une paroi de peptidoglycane. Son cytoplasme est souvent peu compartimenté.	- Schématiser l'ultrastructure d'une bactérie. - À l'aide de techniques de microscopie, reconnaître les principales caractéristiques ultrastructurales d'une bactérie. - Réaliser une coloration de Gram afin d'identifier la nature Gram + ou Gram - d'une bactérie.
Précisions et limites : Les colorations usuelles réalisées en BCPST sont : coloration de Gram, carmine-vert de mirande, rouge neutre, bleu coton lactique, vert de méthyle, pyronine, lugol. Le principe de la coloration est connu mais le protocole n'est pas à mémoriser. Pour les peptidoglycane, le détail des monomères est hors programme.	
Les cellules possèdent un squelette interne dynamique : le cytosquelette. Chez les cellules eucaryotes, il est constitué de trois catégories de structures protéiques fibrillaires : les microfilaments d'actine, les microtubules de tubuline et les filaments intermédiaires. Le cytosquelette des bactéries présente des protéines homologues à celui des cellules eucaryotes.	- Illustrer les rôles du cytosquelette sur l'exemple de l'entérocyte et de la cellule du parenchyme palissadique (par exemple : association aux jonctions, structuration de l'enveloppe nucléaire, structuration des microvillosités, flux vésiculaires, cyclose des chloroplastes).

Précisions et limites :

Seul le cytosquelette d'une cellule eucaryote est présenté avec le détail des structures moléculaires.

Les cellules sont traversées par des flux de matière, d'énergie et d'information. Chez les Eucaryotes, une partie de ces flux transite par la membrane plasmique ou les systèmes endomembranaires. Ceci met en évidence la coopération fonctionnelle entre les compartiments.

- Argumenter l'existence de trois types de flux à l'aide des exemples de l'entérocyte, de la cellule du parenchyme palissadique et de E. coli.
- Illustrer la coopération fonctionnelle entre les compartiments.

Précisions et limites :

On mentionne les différents flux, les modalités précises sont développées dans la **partie SV-C-3 (= chapitre 7 sur les membranes)**.

Liens :

Organisation morphologique et cytologique des organismes unicellulaires et contrôle de l'expression génétique des bactéries (SV- A-3)
Organisation des jonctions intercellulaires (SV-C-1) Flux vésiculaires (SV-C-3)
Divisions cellulaires (SV-F-1-2)
Cytosquelette et croissance du tube pollinique (SV-G-1)
Organisation fonctionnelle du cytosquelette du spermatozoïde (SV-G-3) Migration cellulaire au cours du développement animal (SV-H)
Organisation fonctionnelle d'un neurone (SV-I-2)

Introduction

La **cellule** est la **plus petite unité de structure et de fonctionnement d'un être vivant, limitée par une membrane et pourvue d'une information génétique portée par l'ADN**. On peut distinguer **deux grands types cellulaires** :

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

Les '**procaryotes**' comprennent les **Bactéries (= Eubactéries)** et les '**archées**' ; nous prendrons nos exemples chez les premières.

Le **précédent chapitre** a été l'occasion d'examiner l'**état pluricellulaire** et ses avatars (**chapitre 5**). On rappelle que les **organismes** peuvent être **uni-** (**constitués d'une seule cellule**) ou **pluricellulaires** (**constitués de nombreuses cellules**), même si la frontière n'est **pas toujours objectivable**.

On s'intéresse **ici** à l'**organisation des cellules** et ses **conséquences fonctionnelles**. On continue ici d'utiliser principalement les **exemples cellulaires du programme**. Rappelons qu'on nomme **ultrastructure** l'**organisation fine des cellules ou tissus accessible par le seul microscope électronique**.

Comment la constitution et la structuration des cellules impactent-elles leur fonctionnement ?

Les **aspects pratiques** sont traités dans le
TP SV C (Observations microscopiques de cellules et de tissus)

I. Des cellules limitées par une membrane, variablement compartimentées et présentant une information génétique

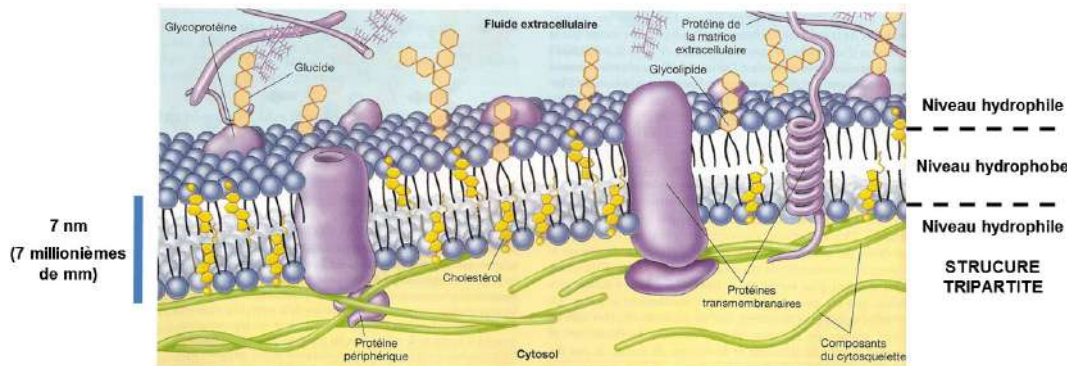
Capacités exigibles

- ✓ **Discuter** des intérêts et contraintes de la compartimentation dans le fonctionnement cellulaire.
- ✓ **Illustrer** la diversité structurale et fonctionnelle des compartiments sur l'exemple de l'entérocyte et de la cellule du parenchyme palissadique.
- ✓ **Évaluer** les dimensions d'une structure observée à partir de la connaissance de l'ordre de grandeur de quelques objets biologiques courants (membranes, organites...).
- ✓ À l'aide de différentes techniques microscopiques, **reconnaître** les ultrastructures cellulaires eucaryotes : noyau, membranes, mitochondrie, chloroplaste, réticulum endoplasmique, appareil de Golgi, lysosome, vésicules de sécrétion, eu/hétérochromatine, nucléole.
- ✓ **Schématiser** l'ultrastructure d'une bactérie.
- ✓ À l'aide de techniques de microscopie, **reconnaître** les principales caractéristiques ultrastructurales d'une bactérie.

A. Une limitation des cellules et des compartiments par des membranes biologiques

Le chapitre 7 (Membranes) développera ces aspects.

- Les **membranes biologiques** sont à l'origine de la **limitation** (membrane plasmique) et la **compartimentation** (endomembranes) des cellules ; elle sont également très impliquées dans les **flux cellulaires**.
- C'est l'occasion de présenter sommairement la composition d'une membrane : la **membrane plasmique** ou **plasmalemme** ou **membrane cellulaire** qui est la **membrane délimitant une cellule** (figure 1). Cette composition sera précisée au chapitre 7. Il s'agit d'une simple présentation anticipée.



▲ FIGURE 1. Une membrane biologique : la membrane plasmique.

Adapté d'après RAVEN et al. (2007).

▼ TABLEAU I. Composition de diverses membranes. D'après PEYCRU et al. (2013).

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

Glycocalyx = cell coat (manteau cellulaire) : ensemble des petits glucides portés par certaines protéines et certains lipides du côté externe de la membrane plasmique (ne se trouve pas sur les autres membranes !).

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

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

- Les **membranes** (figure 1, tableau I) comprennent des **constituants moléculaires variés** ; la **plupart** sont **associés entre eux de manière non covalente** (les **portions hydrophobes** sont notamment associées par **interactions hydrophobes**) :

• Des lipides :

- Des **phospholipides** : ils forment une **double couche** (on parle de **bicouche phospholipidique**). Il en existe de nombreux types (**glycérophospholipides** formés à partir du **glycérol** : phosphatidyléthanolamine, phosphatidylsérine, phosphatidylcholine... ; **sphingolipides** formés à partir de la **sphingosine**). Ce sont des **molécules amphiphiles** : les **queues hydrophobes** (qui fuient l'eau) s'opposent. Les **têtes hydrophiles** (qui ont une forte affinité pour l'eau) sont en contact avec le milieu extérieur ou le cytosol.
- **Cholestérol** dans les **cellules animales** ou **phytostérols** dans les **cellules végétales** : molécules **amphiphiles** qui s'insèrent **entre les phospholipides**.

Les stérols régulent la **fluidité des membranes** (plus ils sont présents, moins la membrane est fluide... mais paradoxalement leur présence **abaisse également le point de congélation des membranes**, ce qui en fait un **élément antigel** de certaines membranes). [**cholestérol = molécule à savoir représenter !**]

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

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

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

- Les **protéines extrinsèques** = **protéines périphériques** : **protéines qui sont situées sur un côté de la membrane ou l'autre, sans la traverser**.
- Des **glucides** dans la **membrane plasmique (feuillet externe) seulement** : on appelle **glycocalyx** ou **cell-coat** l'ensemble des **petites chaînes glucidiques (oligosaccharides) portées par des protéines (cela forme des glycoprotéines) ou parfois des lipides (cela forme des glycolipides)** qui ont avant tout un rôle de **reconnaissance intercellulaire** (et aussi de **protection** en retenant un peu d'eau près de la cellule).

B. Une haute compartimentation des cellules eucaryotes impliquant une spécialisation et une coopération des volumes cellulaires

- On s'appuie ici surtout sur un **exemple de cellule animale**, l'**entérocyte** de Mammifères, et un **exemple de cellule végétale**, une **cellule chlorophyllienne** d'Angiospermes (**cellule du parenchyme palissadique de feuille**) (**figure 3**).

1. Nature et conséquences fonctionnelles de la compartimentation

a. Notions de compartiment et d'organites

- La **cellule eucaryote** (**figure 3, page suivante**) est hautement **compartimentée**. On appelle **compartiment cellulaire** un **volume cellulaire délimité par une membrane**.
- Un **volume cellulaire** ou **plusieurs volumes cellulaires associés ou proches réalisant une fonction ou un ensemble de fonctions données au sein de la cellule** peut être appelé un **organite**.

Notez que le terme « **organite** » est **parfois étendu** à des **structures cellulaires non limitées par une membrane** (ex. ribosomes).

b. Intérêts de la compartimentation cellulaire

- La **compartimentation cellulaire** présente les **conséquences** suivantes :
 - La **séquestration** voire la **protection** de **certaines substances** (ex. **ADN** dans le **noyau**) ;
 - La **division du travail** et la **spécialisation métabolique** des compartiments, pourvu d'un **appareillage enzymatique propre** et catalysant donc des **réactions données** (ex. chaque **sacculé du GOLGI** réalise **certaines modifications protéiques**...);
 - La **concentration** et le **stockage** de **substances** (ex. **calcium** dans le **REL**, **grains d'amidon** dans les **plastides**, **glycogène** et **gouttelettes lipidiques** dans le **cytosol**...);
 - Le **maintien d'une composition stable**, entre autres des **concentrations en solutés** par l'entretien de **gradients** de substances (ex. gradient de H^+ au niveau de l'espace intermembranaire mitochondrial).
 - L'**augmentation du nombre de voies métaboliques** possibles (ainsi, les **cellules eucaryotes** ont un **métabolisme** souvent plus complexe que les **cellules procaryotes**)
 - La **spécialisation des cellules**, par modification du **nombre**, de la **forme** et de l'**équipement enzymatique** des **compartiments**, ce qui aboutit l'existence de

cellules différenciées (ex. un **entérocyte** et un **neurone** n'ont pas la même organisation et ne réalisent pas les mêmes **fonctions** !).

c. Limites et contraintes de la compartimentation cellulaire

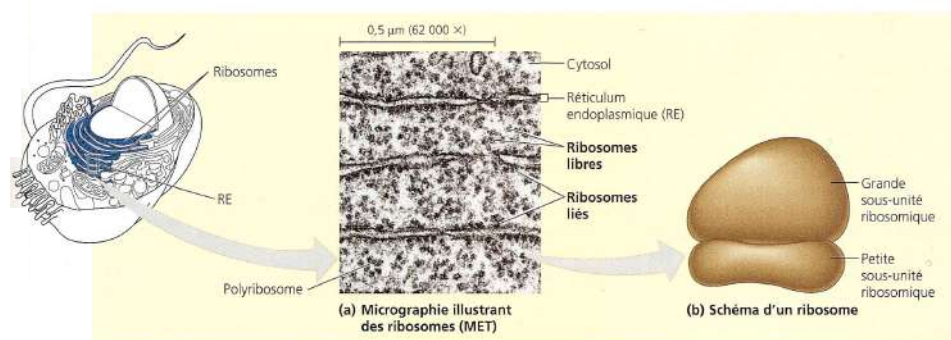
- La **compartimentation cellulaire** présente les **limites et contraintes** suivantes :
 - La **complexification des cellules et des voies métaboliques** suppose une **hausse du nombre de gènes** ;
 - La **complexification des cellules et des voies métaboliques** rend parfois les **cellules moins résistantes** et plus **sujettes à des conditions limites de l'environnement** (ex. manque d'un nutriment, fluctuation d'un paramètre...) que les **cellules plus rudimentaires** ;
 - La **complexification des cellules et des voies métaboliques** suppose une **consommation accrue d'énergie**, tant dans la **réalisation des multiples réactions chimiques** que des **transferts de matière** – mais aussi **d'énergie** ou **d'information** – que suppose la **compartimentation**, y compris l'entretien des **gradients**.

2. Le cytosol ou hyaloplasme, liquide fondamental de la cellule contenant des enzymes nombreuses et des ribosomes

- Le **cytosol** (= **hyaloplasme**) est le **compartiment principal** de la cellule : c'est le **liquide fondamental de la cellule, riche en ions et protéines dissoutes (entre autres des enzymes), dans lequel se trouvent des enzymes impliquées dans de nombreuses voies métaboliques (catabolisme et anabolisme) et les ribosomes acteurs de la traduction** (autres que ceux des organites semi-autonomes).



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



▲ **FIGURE 2. Les ribosomes.** D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Les **ribosomes** (**figure 2**) sont des **complexes ribonucléoprotéiques** (= **composés d'ARN et de protéines**) qui **synthétisent les protéines grâce à une activité catalytique permettant l'édification de liaisons peptidiques**.
- Les **ribosomes libres** sont **dans la masse du cytosol** alors que les **ribosomes liés** sont **associés au REG** (synthétisant des protéines destinées à la sécrétion ou aux membranes).

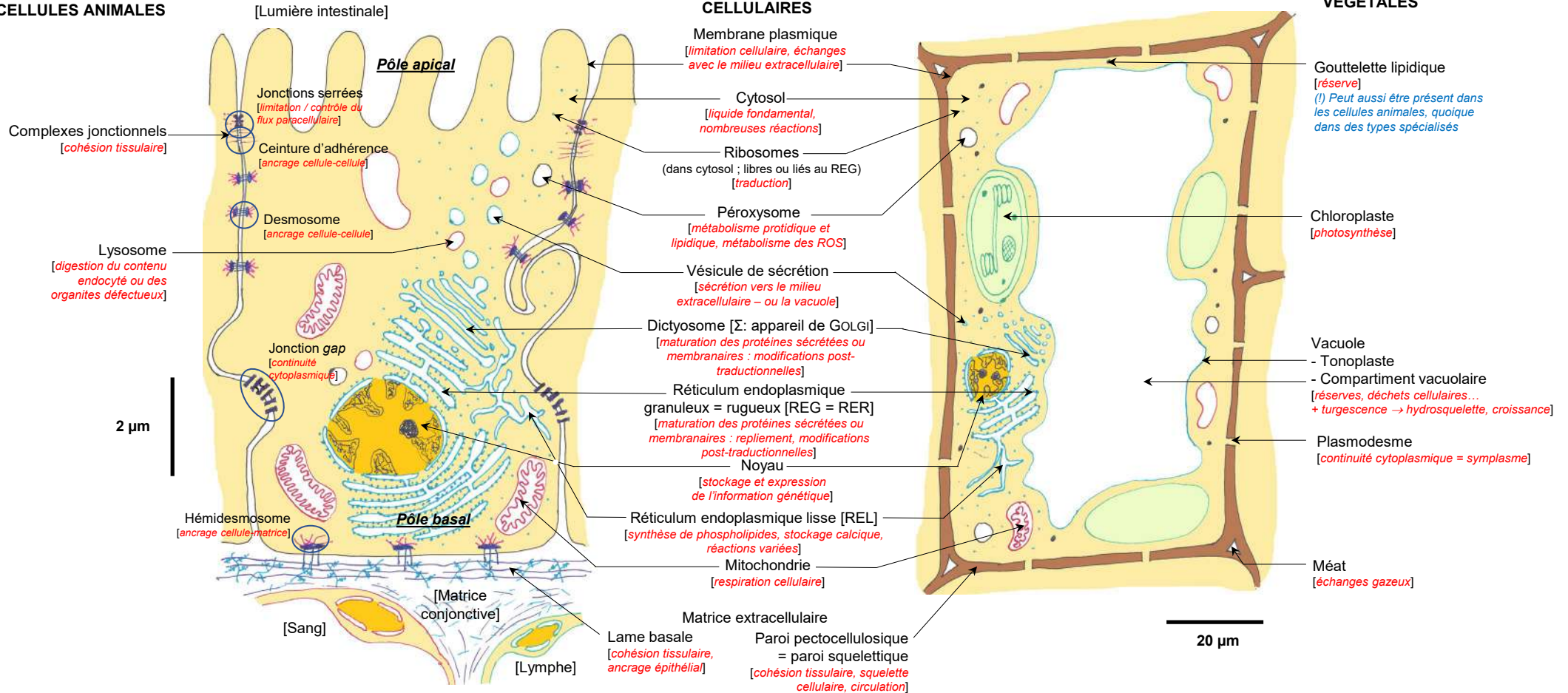
Lorsqu'il est en train de lire un ARNm et de synthétiser une protéine, un ribosome comprend **deux sous-unités** mais, en dehors de ses moments d'activité, le **ribosome** n'existe pas intégralement et les **deux sous-unités** sont **séparées**.

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

STRUCTURES PROPRES AUX CELLULES ANIMALES

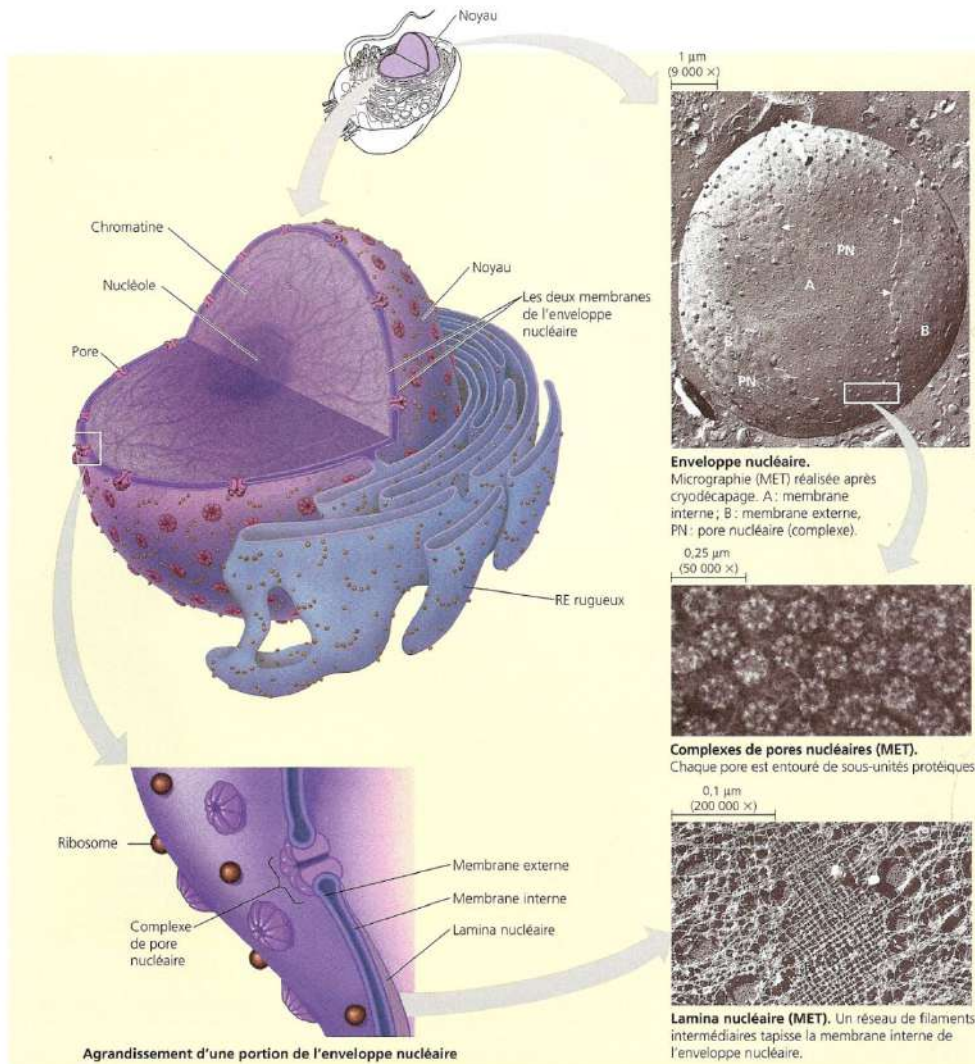
STRUCTURES COMMUNES AUX DEUX TYPES CELLULAIRES

STRUCTURES PROPRES AUX CELLULES VÉGÉTALES



▲ FIGURE 3. Organisation des cellules eucaryotes : l'exemple d'un entérocyte (Mammifères) et d'une cellule du parenchyme foliaire palissadique (Angiospermes Eudicotylédones). Original 2021.

3. Le noyau, organe bimembranaire rassemblant l'essentiel du matériel génétique de la cellule



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

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

▲ FIGURE 4. Le noyau. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Le **noyau** (figure 4) est le **lieu de stockage, expression et réplication de l'ADN** (de taille moyenne env. 5 μm en moyenne). Il est particulièrement **volumineux** dans l'entérocyte, ce qui montre une importante **expression génétique**.
- Dans un **noyau en interphase** (figures 5-6-7), on trouve de la **chromatine** (correspondant à l'**essentiel de l'ADN associé à des protéines**) et un ou plusieurs **nucléoles** (où sont **synthétisés les ARN ribosomiques en lien avec une très forte densité de protéines**).

Attention : ne pas confondre chromatine et chromatide !

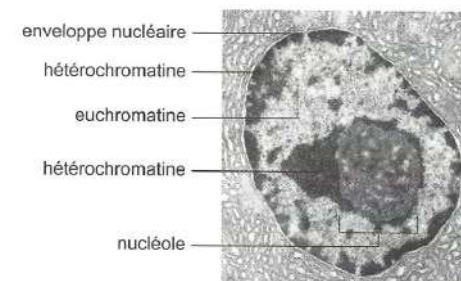
- On peut ensuite distinguer au sein de la chromatine, en fonction du **niveau de densité aux électrons au MET**, l'**euchromatine** et l'**hétérochromatine** ; **seule la première est accessible aux ARN polymérases qui réalisent la transcription**.

La chromatine baigne dans le nucléoplasme.

La microscopie électronique à transmission permet de reconnaître deux catégories bien différentes :

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

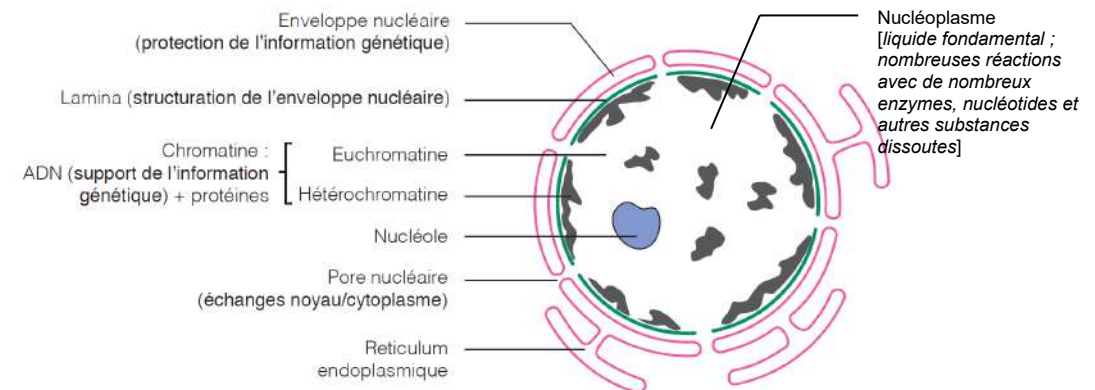
Sur le plan fonctionnel, l'hétérochromatine est inaccessible aux ARN pol, à la différence de l'euchromatine ; c'est pourquoi l'hétérochromatine est qualifiée d'inactive contrairement à l'euchromatine.



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

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

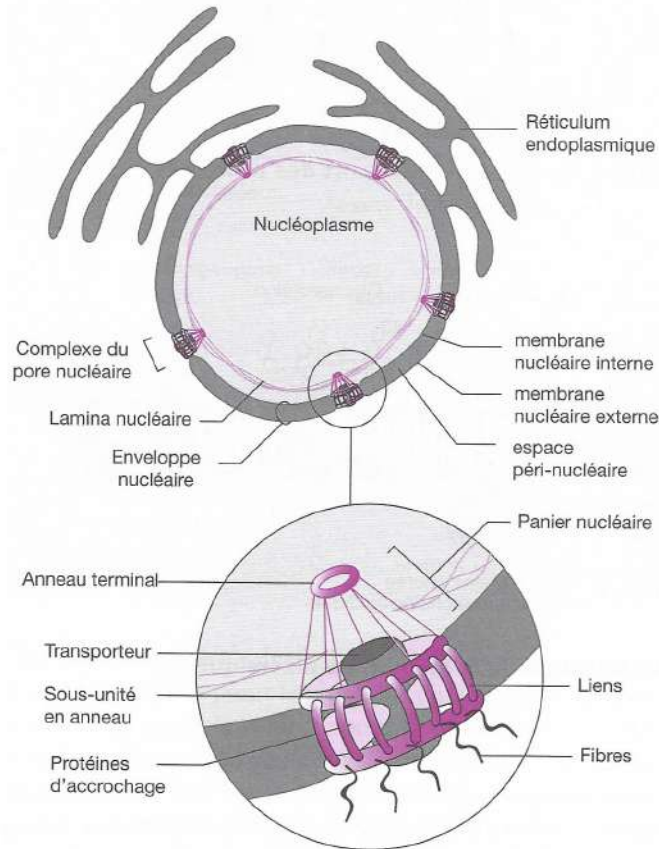
▲ FIGURE 5. Allure du noyau au MET (taille env. 4 μm). D'après PEYCRU et al. (2013).



▲ FIGURE 6. Organisation du noyau interphasique (taille env. 4-5 μm).
D'après SEGARRA et al. (2014), complété.

Encadré A Les pores nucléaires, interfaces d'échanges entre noyau et cytosol

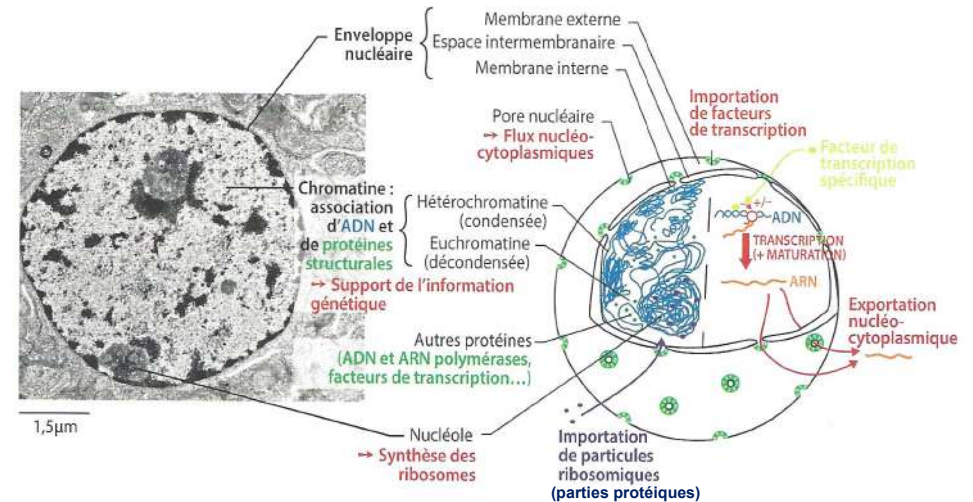
Pour information – d'après BOUJARD et al. (2015)



➤ Les **pores nucléaires** sont les **zones où les deux membranes du noyau fusionnent** ; il s'y trouve un **complexe protéique qui assure et régule les échanges entre noyau et cytosol** : sorties d'ARNm, entrées et sorties de protéines, sorties des sous-unités ribosomiques (dont on rappelle qu'elles sont édifiées dans le noyau)... mais aussi entrées et sorties de petites molécules organiques (nucléotides, oses...). La zone d'ouverture a un diamètre d'environ 45 nm.

➤ Dans le détail, la **partie transmembranaire** comprend de multiples sous-unités ainsi que, côté nucléoplasmique, des sous-unités formant un **panier nucléaire** (dont un **anneau terminal**) qui s'ancre sur les **laminines** nucléaires et, côté cytosolique, des **protéines fibrillaires** plongeant dans le **cytosol**.

- Le noyau est délimité par une double membrane (membrane interne + membrane externe nommée **enveloppe nucléaire**, en continuité avec le réticulum endoplasmique granuleux.



A FIGURE 7. Le noyau : une vision fonctionnelle de son organisation.

D'après DAUTEL et al. (2021).

- Celle-ci est percée de **pores nucléaires** (encadré A), perforations de l'enveloppe nucléaire formées par fusion locale de la membrane interne et de la membrane externe permettant l'import et l'export de substances variées (dont des protéines, des ARN, des sous-unités de ribosome...).
- Le liquide fondamental du noyau, dans lequel baigne l'ADN et riche en nombreux composés (protéines, sous-unité de ribosomes, nucléotides, ions...), s'appelle **nucléoplasme**.
- La face inférieure de la membrane interne du noyau est tapissée intérieurement d'un réseau de filaments intermédiaires particuliers nommés **laminines nucléaires** et dont l'ensemble forme la **lamina nucléaire**.
Ne pas confondre **laminines** (dans la matrice) et **laminines** (composant la lamina dans le noyau) !
- Notons qu'il existe :
 - Des **cellules anucléées**, généralement à durée de vie limitée car ayant un **turn-over moléculaire** limité par l'incapacité à produire de nouvelles protéines (ex. hématies chez les Mammifères)
 - Des **cellules plurinucléées** qui peuvent être :
 - Un **syncytium** : cellule plurinucléée formée par fusion de cellules mononucléées (ex. fibre musculaire striée squelettique chez les Mammifères).
 - Un **cœnocyte** : cellule plurinucléée formée par division des noyaux (caryocinèse) sans division du cytoplasme (cytodiérèse) (ex. sac embryonnaire végétal, même s'il se cellularise en partie ensuite).

4. Un ensemble de compartiments plutôt monomembranaires impliqués dans les flux vésiculaires : le système endomembranaire

- On peut appeler **système endomembranaire (= réseau endomembranaire)** l'ensemble des compartiments eucaryotes (le plus souvent monomembranaires) qui sont plus ou moins liés par le trafic vésiculaire et dont on exclut toujours les organites semi-autonomes.
- Certains auteurs y incluent même l'enveloppe nucléaire, en continuité avec le réticulum endoplasmique granuleux.

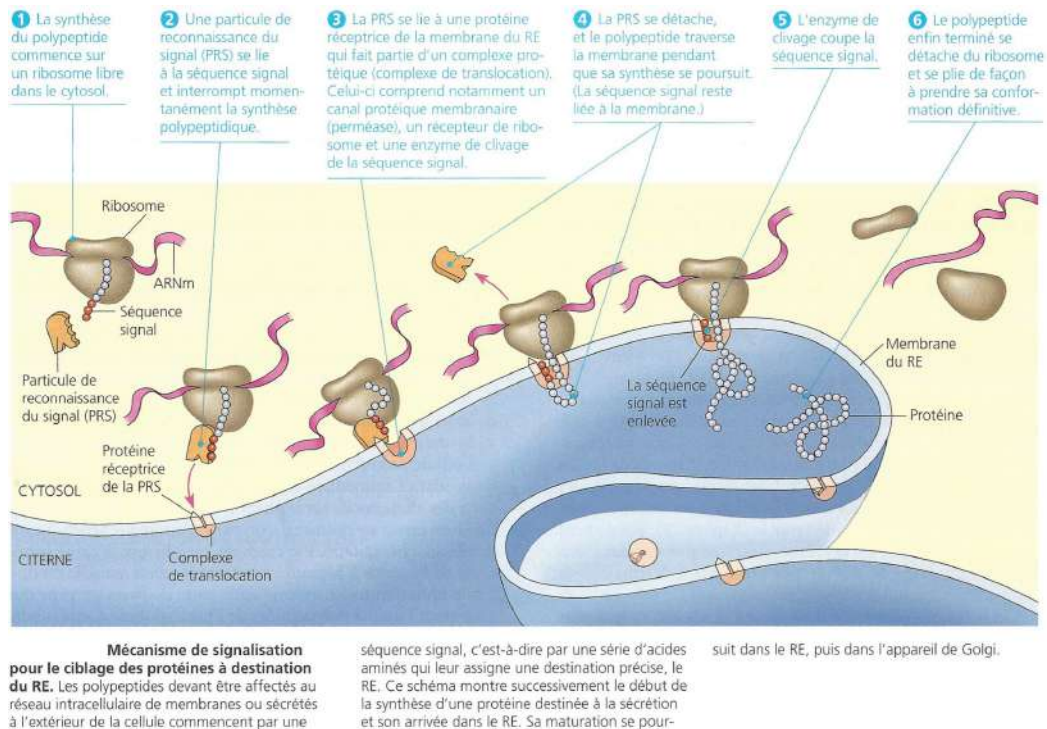
a. Le réticulum endoplasmique granuleux (REG) ou rugueux (RER), ensemble de citernes couvertes de ribosomes où mûrissent les protéines sécrétées, membranaires ou du système endomembranaire

- **Structuralement** (figures 9-10), le **réticulum endoplasmique granuleux (REG)** ou **réticulum endoplasmique rugueux (RER)** est un **ensemble de citernes (ou saccules) (consistant en des replis membranaires) possédant à leur surface de nombreux ribosomes (d'où l'aspect rugueux).**
Les **ribosomes** fabriquent des **protéines** qui sont immédiatement **injectées dans le RER.**
Voir chapitre sur la synthèse des protéines (**chapitre 14**)

Les **citernes** (ou **saccules**) du **REG** sont disposées à **intervalles d'espaces réguliers** (quelques dizaines de nm) et communiquent entre elles par des **ponts**. Le **REG** se place en **prolongement de l'enveloppe nucléaire** et l'**espace périnucléaire** (espace entre la **membrane interne** et la **membrane externe du noyau**) est en continuité avec la **lumière du REG.**

Pour information, les mots en « -ule » en cytologie désignent souvent des **petites structures cellulaires limitées par une membrane** :

- Les **saccules** sont des **petits sacs membraneux, d'épaisseur généralement constante**
- Les **tubules** sont des **petits tubes membraneux**
- Les **vésicules** sont des **structures sphériques limitées par une membrane qui peuvent se déplacer dans la cellule.**



▲ **FIGURE 8. L'adressage protéique vers le REG : un exemple d'adressage co-traductionnel.**
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

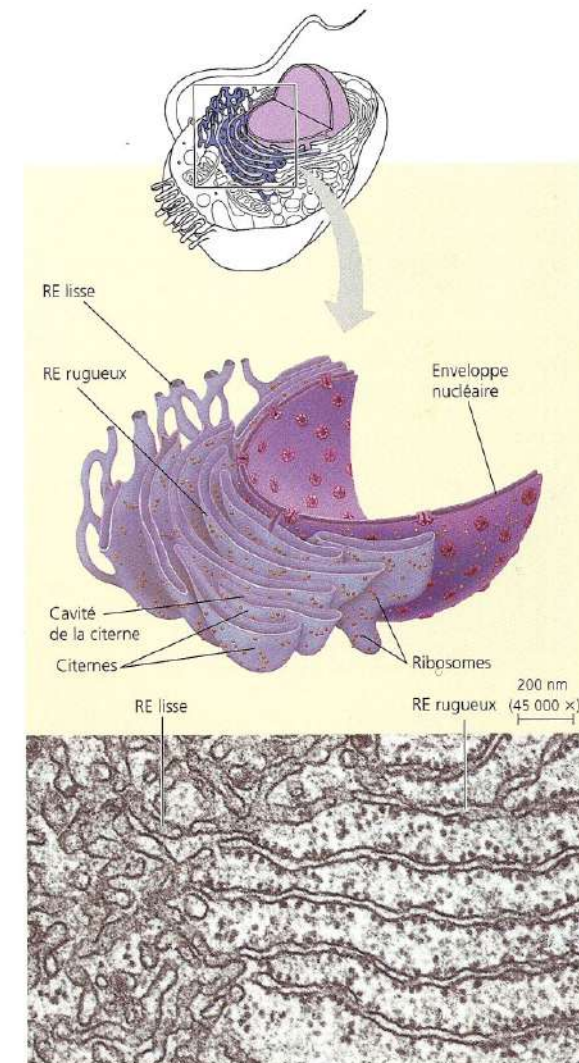
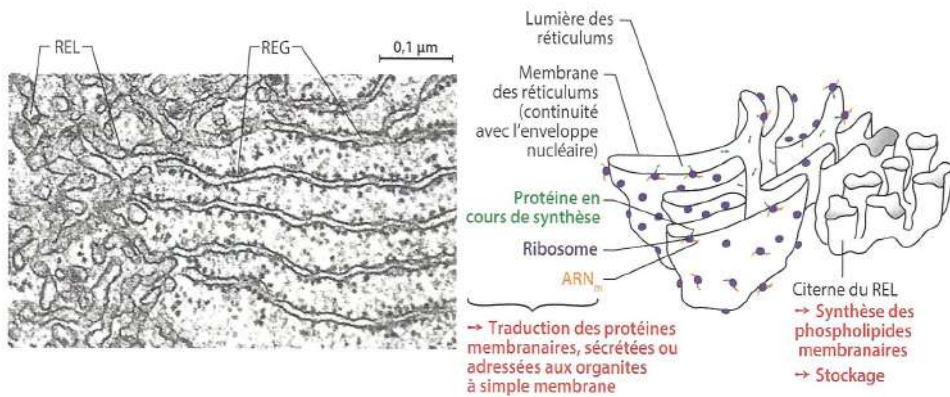


FIGURE 7.11 Réticulum endoplasmique (RE). Le réticulum endoplasmique (RE) est un réseau membranaire de tubules et de sacs aplatis appelés citernes. Celles-ci délimitent une cavité remplie de solutions diverses. La membrane du réticulum endoplasmique prolonge l'enveloppe nucléaire. Cette micrographie électronique illustrant une coupe du RE permet de distinguer le réticulum endoplasmique rugueux (ou granulaire), parsemé de ribosomes sur sa face cytoplasmique, et le réticulum endoplasmique lisse (MET).

▲ **FIGURE 9. Le réticulum endoplasmique (RE) : REG (granuleux) et REL (lisse).**
D'après CAMPBELL & REECE (2004).



▲ FIGURE 10. **Le réticulum endoplasmique : une vision fonctionnelle de son organisation.**
D'après DAUTEL et al. (2021).

- Fonctionnellement, il s'agit d'un **lieu de maturation*** (en l'occurrence surtout repliement mais aussi de certaines modifications d'acides aminés) des **protéines membranaires, des protéines destinées à la sécrétion**** et des **protéines du réseau endomembranaire** (figure 8 – page précédente).

* **Maturation d'une protéine** = ensemble des transformations que subit une chaîne polypeptidique juste après sa synthèse jusqu'à devenir une protéine fonctionnelle (repliement, modifications chimiques d'AA, glycosylations, etc.).
 ** **Sécrétion** = éjection d'une substance produite par une cellule ou un ensemble de cellules dans le milieu extracellulaire.

b. Le réticulum endoplasmique lisse (REL), réseau tubulaire où a lieu la synthèse des lipides membranaires (voire des hormones stéroïdes ou des triglycérides) et le stockage de calcium (notion de calciosome)

- Structuralement (figures 9-10), le **réticulum endoplasmique lisse (REL)** est un **ensemble de tubules** (tubes membraneux) **dépourvus de ribosomes** (d'où l'aspect lisse).
- Fonctionnellement, il s'agit du **lieu de synthèse de nombreux lipides, notamment les constituants lipidiques des membranes (phospholipides, stérols)** (ou encore les **hormones stéroïdes** ou des **triglycérides** pour les cellules animales concernées).

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

- Le **REL** peut aussi intervenir dans des **fonctions particulières** en fonction des **cellules**, par exemple la **formation des chylomicrons** dans les **entérocytes** (figure 11) ou encore la **déphosphorylation du glucose-6-phosphate en glucose** dans les **hépatocytes** (qui requiert une **enzyme de la membrane du REL**, la **glucose-6-phosphatase**) lors de la **glycogénolyse**.

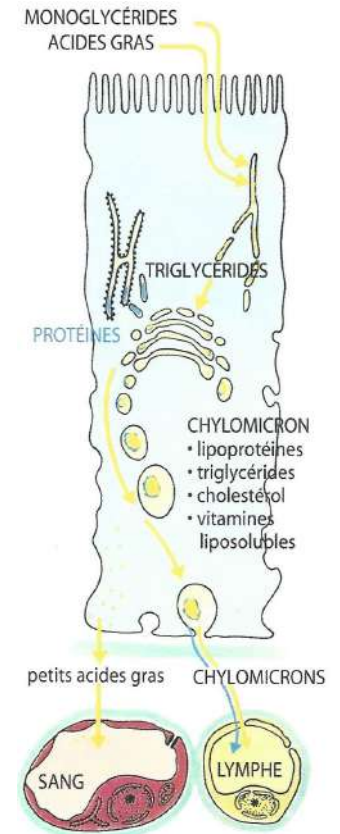
Focus sur l'entérocyte et les chylomicrons

Voir la figure 11

Les **micelles lipidiques** présentes dans l'**intestin** contiennent des **acides gras** et des **monoglycérides** qui sont **diffusent** au travers de la **bicouche phospholipidique** du **plasmalemme**. **Peu solubles** dans le **cytosol**, ces **lipides s'agrégent** en **microgouttelettes** qui atteignent rapidement le **réticulum endoplasmique lisse (REL)** à l'intérieur duquel ils **pénètrent** là encore par **diffusion**.

Dans le **REL**, des **enzymes** permettent la **synthèse de triglycérides**. Ils sont alors **associés** dans des **gouttelettes lipidiques** à d'autres **lipides** (cholestérol estérifié ou non, phospholipides...) et des **protéines** puis **migrent**, via des **vésicules de transition**, vers l'**appareil de GOLGI** où d'autres **protéines** en provenance du **REG** sont **ajoutées** et où, **progressivement**, s'édifie ainsi *in fine* des **vésicules d'exocytose** contenant les fameuses **gouttelettes lipidiques micrométriques exocytées au pôle basal des entérocytes**, les **chylomicrons**.

La **taille des chylomicrons** (jusqu'à 1 µm) les **empêche** de passer la **barrière** de l'**endothélium** des **capillaires sanguins**, de même que la **présence** autour de ces **capillaires** d'une **lame basale** riche en **glycoprotéiques** peu encline au passage des structures massives. En revanche, la **lame basale** des **chylifères** est plus **mince** et leur **endothélium** est perforé de **fentes** entre ses cellules de sorte que le **passage des chylomicrons** y est **aisé**.



► FIGURE 11. **La genèse des chylomicrons.**
D'après PÉRILLEUX et al. (2002).

c. L'appareil de GOLGI, ensembles des dictyosomes où sont modifiées les protéines sécrétées / membranaires / du réseau endomembranaire et où certains composés matriciels glucidiques sont synthétisés [incl. vésicules d'exocytose]

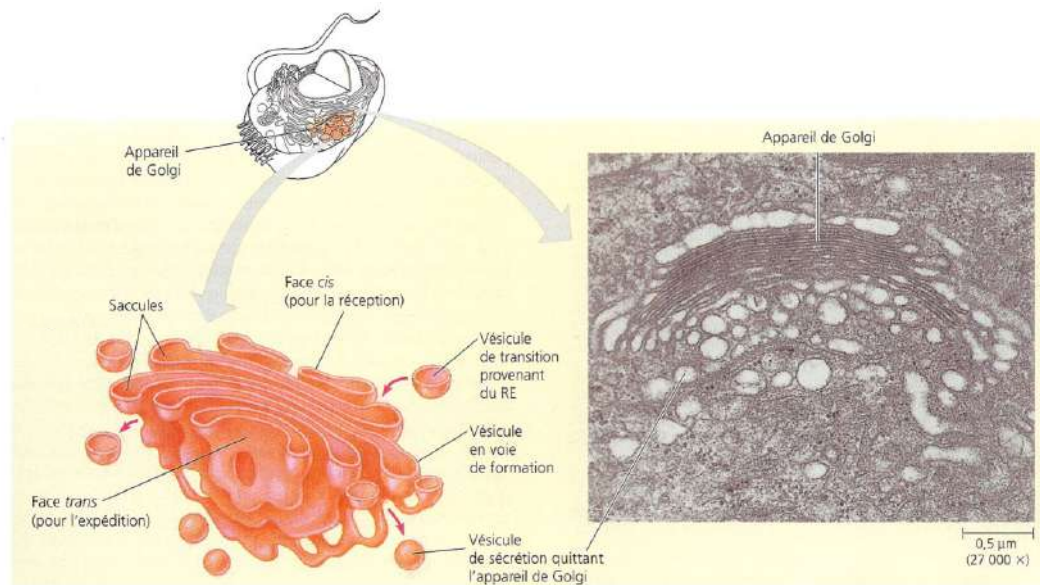
- Un **dictyosome** (figures 12-14) est un **ensemble de saccules (= citernes) étroits et rapprochés** (en moyenne 4 à 8) et de **vésicules** qui permettent d'**emballer, trier et modifier** (nouveaux acides aminés, glycosylations, clivage...) les **protéines destinées à la sécrétion, aux membranes ou au réseau endomembranaire**.

Chez **certain auteurs** (surtout **anglo-saxons**), le terme « **dictyosome** » désigne **un seul saccule de ce que nous appelons dictyosome** ; cet usage est à **éviter en français**. Notez que le mot « **dictyosome** » a **vieilli** et est **peu usité**, sauf peut-être chez les **cytologistes végétaux**.

- **L'ensemble des dictyosomes** d'une cellule forme son **appareil de GOLGI** (ou simplement « **GOLGI** »). Le **nombre de dictyosomes** varie selon le **type cellulaire**...

Honnêtement, **l'estimation de ce nombre est très variable** en fonction des **publications** que l'on peut lire... **j'y renonce dans ce cours**. Des travaux récents ont suggéré jusqu'à **40 à 100 dictyosomes** (au sens où nous l'entendons) dans une cellule **mammalienne typique**, bien loin des données ou schémas classiques des grands manuels de biologie...

Un dictyosome est composé d'un **sacculle cis** (proche du REG), de **sacculles intermédiaires** et d'un **sacculle trans** (plus près du plasmalemme). Les migrations entre sacculles, de même que l'ensemble du trafic vésiculaire depuis le RER, se font par des **vésicules qui bourgeonnent du compartiment précédent et fusionnent avec le compartiment ultérieur**. Les **protéines** qui arrivent dans l'appareil de Golgi proviennent du REG via des **vésicules de transition** et les **vésicules** qui en repartent côté **trans** (voir figure 13, mais surtout figure 14 et son **texte accompagnateur**).



Appareil de Golgi. L'appareil de Golgi est formé de piles de sacs membranaires et aplatis qui ne sont pas reliés en réseau, contrairement aux cisternes du RE. Il reçoit les vésicules de transition provenant du réticulum endoplasmique, modifie les matières qu'elles

contiennent et les emmagasine en attendant leur exportation vers la membrane plasmique ou d'autres organites. Remarquez les vésicules qui commencent à se former aux extrémités des cisternes, ainsi que les vésicules de sécrétion qui se sont détachées de l'organite. L'appareil de Golgi

présente une polarité structurale et fonctionnelle : il comporte une face *cis*, qui reçoit les vésicules de transition, et une face *trans*, qui libère des vésicules de sécrétion (à droite, MET).

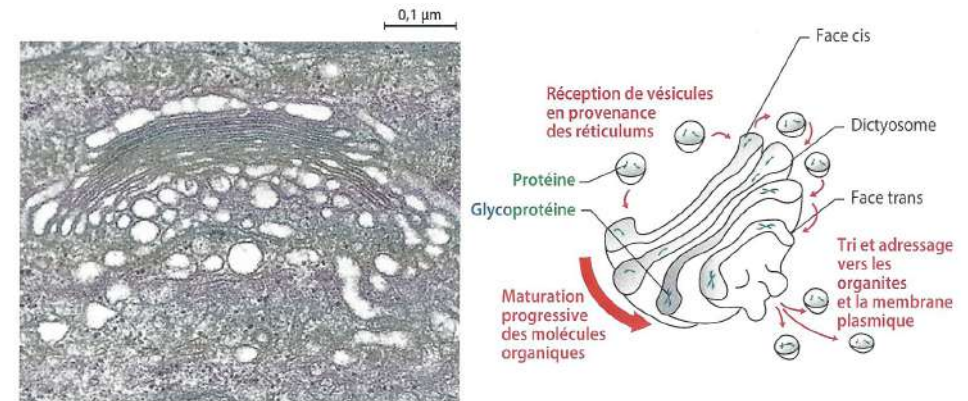
▲ FIGURE 12. **Un dictyosome.** D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Les **vésicules terminales golgiennes** peuvent être destinées à :
 - La **sécrétion** (= **libération d'un contenu intracellulaire dans le milieu extracellulaire par une ou plusieurs cellules**) qui permet aussi bien la libération de **protéines** (et autres **constituants**) **extracellulaires** que l'intégration de **protéines transmembranaires** dans le **plasmalemme**.

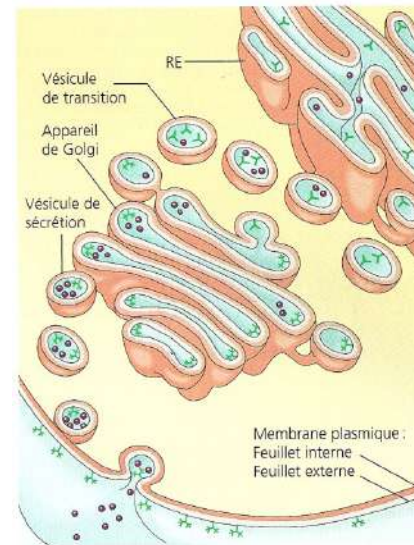
Les **vésicules d'exocytose** sont ainsi produites par l'appareil de GOLGI.

Au sein de la **sécrétion**, on peut distinguer deux processus (figure 15) :

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



▲ FIGURE 13. **Un dictyosome : organisation fonctionnelle.** D'après DAUTEL et al. (2021).



▲ FIGURE 14. **Trafic vésiculaire du REG jusqu'au plasmalemme en passant par le GOLGI.** Les **protéines sécrétées** sont représentées par les **boules** et les **arbuscules** symbolisent les **protéines membranaires**. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

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

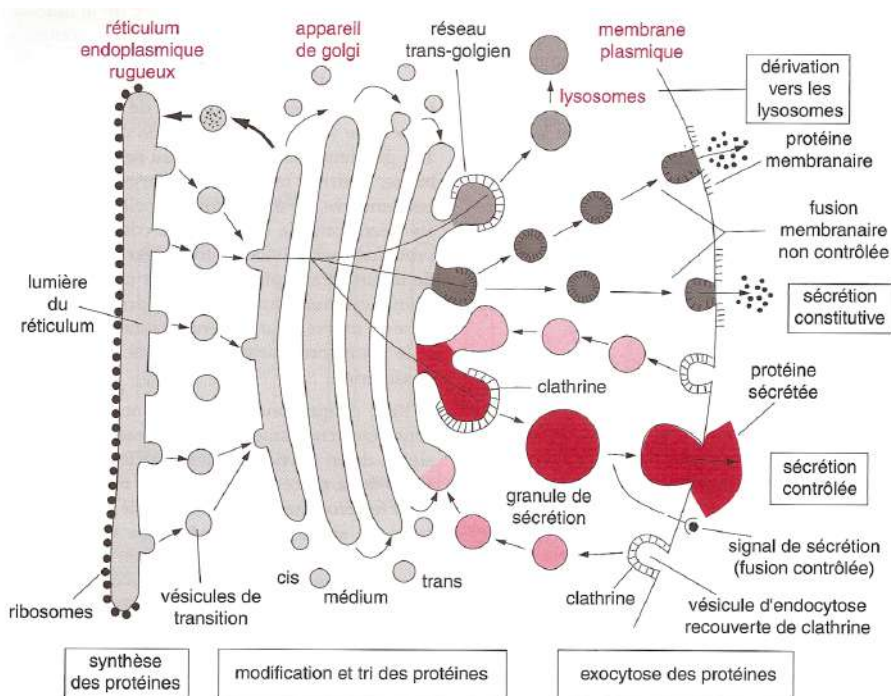
Des **vésicules** se forment par **bourgeonnement** à la fin du **RER** et **fusionnent** alors avec l'appareil de **GOLGI**. Cela permet aux protéines de **passer du RER à l'appareil de GOLGI**. On appelle ces vésicules des **vésicules de transition** ; l'ensemble des **vésicules de transition** et du **sacculle cis** de l'appareil d'un dictyosome forme le **réseau cis-golgien (CGN : cis GOLGI network)**.

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

D'autres **vésicules** se forment enfin dans la **partie terminale (côté trans)** du **GOLGI** et leur contenu est **sécrété** hors de la cellule par **exocytose** ou envoyé vers d'autres **organites** du **réseau endomembranaire** (lysosomes, vacuole...). La **zone de formation des vésicules golgiennes terminales** est appelée **réseau trans-golgien (TGN : trans GOLGI network)**.

- Des **organites** du **réseau endomembranaire** (lysosomes, GOLGI lui-même, REG, REL, parfois enveloppe nucléaire... et **vacuole** dans les cellules végétales).
- Les **membranes d'autres organites** quand il s'agit de **glycoprotéines**.

Comme **c'est dans le GOLGI qu'a lieu la plupart des glycosylations**, les **glycoprotéines** – où qu'elles soient, dans la cellule ou hors de la cellule – ont **transité par l'appareil de GOLGI** (à très peu d'exceptions près).



Diverses voies suivies par les protéines à travers l'appareil de Golgi

Trois voies sont identifiées, qui conduisent les protéines vers les lysosomes, la membrane plasmique ou le milieu extracellulaire. Deux modes de sécrétion doivent être distingués : le mode contrôlé, qui concerne les cellules sécrétrices spécialisées, et le mode constitutif, qui concerne toutes les cellules. Le transport rétrograde des protéines du réticulum (protéines résidentes et récepteurs associés) est mentionné.

Noter la présence ou non de clathrine sur certaines des vésicules impliquées dans ces processus.

▲ FIGURE 15. **Appareil de GOLGI et flux vésiculaire [pour information]**. D'après CALLEN (2005).

- Notons que l'appareil de GOLGI est important dans la partie finale de la **synthèse des composés matriciels** :

Revoir l'organisation des matrices extracellulaires (chapitre 5)

- Protéines matricielles** (collagène, élastine... chez les animaux ; HRGP = extensines chez les plantes) qui commencent à s'assembler dans les vésicules ;
- Enzymes** produisant les **composés glucidiques matriciels** (animaux : GAG... plantes : pectines, hémicelluloses...) ; ces composés sont libérés par **exocytose** eux-mêmes (preuve qu'il n'y a pas que des protéines qui sont exocytées) ;

Des études suggèrent que, dans les **cellules végétales**, jusqu'à 80 % de l'activité golgienne serait dévolue à la **synthèse et l'exocytose des polysaccharides pariétaux** (autres que la cellulose) !

- Enzymes fonctionnelles** de la **matrice** (ex. chez les plantes : expansines déstructurant la paroi lors de l'élongation cellulaire)
- Cellulose-synthases** (plantes) échouant *in fine* dans la membrane plasmique.

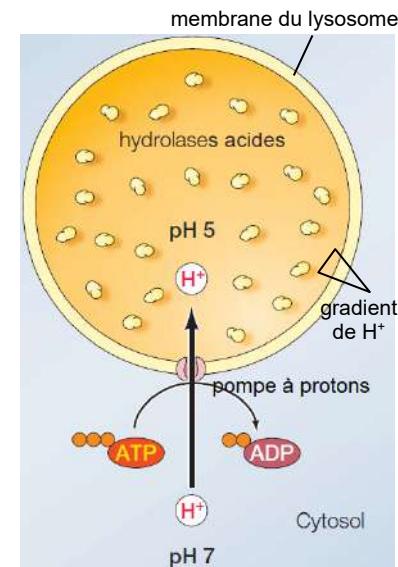
- Au niveau du **métabolisme lipidique**, l'appareil de GOLGI est enfin le siège de :
 - La **synthèse des sphingolipides** ;
 - La **glycosylation de lipides** en **glycolipides**.

d. Les lysosomes, organites de taille vésiculaire, acides, riches en enzymes hydrolytiques digérant les molécules endocytées et les organites endommagés [cellules animales]

- Les **lysosomes** (figure 16) sont des **petits organites au pH acide** (env. 5 – contre env. 7 dans le cytosol) **présents dans les cellules animales** et contenant des **enzymes hydrolytiques**, c'est-à-dire des **protéines capables de dégrader les molécules biologiques par attaque aqueuse**.

Des **pompes à protons ATP-dépendantes**, situées au niveau de la **membrane lysosomiale**, assurent l'entretien du **gradient de protons** entre compartiment lysosomal et hyaloplasme.

- Au **MET**, leur **richesse en protéines** peut les faire apparaître comme **plus foncés** (= plus réfringents aux électrons) que le **reste du cytoplasme**, mais ce n'est **pas systématique** (figure 17).
- Les lysosomes permettent notamment la **digestion** (figures 18-19) :
 - du **contenu des vésicules d'endocytose** (= **endosomes** même si ce terme a des sens variables – voir chapitre 7),
 - d'**organites endommagés** (dans ce dernier cas, l'organite est d'abord **entouré par un saccule de REG** et **englobé dedans**, avant que l'ensemble ne **fusionne avec un lysosome**).
 - dans les **types cellulaires correspondants** (ex. cellules immunitaires), de **vésicules d'endocytose renfermant des débris cellulaires ou des micro-organismes** (**phagosomes**).

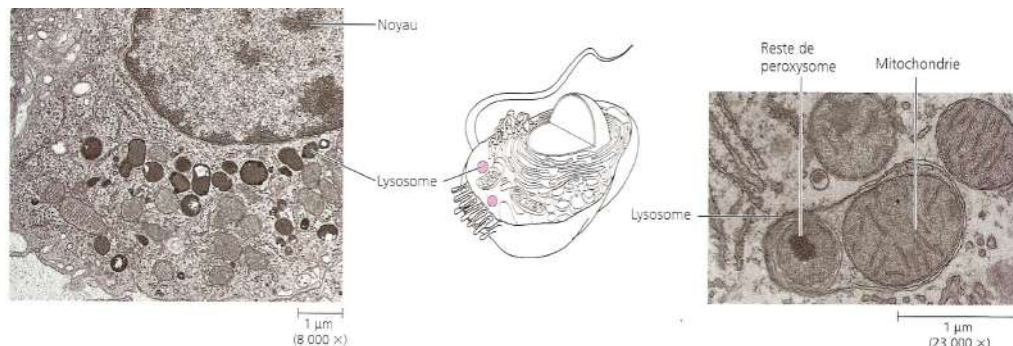


▲ FIGURE 16. **Lysosome**. D'après COOPER (2019), traduit et adapté.

- On appelle :
 - lysosome primaire** un **lysosome qui n'a pas encore fusionné avec une vésicule dont le contenu va être digéré**.
 - lysosome secondaire** l'ensemble fusionné lysosome primaire + vésicule dont le contenu est en cours de digestion.

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

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



(a) Lysosomes d'un globule blanc

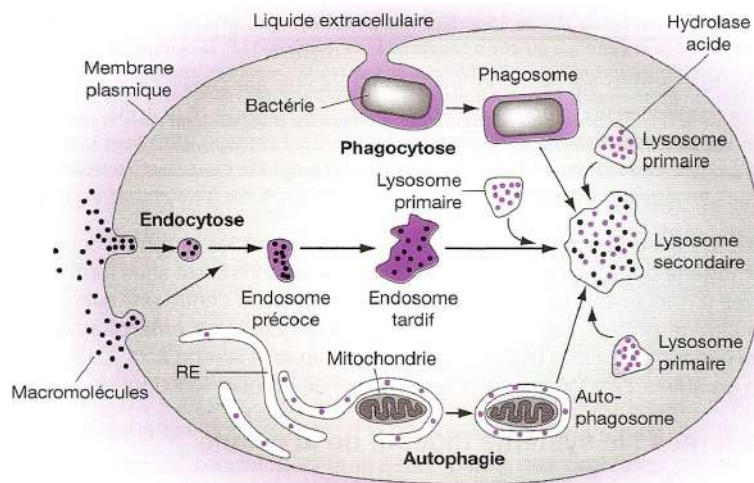
Lysosomes. (a) Les lysosomes de ce globule blanc de rat sont très sombres, parce que le colorant utilisé réagit avec l'un des produits de la digestion qu'ils contiennent (MET). Ce genre

de globule blanc ingère les agresseurs bactériens ou viraux et les détruit dans ses lysosomes. (b) Dans le cytoplasme de cette cellule hépatique, on peut voir un lysosome autophagique qui a

(b) Digestion d'organites par un lysosome

englobé deux organites défectueux, en l'occurrence une mitochondrie et un peroxysome (MET).

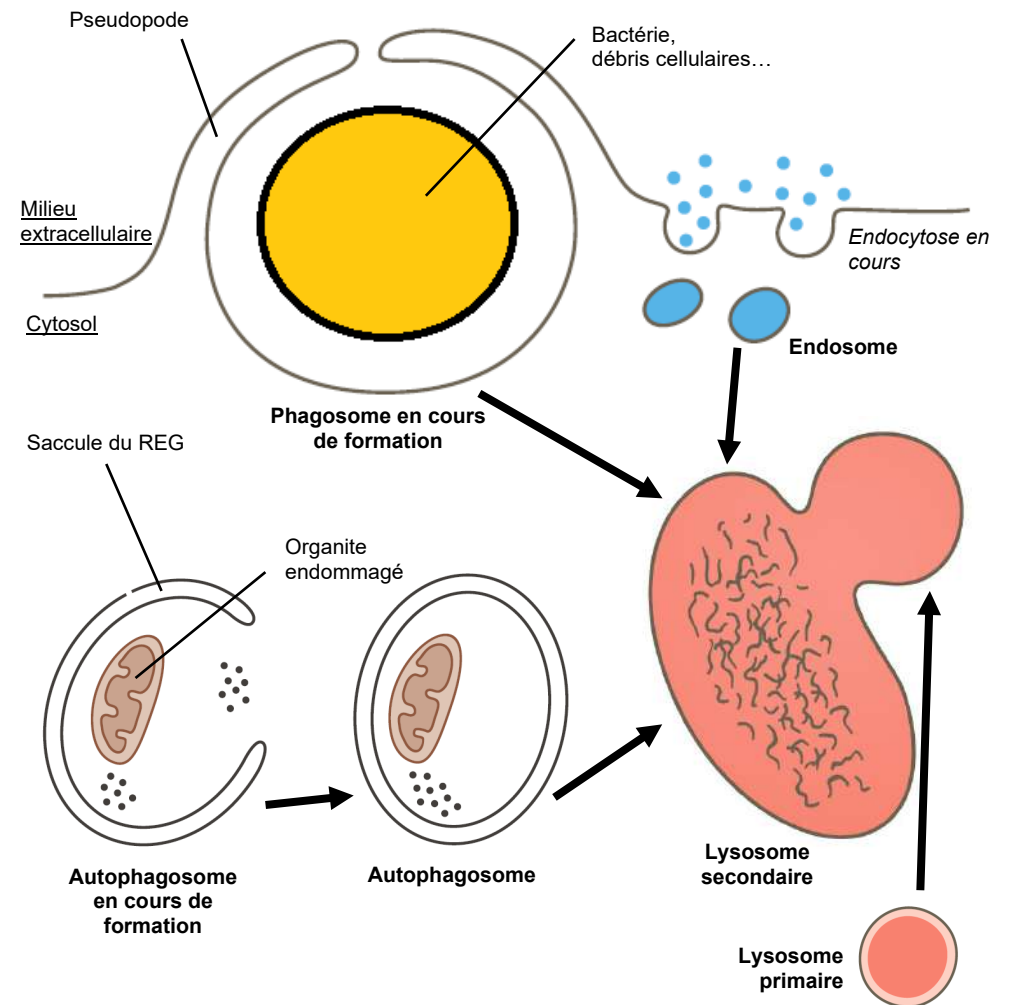
▲ FIGURE 17. **Les lysosomes.** D'après CAMPBELL & REECE (2004).



Rôles des lysosomes

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

▲ FIGURE 18. **Lysosomes et digestion des endosomes.** D'après BREUIL (2007).



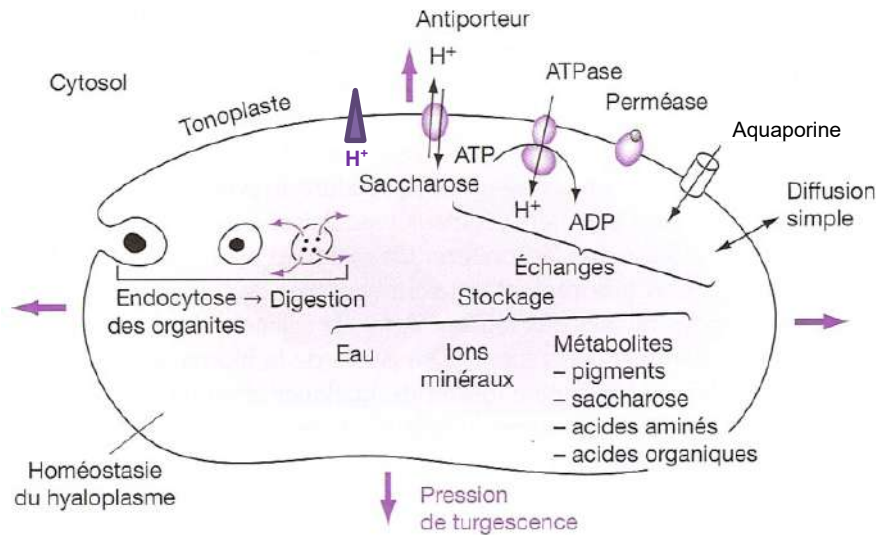
▲ FIGURE 19. **Lysosomes et fonctionnement cellulaire : une vision simplifiée.** Les flèches indiquent des déplacements, des formations de vésicules et/ou des fusions. Original, très librement recomposé et modifié d'après des schémas de LÜLLMANN-RAUCH & ASAN (2019).

- **Endosome** : vésicule d'endocytose (généralement de petite taille, inférieure à 200 nm). Le terme peut être défini un peu différemment (voir chapitre 7).
- **Phagosome** : vésicule de phagocytose, correspondant à l'endocytose de particules biologiques de grande taille (y compris des micro-organismes ou des débris cellulaires) (taille supérieure à 200 nm).
- **Autophagosome** : vésicule limitée par un saccule de REG déformé renfermant des structures cellulaires vouées à destruction. Toutes ces structures fusionnent avec un lysosome primaire qui en digère le contenu, l'ensemble formé étant nommé un lysosome secondaire.

e. La vacuole (ou les vacuoles), compartiment turgescent à rôles multiples (osmose, réserve, recyclage moléculaire, squelette...) [cellules végétales]

- La **vacuole** (figure 20) est un **compartiment volumineux généralement unique se trouvant dans la plupart des cellules végétales et limité par une membrane nommée tonoplaste**.

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



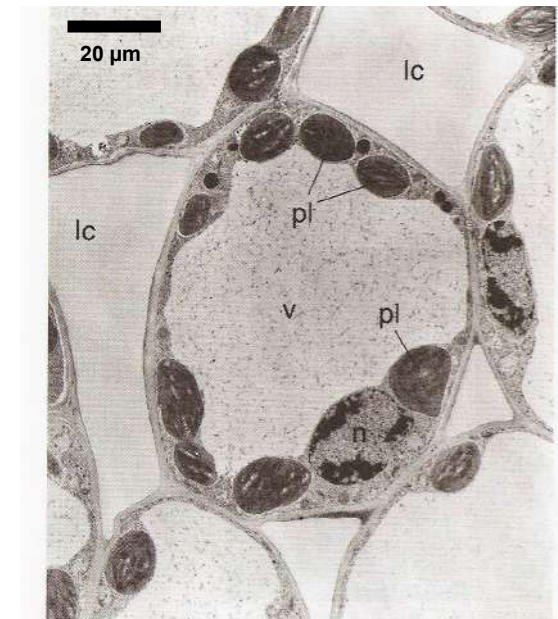
▲ FIGURE 20. **La vacuole**. D'après BREUIL (2007), corrigé.

- La vacuole d'une cellule parenchymateuse chlorophyllienne (figure 21) occupe **jusqu'à 95 % du volume cellulaire** et intervient dans **diverses fonctions** :
 - Gestion des déchets cellulaires** : les **macromolécules** ou les **organites à éliminer sont stockés et recyclés par la vacuole** qui pallie ainsi l'absence de système d'excrétion chez les végétaux ou l'absence de lysosomes en son sein.
 - Turgescence** : l'eau vacuolaire exerce une **pression de turgescence** contre la paroi, ce qui :
 - Maintient la **forme de la cellule** mais aussi plus généralement **du végétal** (l'eau forme un **hydrosquelette** et on qualifie souvent la paroi pectocellulosique de « **paroi squelettique** »).
 - Assure la **croissance en longueur** des cellules qui peuvent encore croître (**sans paroi secondaire**).
 - Structure la cellule** et organise le **cytoplasme**, rejetant les **organites en périphérie**.

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

Voir chapitre 7 (Membranes) + voir TP C

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



Parenchyme lacuneux.

Tige de Bryone. Cellules chlorophylliennes corticales. n, noyau ; pl, plaste ; v, vacuole ; lc, lacune. Coupe semi-fine colorée au bleu de toluidine, vue en microscopie photonique (Gr. x 400).

▲ FIGURE 21. **Cellule du parenchyme foliaire lacuneux d'Angiosperme Eudicotylédone montrant une volumineuse vacuole centrale (MET)**. D'après ROBERT & ROLAND (1998)

5. Les péroxysomes, organites de taille vésiculaire assurant le métabolisme des ROS et d'autres réactions, dont une partie de la photorespiration végétale [+ notion de microbody]

- Les **peroxyxysomes** sont des
 - organites plutôt petits** [chez les Animaux : 0,1–1 µm = de la taille d'une vésicule, voire plus petits ; chez les « plantes » : jusqu'à 1,7 µm]
- qui :
 - contiennent des **espèces réactives d'oxygène** ou **ROS** (reactive oxygen species = radicaux libres : peroxyde d'hydrogène H_2O_2 , anion superoxyde O_2^- , oxygène singulet $O_2^{\cdot}$...) qui y sont produites et/ou détoxifiées ;
 - contiennent des **enzymes hydrolysant les longs acides gras ou divers autres composés** (ex. alcool, toxines variées dans le foie des Mammifères) ;
 - participent, dans les cellules végétales chlorophylliennes, à la **photorespiration**, une voie métabolique complexe où coopèrent mitochondries, chloroplastes et peroxyxysomes grâce à l'activité oxydase de l'enzyme chloroplastique RuBisCO (voir chapitres sur le métabolisme) ;
 - interviennent dans des **voies métaboliques diverses qui sortent du champ du programme**.

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

- Les **peroxyxysomes** recouvrent des **spécialisations variées possibles** (glyoxysomes, glycosomes, hydrogénosomes...) dont **l'examen dépasse le cadre de ce cours**.

Les peroxyxysomes font-ils partie du système endomembranaire ?

Au sens large, les peroxyxysomes correspondent à ce que les Anglo-Saxons appellent – ou appelaient – « **microbodies** » [« **microcorps** » si l'on traduit littéralement] qui sont des **organites à métabolisme varié et content des ROS**. Bien que limités par une seule membrane et d'une taille vésiculaire, ils sont généralement considérés comme en dehors du réseau endomembranaire pour deux raisons principales :

- Ils ne **participent pas** au flux vésiculaire et de matière massif de l'axe REG-REL-GOLGI-lysosomes-endosomes-vésicules d'exocytose.
- Il semblerait de plus que les **peroxyxysomes** soient reliés par un **fin réseau de canalicules**, constituant un **réseau à part du système endomembranaire**.
- Leurs **protéines** sont **produites dans le cytosol** et **ne transitent pas par l'axe REG-GOLGI**, contrairement à celles du réseau endomembranaire.

6. Des organites semi-autonomes pluricompartimentés intervenant dans le métabolisme énergétique : mitochondries et plastides

a. Les organites semi-autonomes : organites capables de produire des polypeptides et issus d'une endosymbiose

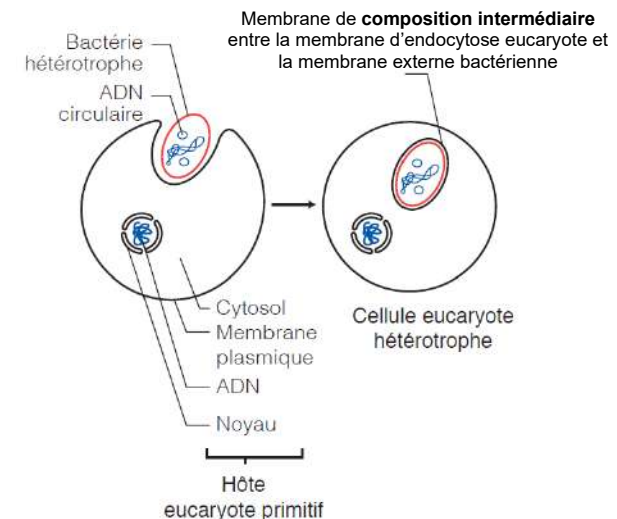
- On appelle **organites semi-autonomes** les **organites limités par une enveloppe qui possèdent leur propre ADN**, codant des polypeptides produits sur place grâce à des **ribosomes**, et dérivant (plus ou moins lointainement) d'anciennes **cellules procaryotes**.
- La **plupart des polypeptides mitochondriaux ou chloroplastiques sont néanmoins codés par le génome nucléaire** ; cela montre qu'il y a eu, évolutivement, **transfert de nombreux gènes de l'organite vers le noyau**.

b. L'endosymbiose (primaire ou secondaire) des organites semi-autonomes : arguments et modalités

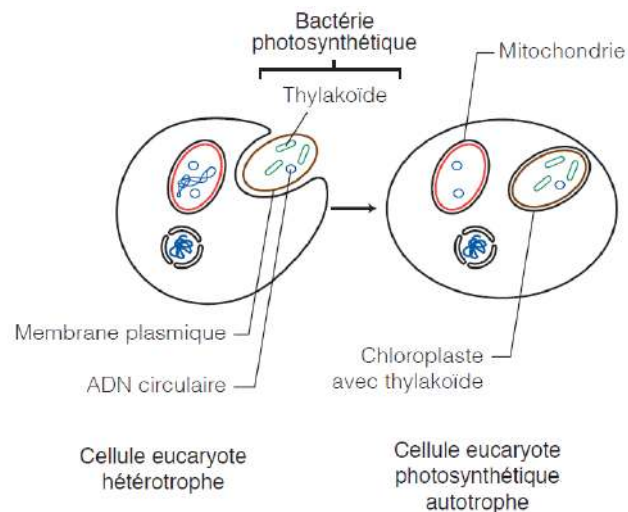
a. Notion d'endosymbiose et arguments

- Les scientifiques sont aujourd'hui d'accord pour affirmer que **les mitochondries et les plastides sont d'anciennes cellules eubactériennes** (sans doute proches respectivement des **Protéobactéries alpha** et des **Cyanobactéries**) **internalisées par endocytose qui sont devenues ensuite des structures cellulaires à part entière**, quoique conservant des caractéristiques procaryotes. C'est la **théorie endosymbiotique** de l'origine de ces organites.
- On peut énoncer les **arguments** suivants qui assoient cette vision aujourd'hui **admise par la communauté scientifique** :
 - Structure et fonctionnement du **génome** de ces organites de type **procaryote** (la présence de **ribosomes** et de **gènes** dans ces organites permet une activité propre de **synthèse protéique**) ;
 - Division de ces organites par **scissiparité** (pas de processus mitotique) ;
 - Nombreux **gènes en commun** avec des Eubactéries ;
 - Phylogénies moléculaires** (ARNr et autres) attestant l'origine eubactérienne ;
 - Présence de **composés bactériens** au niveau de l'**enveloppe** de certains organites semi-autonomes (exemple de la **cardiolipine** dans la **membrane interne des mitochondries** qui assure l'**étanchéité aux protons** et se retrouve chez les **Eubactéries**).
 - Etc.

β. Endosymbiose primaire (cas des mitochondries de tous les Eucaryotes et des plastides de la Lignée verte) vs. endosymbiose secondaire (cas des plastides d'autre lignées)



▲ FIGURE 22. **Endosymbiose d'une Protéobactérie (bactérie Gram -) devenue une mitochondrie : un scénario ultra simple.** D'après SEGARRA *et al.* (2014)



▲ FIGURE 23. **Endosymbiose primaire d'une Cyanobactérie (bactérie Gram -) devenue un plaste : un scénario ultra simple.** D'après SEGARRA et al. (2014)

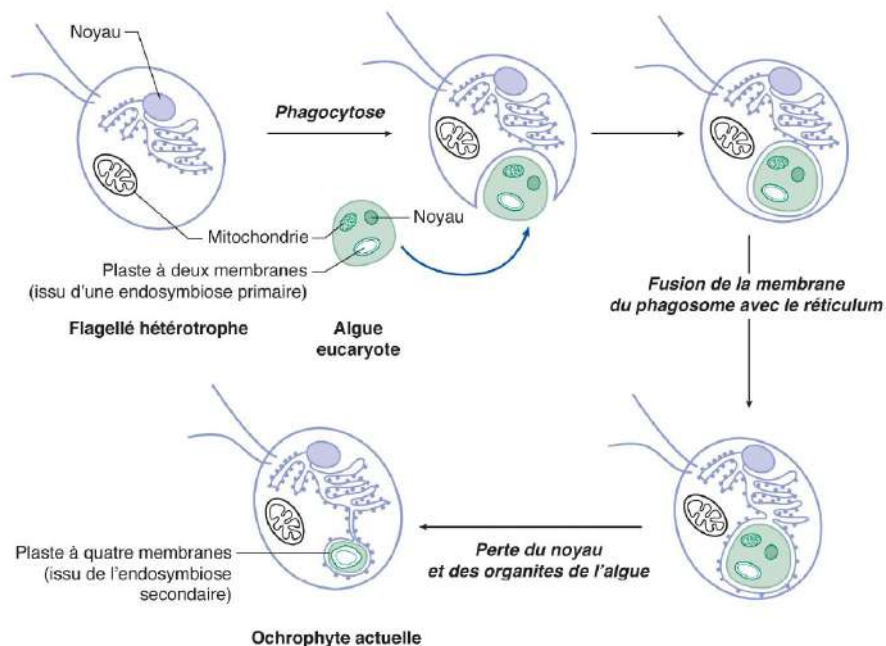


FIGURE 24. **Une endosymbiose secondaire : cas des Ochrophytes.** D'après SEGARRA et al. (2015).

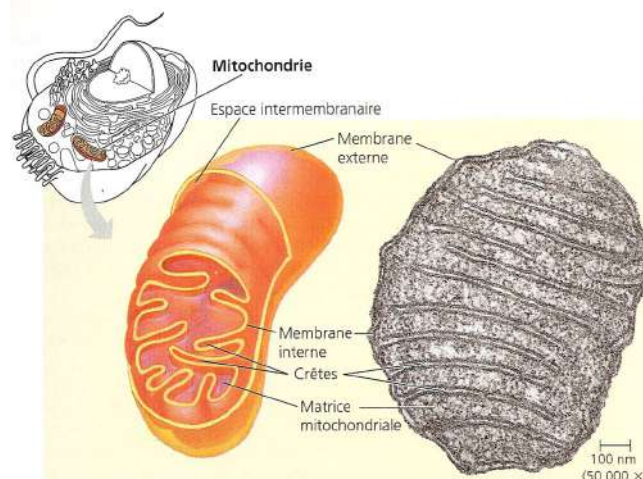
- Les **mitochondries des Eucaryotes** ou bien les **plastides de la Lignée verte** (à laquelle appartiennent les **Angiospermes**) sont issus d'une **endosymbiose primaire** (figures 22-23), c'est-à-dire de l'**endosymbiose d'une Bactérie**.
- De **nombreux plastides d'Eucaryotes** sont en revanche issus de l'**endosymbiose de cellules eucaryotes déjà photosynthétiques** : on parle alors d'**endosymbiose secondaire** (pouvant aboutir à des plastides à trois, voire quatre membranes !) (figure 24).

c. Les mitochondries, organites assurant la respiration cellulaire et participant à des réactions anaboliques [toutes cellules eucaryotes]

- Les **mitochondries** (figures 25-27) (1-2 μm) sont des **organites pluricompartimentés limités par une enveloppe (double membrane) et qui produisent l'essentiel de l'adénosine triphosphate (ATP) utilisée dans la plupart des activités cellulaires consommatrices d'énergie chimique**. Cette ATP est produite par une voie métabolique nommée **respiration cellulaire**.
Voir chapitres sur le métabolisme
- La **mitochondrie** intervient aussi dans l'**anabolisme** de certaines molécules.

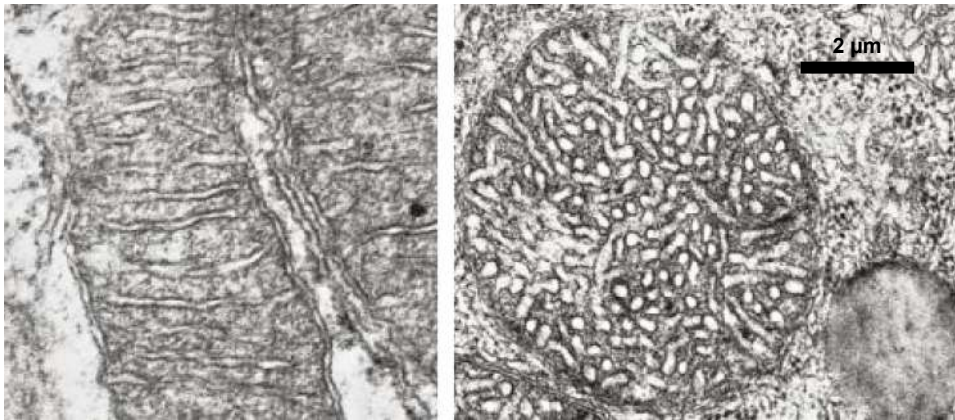
Quelques caractéristiques

- La **membrane interne présente de nombreux replis (crêtes mitochondriales)** et une quantité importante d'**ATP synthases** [= **ATP synthétases** = **sphères pédonculées**] (**enzymes qui produisent l'ATP**) ;
- L'**espace intermembranaire est très étroit, ce qui permet d'y concentrer facilement des protons H^+** ;
- Le **compartiment le plus interne s'appelle matrice mitochondriale** ; elle contient des **inclusions** et des **ribosomes** ;
- **Cet organite possède son propre ADN dans la matrice ainsi que des ribosomes** (production de quelques protéines ou sous-unités de protéines : la plupart des **polypeptides mitochondriaux** sont toutefois **codés par le génome nucléaire**) ;
Exemple chez l'Homme : on trouve seulement **37 gènes** codant **22 ARNt, 2 ARNr et 13 ARNm** de polypeptides...
- Il y a **d'autant plus de mitochondries dans une cellule que celle-ci est active** (mobilité, production intense de protéines...).

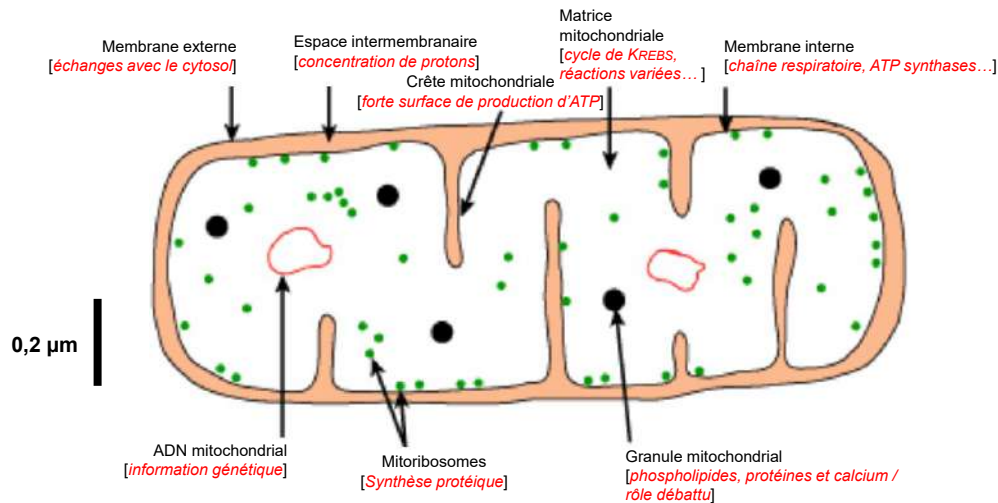


Mitochondrie. La mitochondrie est le site de la respiration cellulaire. Sa double membrane apparaît clairement sur cette illustration et sur cette micrographie électronique (MET). Des crêtes sont formées par les replis de la membrane interne. Celle-ci délimite deux compartiments, comme le fait ressortir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

▲ FIGURE 25. **Une mitochondrie.** D'après CAMPBELL & REECE (2004).



▲ FIGURE 26. Mitochondries en coupes longitudinale (à gauche) et transversale (à droite).
D'après LÜLLMANN-RAUCH & ASAN (2019).



▲ FIGURE 27. Organisation fonctionnelle d'une mitochondrie.

Fond de schéma : [https://biologie-enligne.univ-](https://biologie-enligne.univ-lille.fr/biocellulaire/apprendre/chapitre10/ch10_page2.htm)

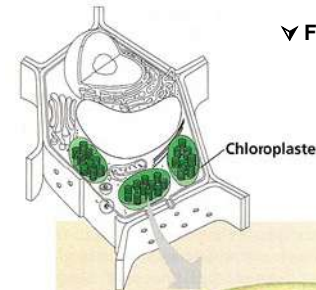
[lille.fr/biocellulaire/apprendre/chapitre10/ch10_page2.htm](https://biologie-enligne.univ-lille.fr/biocellulaire/apprendre/chapitre10/ch10_page2.htm) (consultation décembre 2021)

d. Les chloroplastes, organites réalisant la photosynthèse [cellules végétales]

- Les **chloroplastes** (figures 28-29) sont des **organites semi-autonomes volumineux** (plusieurs μm) dans lesquels se réalisent la photosynthèse et de nombreuses réactions anaboliques.

Voir chapitres sur le métabolisme

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



▼ FIGURE 28. Les chloroplastes. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

Le chloroplaste est le site de la photosynthèse. Comme dans le cas de la mitochondrie, l'enveloppe qui l'entoure se compose de deux membranes séparées par un espace intermembranaire étroit. La membrane interne retient un liquide, le stroma, dans lequel baigne un troisième compartiment qui possède sa propre membrane, le thylakoïde. Les empilements de sacs aplatis (les thylakoïdes) se nomment grana. Ceux-ci communiquent entre eux au moyen de fins tubules reliant des thylakoïdes (MET).

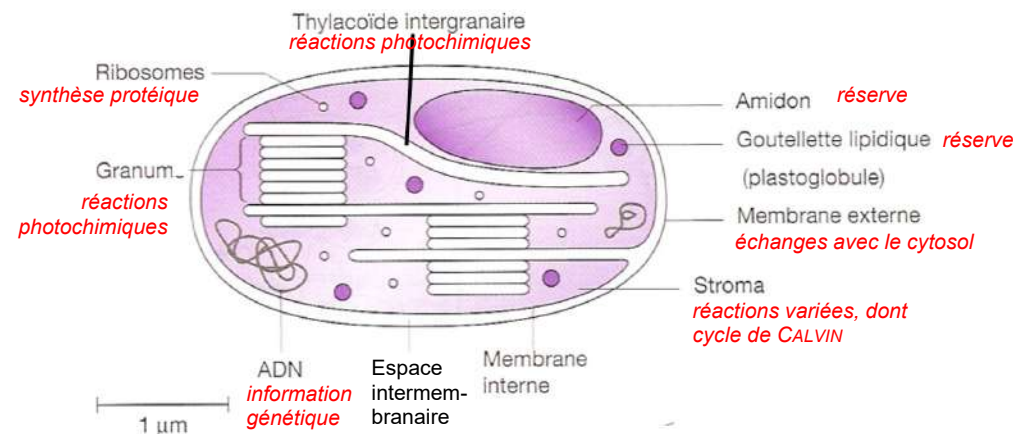
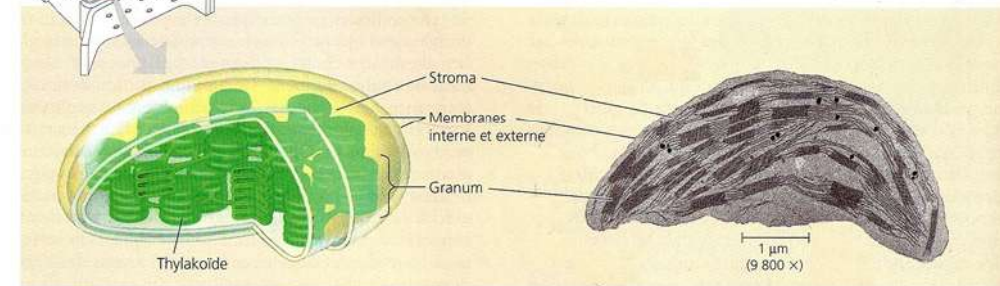
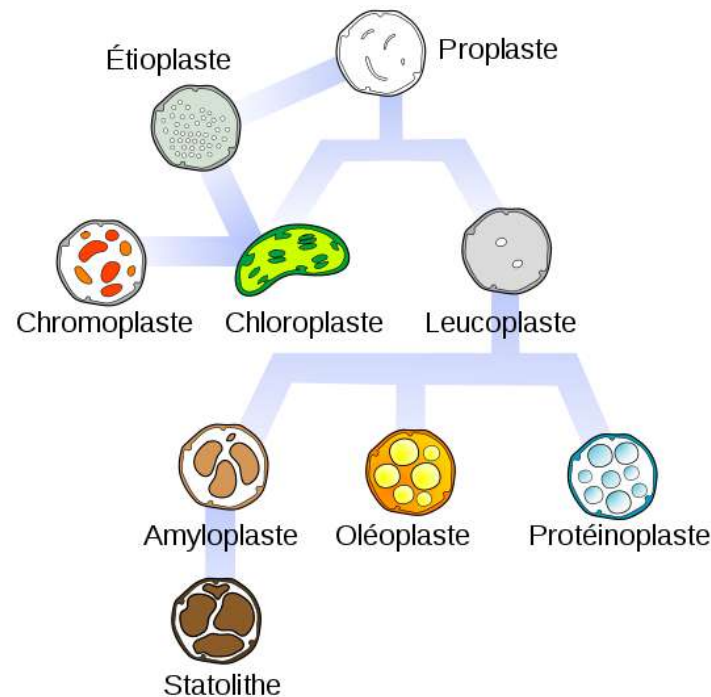


FIGURE 29. Organisation fonctionnelle d'un chloroplaste chez une Angiosperme.
D'après BREUIL (2007), modifié.

e. L'existence d'autres types fonctionnels de plastes dans des cellules autres que les cellules chlorophylliennes [cellules végétales]



▲ FIGURE 30. **Diversité fonctionnelle des plastes chez les Angiospermes.** Wikipédia (septembre 2015). Le terme de **leucoplaste** (du gr. *leucos*, blanc) renvoie à tous les plastes non pigmentés.

- Il existe d'autres types de plastes (proplastides, amyloplastides, chromoplastides...). Si fondamentalement les **plastides** ont un rôle de **photosynthèse** (on parle de **chloroplaste**, même si ce terme est réservé par certains auteurs aux plastides de la Lignée verte), divers groupes ont acquis des **plastides** qui se sont éloignés de leur fonction initiale.
- On peut citer les **principaux plastides** suivants (figure 30) :
 - Les **chloroplastes** : **plastides différenciés (dont la structure rappelle les plastides ancestraux tels qu'ils devaient être suite à l'endosymbiose primaire) et qui ont pour rôle principal la photosynthèse**, même si on y trouve aussi des réserves d'amidon chez les Chlorobiontes (alors que ces réserves sont plutôt extraplastidiales dans les autres groupes) [présents chez les tous organismes photosynthétiques].
 - Les **amyloplastides** : **plastides dépourvus de chlorophylles où s'accumulent des réserves d'amidon et qui sont surtout rencontrés dans les cellules-puits (tissus hétérotrophes)** [présents chez les Chlorobiontes uniquement].
 - Les **chromoplastes** : **plastides contenant des pigments orangés ou jaunes (souvent des caroténoïdes) qui peuvent être situés dans des globules lipidiques intraplastidiaux, des tubules dérivant des thylakoïdes ou encore des structures cristallisées.** Ces plastides ont essentiellement un rôle d'attraction

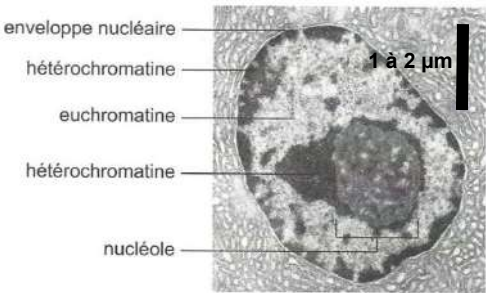
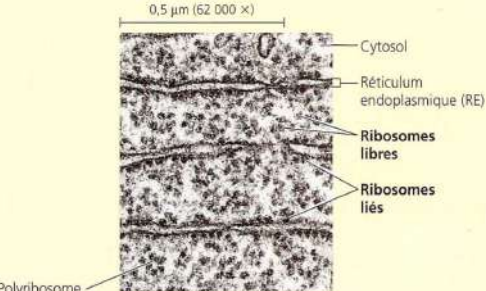
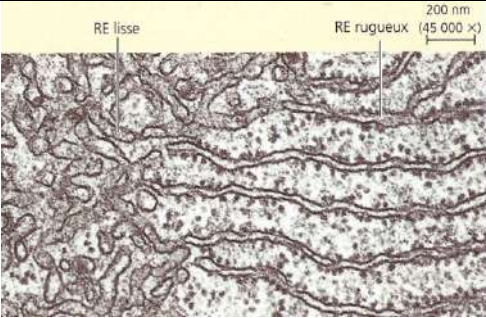
des Animaux (prédateurs pour les fruits, pollinisateurs pour les fleurs...) [présents chez les Spermatophytes, surtout les Angiospermes].

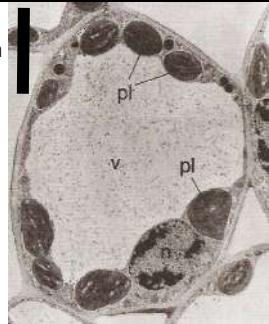
- Les **oléoplastes** : **plastides stockant des lipides sous forme d'importants globules lipidiques (oléosomes), surtout rencontrés dans les semences** [Spermatophytes].
- Les **protéoplastes (= protéino-plastes)** : **plastides stockant des protéines sous forme généralement dissoute ou cristalline, surtout dans les semences** [Spermatophytes].
- Les **étioplastes** : **chloroplastes dégénérés, souvent dépourvus de chlorophylles, qui se mettent en place suite à une période prolongée d'obscurité** [surtout cités chez les Angiospermes où ils ont été étudiés].
- Les **proplastides** (à ne pas confondre avec **protoplaste**, cellule chlorophyllienne sans paroi) : **plastides indifférenciés, présentant peu ou pas de thylakoïdes, que l'on rencontre dans les cellules indifférenciées** (zygote, cellules méristématiques...) [Présents chez les Embryophytes, notamment les Plantes vasculaires].

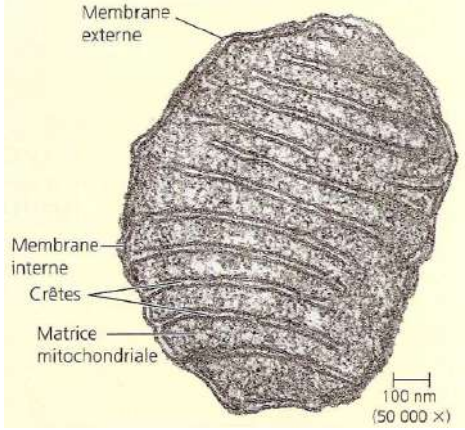
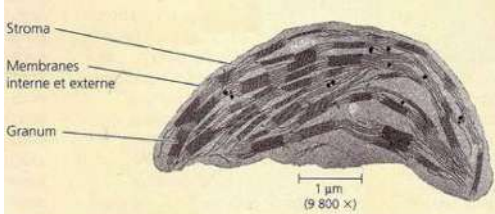
7. Bilan : vue d'ensemble des organites

- Voir le **tableau I**.

TABEAU I. Organisation fonctionnelle de la cellule eucaryote : vue d'ensemble.
D'après BREUIL (2007).

Structure cellulaire	Organisation	Fonction	Électronographie (MET)
NOYAU	Enveloppe nucléaire	- Double membrane percée de pores (pas toujours visibles au MET) - Échanges avec le cytosol : ARN, ribosomes, protéines	 enveloppe nucléaire hétérochromatine euchromatine hétérochromatine nucléole PEYCRU <i>et al.</i> (2013)
	Chromatine	- ADN plus ou moins condensé dans le nucléoplasme > euchromatine (<i>très décondensée</i>) + hétérochromatine (<i>relativement condensée</i>) - Stockage de l'IG - Duplication de l'IG (par réplication de l'ADN) - Expression génétique : transcription (= production des ARN)	
	Nucléole(s)	- Zone très riche en protéines (très sombre au MET) et plutôt ovoïde - Synthèse des ARNr et assemblage des sous-unités ribosomiques	
CYTOPLASME	Cytosol	- Liquide fondamental de la cellule riches en solutés variés - Contient des ribosomes - Fonctions variées (nombreuses réactions anaboliques et cataboliques) - Ribosomes : traduction (= synthèse de protéines)	 0,5 µm (52 000 x) Cytosol Réticulum endoplasmique (RE) Ribosomes libres Ribosomes liés Polyribosome Micrographie illustrant des ribosomes (MET) CAMPBELL & REECE (2004)
	Réticulum endoplasmique granuleux (REG)	- Sacculs de section constante (saccul en coupe : 2 membranes rapprochées) et espacés régulièrement , portant de nombreux ribosomes liés - [Fabrication et] maturation des protéines membranaires et des protéines destinées à la sécrétion	 RE lisse RE rugueux (45 000 x) 200 nm CAMPBELL & REECE (2004)
	Réticulum endoplasmique lisse (REL)	- Réseau de tubules (tubule en coupe : forme ovoïde ou tubulaire) et dépourvues de ribosomes liés - Synthèse de lipides variés : phospholipides, cholestérol, stéroïdes... - Stockage de calcium (calciosome)	

Appareil de GOLGI (dictyosomes)	- Sacculles fins et très rapprochés + vésicules (vésicule : petit compartiment cellulaire sphérique)	- Tri et modification des protéines membranaires et destinées à la sécrétion	 CAMPBELL & REECE (2004)
Lysosomes <i>[c. animales]</i>	- Compartiments ovoïdes difficiles à caractériser sur le plan ultrastructural - pH acide, riches en enzymes hydrolytiques	- Digestion des déchets cellulaires, des organites endommagés et du contenu des endosomes (voire phagosomes)	100 nm 
Vacuole <i>[c. végétales]</i>	- Compartiment très grand et souvent unique (sauf <i>cellules méristématiques</i> : multiples petites vésicules)	- Gestion / recyclage des déchets cellulaires - Turgescence - Homéostasie cellulaire et tampon ionique - Stockage de pigments hydrophiles - Stockage de métabolites variés : saccharose, acide malique...	20 µm  ROBERT & ROLAND (1998a)
Péroxyssomes	- Allure de vésicules	- Gestion des ROS (<i>reactive oxygen species</i>) - Voies métaboliques variées, exemple : photorespiration chez les plantes	[Allure de vésicule ; granulations et caractère foncé ou clair variables]

Mitochondries [organe semi-autonome : origine endosymbiotique]	- Double membrane (enveloppe) - Membrane interne avec des crêtes riches en sphères pédonculées - Présence d'ADN (rarement visible au MET) et de ribosomes dans la matrice	- Respiration cellulaire : production d'ATP par oxydation de matière organique	 CAMPBELL & REECE (2004)
Chloroplastes [c. végétales chlorophylliennes] [organe semi-autonome : origine endosymbiotique]	- Double membrane (enveloppe) - Présence de saccules nommés thylakoïdes, localement empilés en grana - Présence d'ADN (rarement visible au MET) et de ribosomes dans le stroma - Inclusions, notamment amidon et gouttelettes lipidiques	- Photosynthèse : production de matière organique à partir de matière minérale et de lumière	
Existence d'autres plastes dans d'autres cellules végétales : proplast, amyloplast, chromoplast...			

C. Une organisation des cellules bactériennes notamment caractérisée par une compartimentation faible

- Nous allons à présent nous concentrer sur le **type cellulaire procaryote**. Le **type procaryote étudié** est la **cellule bactérienne** (= **eubactérienne**) ; on exclut ici les Archées.

1. Une membrane plasmique, une paroi et d'éventuelles expansions

a. Une membrane plasmique semblable à celle des Eucaryotes

- L'organisation de la **membrane plasmique** des **Bactéries** ne présente **pas de différences notables** avec celles des Eucaryotes. Il peut exister du **glycocalyx** chez les **Bactéries** mais sa présence n'est pas systématique.

b. Une paroi à rôle squelettique de deux types : **GRAM +** et **GRAM -**

- Le **test de GRAM**, inventé par le microbiologiste danois Hans C. J. GRAM (1853-1938) en **1884**, est pratiqué dans le **TP SV C** auquel nous renvoyons. Rappelons qu'il permet de caractériser **deux types de parois (matrices extracellulaires)** (figures 31-32) :

Les **composés pariétaux** sont souvent reconnus comme **éléments antigéniques** par le **système immunitaire** chez les Mammifères par exemple. Notons que le **lysozyme** est une **enzyme digérant la paroi muréique**, c'est-à-dire les **peptidoglycanes bactériens**.

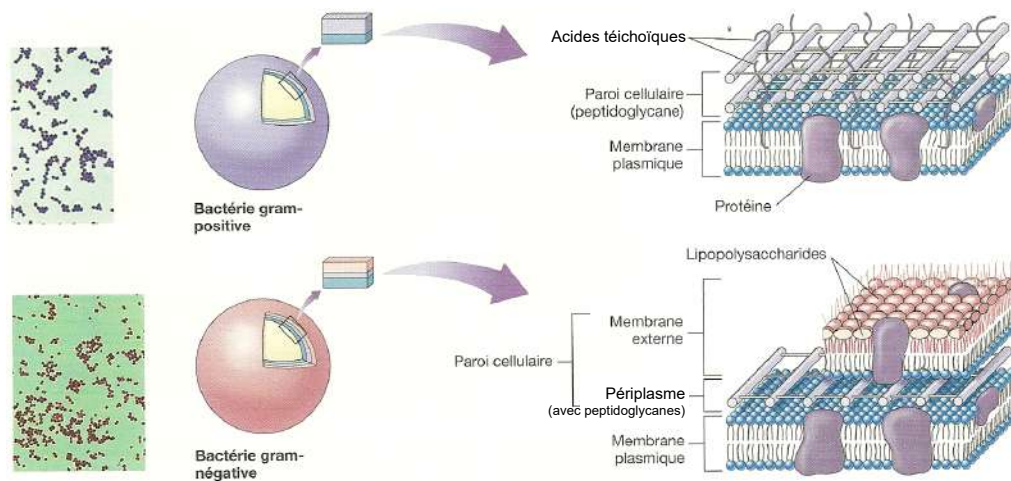
- La **paroi des bactéries GRAM +** est **constituée d'une épaisse couche de peptidoglycanes**

Lors de la coloration de GRAM, a **forte épaisseur de peptidoglycanes** résiste à la **décoloration du cytosol préalablement coloré au violet de gentiane** en laissant peu passer l'alcool.

- (!) Dans ces parois, des **acides téichoïques** (**composés complexes contenant des phosphates, des glycérols et des pentoses**) permettent de lier membrane et paroi.
- La **paroi des bactéries GRAM -** est **constituée d'un périplasme fin riche en peptidoglycanes et d'une membrane externe dont le feuillet externe est souvent riche en lipopolysaccharides (LPS), lipides particuliers porteurs de chaînes glucidiques plus ou moins longues** (qui forment alors le **glycocalyx**).

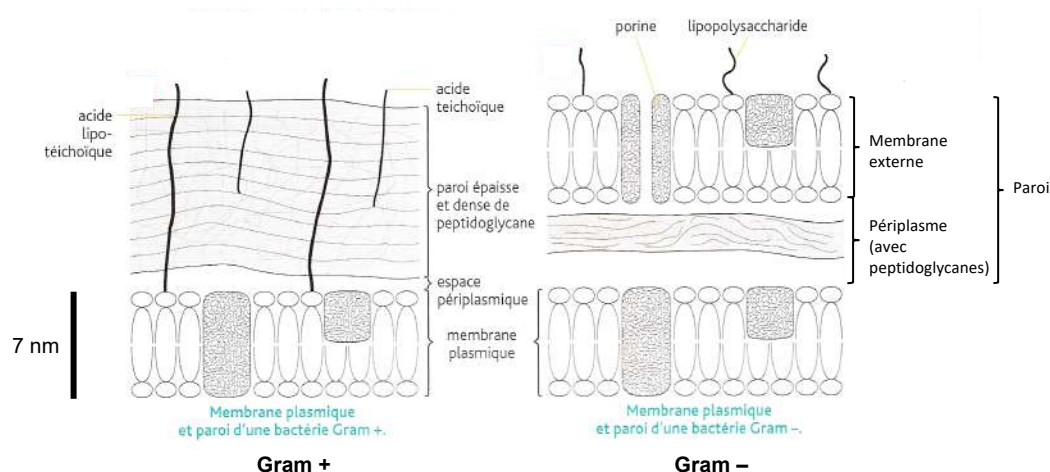
La **faible épaisseur de peptidoglycanes** n'empêche pas le passage de l'alcool, alors à même de **décolorer le cytoplasme coloré au violet de gentiane** lors de la coloration de GRAM.

Les types cellulaires traités ici (*E. coli*, Cyanobactéries, la plupart des *Rhizobium*) sont des bactéries Gram -.



La coloration de Gram. L'assise de peptidoglycane entourant les bactéries gram positif fixe le colorant crystal violet et les bactéries deviennent pourpres dans un frottis après l'application de la coloration de Gram (du nom de Hans Christian Gram, qui a mis au point cette technique). Possédant beaucoup moins de peptidoglycane (localisé entre la membrane plasmique et une membrane externe), les bactéries gram-négatives ne fixent pas le crystal violet et laissent apparaître le colorant rouge de fond (généralement la safranine).

▲ FIGURE 31. Types de parois bactériennes. D'après RAVEN *et al.* (2007), corrigé.



▲ FIGURE 32. Bactéries GRAM + et -. D'après BOUTIN *et al.* (2015), modifié.

- Parmi les rôles des parois, on peut citer les deux principaux :
 - La paroi confère à la bactérie sa forme et constitue le squelette externe de la bactérie (elle peut représenter 25 à 35 % du poids total de la bactérie).
 - La paroi contient la pression osmotique interne ; les bactéries exercent généralement une turgescence sur leur paroi.

- Chez les Bactéries Gram - (voir point suivant), on trouve des protéines particulières dans la membrane externe (et non la membrane plasmique), donc dans une partie de la paroi : les porines (encadré B).

Encadré B Les porines, des protéines de la membrane externe des Bactéries Gram - (et des mitochondries et plastes)

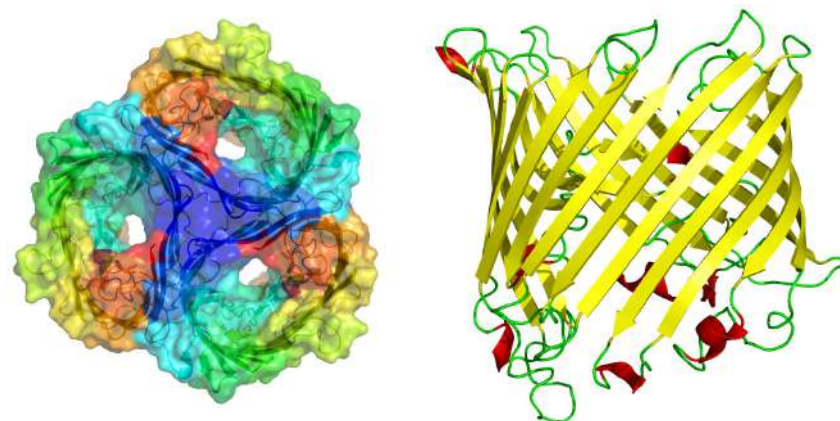


FIGURE a. Vue dorsale d'une porine montrant sa structure trimérique (à gauche) et vue latérale d'un protomère mettant en évidence le tonneau bêta (à droite).

D'après Wikipédia (septembre 2015)

- Les porines sont des protéines transmembranaires formant des canaux permettant la diffusion de petites molécules hydrophiles à travers la membrane externe des cellules bactériennes de type Gram - ; on les trouve aussi au niveau de la membrane externe des mitochondries et des plastes, ce qui est encore un argument en faveur de l'origine endosymbiotique de ces organites.
- Les porines sont des protéines de structure quaternaire constituées de trois protomères qui sont des canaux cylindriques accolés. Chaque canal est lui-même constitué de tonneaux bêta, regroupements circulaires de feuillets bêta plissés (figure a). C'est tout à fait singulier pour une protéine transmembranaire : en effet, la plupart des autres protéines transmembranaires connues présentent des hélices alpha dans leurs portions transmembranaires et non des feuillets bêta comme les porines.
- Les porines permettent le passage d'ions et de petites molécules organiques dans les deux sens au travers de la membrane externe. Elles sont généralement peu sélectives.

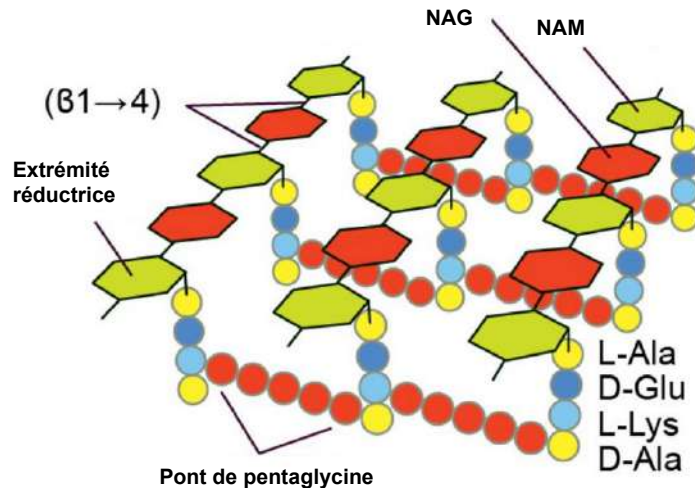
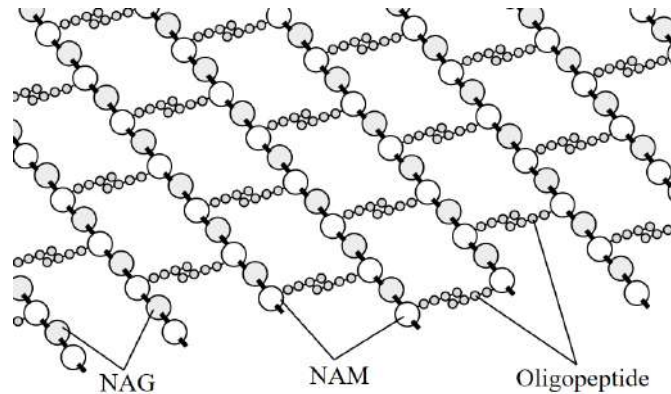
Focus sur les peptidoglycane (limite programme) [gel hydraté : résistance aux forces de compression, mais aussi à la tension] [tous Gram]

- Les peptidoglycane = la muréine = le mucocomplexe = les mucopeptides de la paroi des Eubactéries (figure 33) des polymères glucidiques reliés par des ponts peptidiques. Le squelette glucidique est composé d'un polymère d'acétyl-glucosamine (NAG) et d'acide N-acétyl-muramique (NAM) liés par des liaisons β 1-4, ce qui garantit la linéarité de la molécule. Deux polysaccharides sont liés au

niveau des NAM par des **ponts peptidiques**, courts peptides pouvant être constitués de différents types d'acides aminés (alanine, glutamate...).

Les **peptidoglycanes** sont des **substances gélifiantes qui font de nombreuses liaisons avec l'eau** ; ils **constituent l'essentiel de la paroi bactérienne** qui assure une **protection mécanique** mais aussi maintient la **forme de la cellule**, la protégeant des chocs osmotiques.

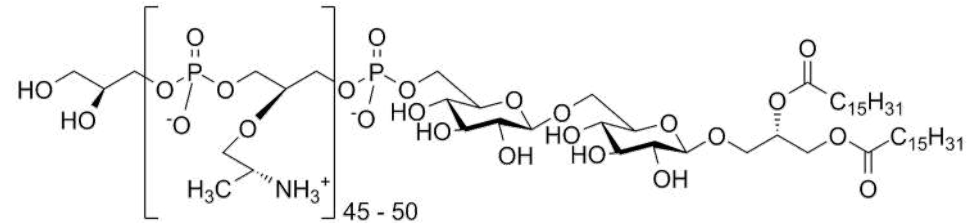
Ce sont les **peptidoglycanes** qui expliquent la façon dont agit la **coloration de GRAM**. Les **Gram +** ont une **paroi plus épaisse** que les **Gram -** et non recouverte d'une membrane externe comme les **Gram -** ; les **différences de coloration** en découlent.



▲ FIGURE 33. **Peptidoglycanes : deux représentations** [limite programme].
Wikipédia (août 2015) et DSM (novembre 2021).

Focus sur les acides téichoïques (limite programme) [résistance aux forces de tension, avec tolérance d'une petite élasticité] [Gram +]

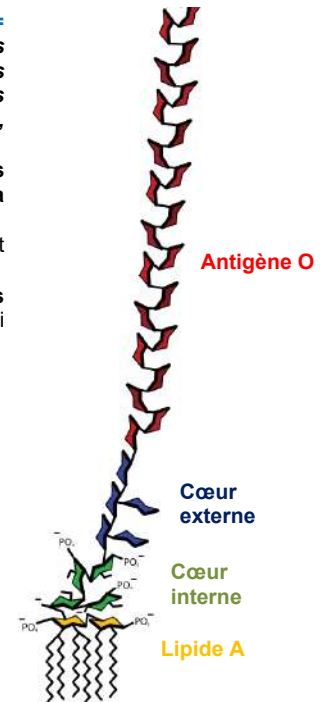
- L'**acide téichoïque** est un **composé linéaire de phosphates associés au glycérol ou au ribitol (un pentose)**. Son caractère ionisé négatif lui permet d'attirer des cations (calcium, potassium).
- Les **acides téichoïques ancrés (de manière covalente) dans la membrane** sont appelés **acides lipotéichoïques (LTA, lipoteichoic acids)** (figure 34) alors que les **acides téichoïques liés (de manière covalente) aux peptidoglycanes** sont nommés **acides téichoïques pariétaux (WTA, wall teichoic acids)**. Bien entendu, ils peuvent être les deux à la fois.



▲ FIGURE 34. **Un acide lipotéichoïque (LTA)** [hors programme].
D'après Wikipédia (décembre 2021).

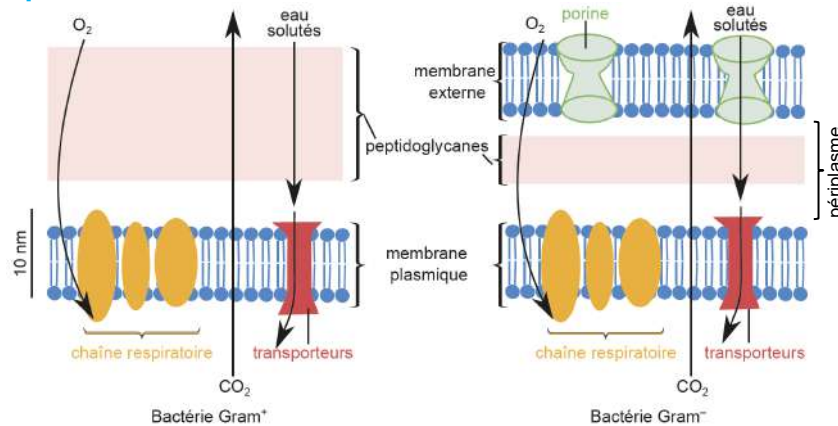
Focus sur les lipopolysaccharides (LPS) (limite programme) [défense + peut-être adhérence, reconnaissance...] [Gram -]

- Les **lipopolysaccharides (LPS) [= lipoglycanes = endotoxines]** sont des **lipides complexes (nommés lipides A : di-glucosamine porteur de multiples acides gras) couplés à des chaînes polysaccharidiques (noyau oligosaccharidique, antigène O polysaccharidique)** (figure 35).
- Ils sont **propres à la membrane externe des Bactéries GRAM -** mais sont **synthétisés dans la membrane interne** avant translocation.
- On pense que leur **rôle** est surtout **défensif**, constituant des **toxines** pour de **nombreux Eucaryotes**.
- Des interventions dans l'**adhérence entre Bactéries** dans les **biofilms** ou leur **reconnaissance** ont aussi été **suggérées** par certains travaux.

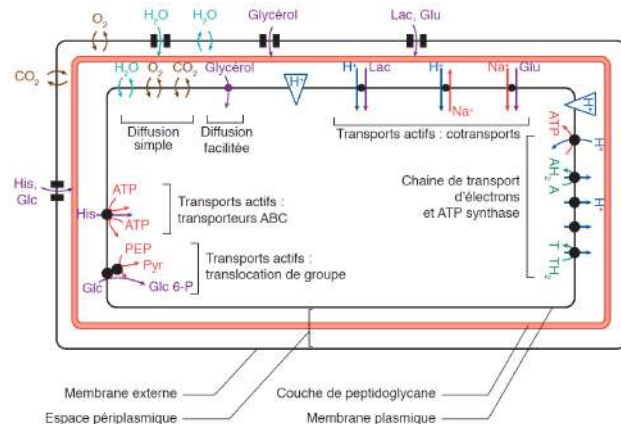


► FIGURE 35. **Un LPS** [limite programme].
D'après Wikipédia (décembre 2021).

c. Des échanges autorisés par la membrane et la paroi, ainsi que la respiration cellulaire



▲ FIGURE 36. Transferts au niveau des surfaces limitantes d'une Bactérie.
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021), modifié.



Les modalités de traversée de la membrane plasmique sont très diverses et illustrées sur la figure. Seuls quelques exemples ont été donnés par catégorie de biomolécules.

Abréviations des glucides :

Gal : galactose ; Glc : glucose ; Glc-6P : glucose 6 phosphate ; Lac : lactose

Abréviations des acides aminés :

Glu : glutamate ; His : histidine

Abréviations d'autres constituants :

T/TH2 : transporteur d'électrons oxydé/réduit ; A/AH2 : accepteur d'électrons oxydé/réduit

ATP : adénosine tri-phosphate ; PEP : phospho-énol-pyruvate ; Pyr : pyruvate

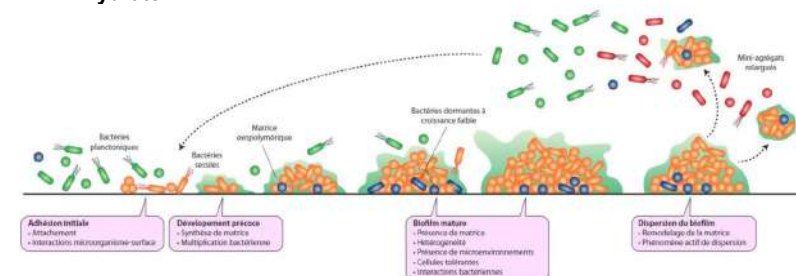
▲ FIGURE 37. Principaux transferts de matières chez *E. coli* [pour information].
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- La paroi est perméable aux gaz, à l'eau, aux petits solutés organiques et aux ions (figures 36-37) :
 - Grâce à la perméabilité des peptidoglycane (toutes Bactéries) ;
 - Grâce aux porines, pour les GRAM -.
- La membrane plasmique est plus sélective (figures 36-37), exprimant des transporteurs sélectifs contrôlant les échanges, ainsi que la chaîne respiratoire et des ATP synthases, assurant la respiration cellulaire (notamment chez les Bactéries aérobies). La concentration des protons est permise :
 - Chez les GRAM - : par le périclasme, fin compartiment limité par la membrane interne et la membrane externe où il est aisé de concentrer une substance.
 - Chez les GRAM + : par l'épaisse couche de peptidoglycane qui, malgré sa perméabilité, retient à court terme les substances près de la membrane plasmique (même s'il y a des fuites).

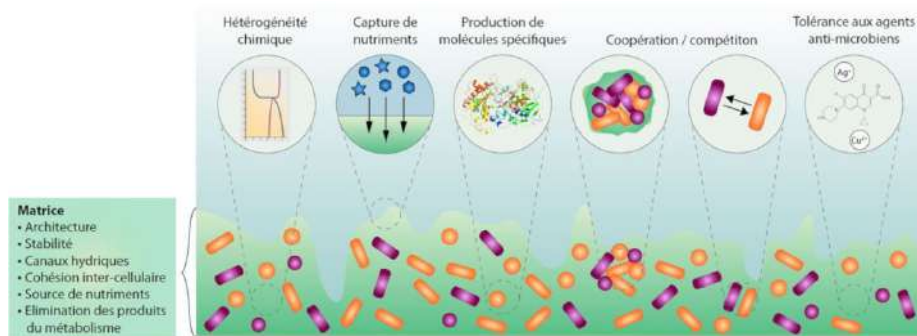
Chez les GRAM +, on a longtemps attribué la respiration à la présence de **mésosomes**, invaginations étroites de la membrane plasmique où l'on supposait qu'il était aisé de concentrer des protons... En réalité, les **mésosomes n'existent pas** ou plutôt, ce sont des **artefacts** ! Il est désormais parfaitement établi que leur apparition sur les électrographies dépend du protocole de fixation et de préparation des échantillons.

d. L'existence possible d'une expansion de la paroi (capsule, mucilages...) et la capacité de former des biofilms

- De nombreuses Eubactéries, y compris certaines souches d'*E. coli* (notamment celles qui sont hors de l'intestin), peuvent présenter une **capsule**, c'est-à-dire une **expansion de la paroi de nature le plus souvent polysaccharidique** aux rôles de **protection**, notamment dans le cadre de la **protection contre les défenses immunitaires des hôtes infectés**. Cette capsule peut aussi permettre la mise en dormance de certains individus.
- Certaines Bactéries, dont les **Cyanobactéries**, produisent des **gels polysaccharidiques qui se gonflent d'eau** : on les appelle **mucilages** (mais ce n'est pas une spécificité bactérienne). Ces gels permettent de **maintenir un environnement hydraté** autour des cellules et/ou de **grouper des cellules**.
- Notons que de nombreuses populations bactériennes peuvent former des **biofilms**, **structures plus ou moins planes d'accumulation des Bactéries et autres micro-organismes adhérents entre eux dans une « matrice » organique et hydratée commune, de sorte qu'ils se protègent les uns les autres en maintenant ainsi un micro-habitat favorable** [exemple de biofilm : la plaque dentaire] (figures 38-39). Ils se forment plutôt en milieu aqueux ou au moins hydraté.



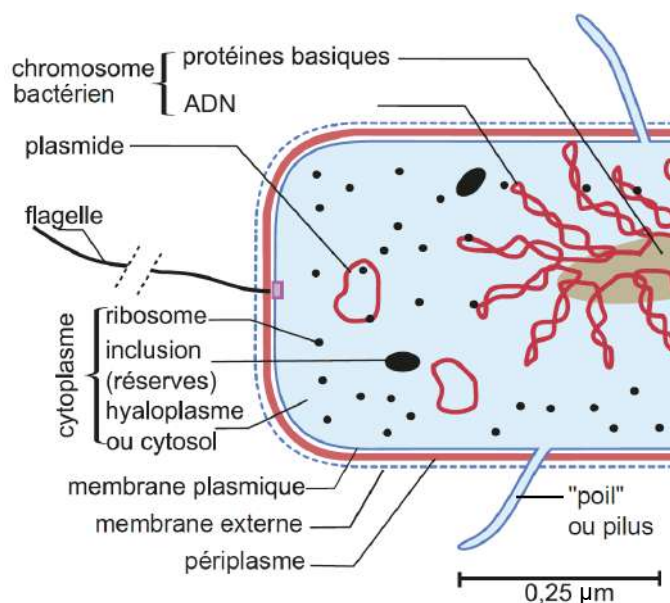
▲ FIGURE 38. La formation d'un biofilm [pour information].
<https://www.encyclopedie-environnement.org/sante/biofilms-bacteriens/>
(consultation décembre 2021).



▲ FIGURE 39. La dynamique d'un biofilm : intérêts pour les protagonistes [pour information].
<https://www.encyclopédie-environnement.org/sante/biofilms-bacteriens/>
 (consultation décembre 2021).

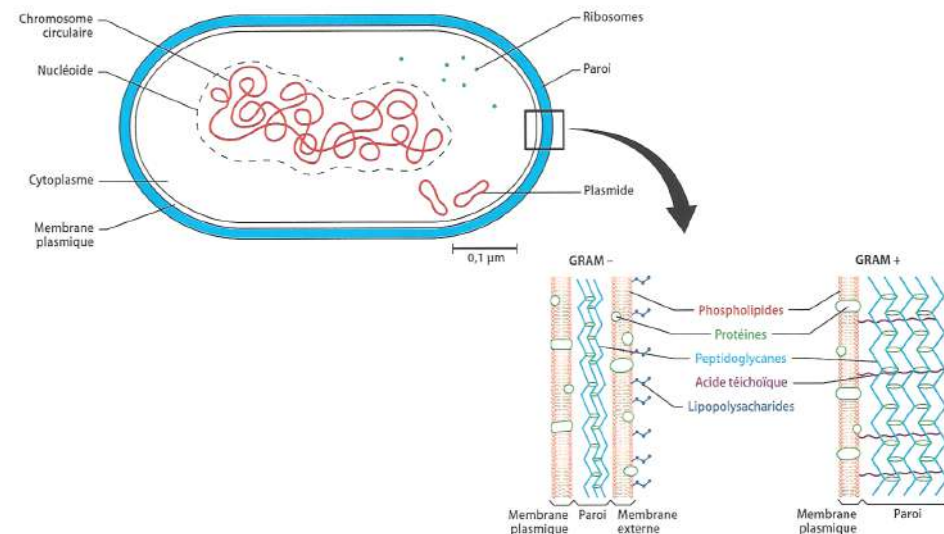
2. Une compartimentation faible à inexistante

- La **structure bactérienne** est abordée par les figures 40-42.

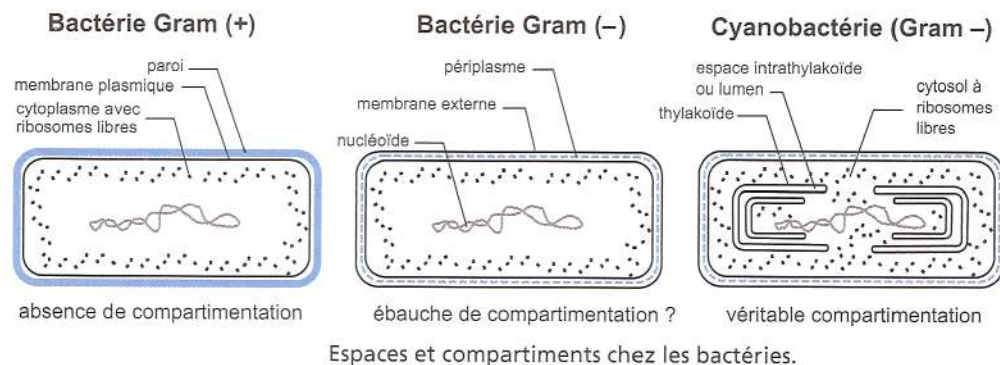


▲ FIGURE 40. Organisation de base d'une Bactérie Gram – typique
 (*Escherichia coli*, *Rhizobium leguminosarum*).
 D'après PERRIER, BEAUX et al. (2021), modifié / corrigé.

Contrairement à ce que laisse à penser cette image, les **pili** ne sont absolument **pas** des **expansions de la membrane plasmique** mais des **structures protéiques polymérisées tubulaires**.



▲ FIGURE 41. Organisation simplifiée d'une Bactérie.
 D'après DAUTEL et al. (2021).



▲ FIGURE 42. De la compartimentation chez les Bactéries ? Structure fondamentale.
 D'après PEYCRU et al. (2010a).

a. L'absence fréquente de système endomembranaire chez les Eubactéries, mais une ébauche de compartimentation chez les Gram – liée au périplasma

- L'essentiel des **Eubactéries** ne présente **pas de compartimentation** (figure 42).
- On peut toutefois signaler que **le périplasma et le cytoplasme constituent deux compartiments au sein des Eubactéries GRAM –** (mais le périplasma n'est pas considéré comme intracellulaire !). Le **périplasma** est d'ailleurs, comme nous l'avons dit, un lieu qui permet de **concentrer les protons** et de **réaliser la respiration aérobie** (la **membrane interne** étant pourvue d'**ATP synthases**).
- Chez les **GRAM +**, nous l'avons vu aussi, il semblerait que **l'épaisse couche de peptidoglycane** permette la **conservation du gradient de protons**.

b. Un cytoplasme généralement monocompartimenté comprenant du cytosol, des ribosomes, des inclusions et l'information génétique

- Au sein du **cytoplasme** (figures 40-42), on trouve :
 - Le **cytosol** ou **hyaloplasme**, **liquide fondamental de la cellule**.
 - Des **ribosomes** (qui réalisent la **synthèse protéique**) ; ceux-ci sont un peu différents de ceux des Eucaryotes.
 - Des **inclusions de nature variée** (glucidique, lipidique...) (ex. présence de **glycogène** chez les **Cyanobactéries** + parfois **vacuoles gazeuses** ayant un rôle dans la flottaison de l'organisme)
 - L'**information génétique** présente sous **deux formes** (repris au D) :
 - Le **chromosome bactérien** : **long ADN souvent circulaire comprenant l'essentiel du génome de la bactérie associé à des protéines**. Il est localisé dans une région du cytoplasme nommée **nucléoloïde**.
(!) Notez que les Bactéries présentent une **traduction co-transcriptionnelle** : **les ARNm ne sont pas finis d'être formés que les ribosomes commencent déjà à les traduire**.

Chez les Cyanobactéries, la **région centrale du cytoplasme** (où se trouve entre autres le **nucléoloïde**) s'appelle **centroplasma**. La **partie périphérique** de la cellule (où l'on trouve notamment les **thylakoïdes**) s'appelle **chromoplasme** (du gr. *chrôma*, couleur, en lien avec la présence de pigments photosynthétiques).

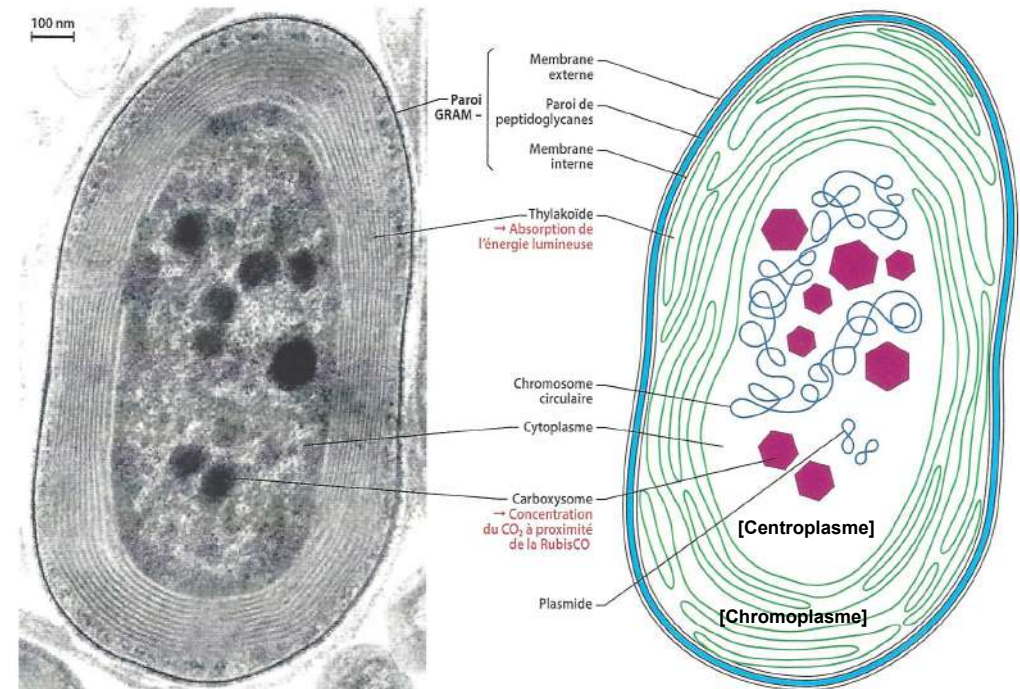
- Les **plasmides** : **petites unités génétiques de petite taille (quelques centaines de pb) et transmissibles (par conjugaison) entre Bactéries**, parfois absentes mais souvent présentes.

c. La présence de thylakoïdes chez les Cyanobactéries

- Les **Cyanobactéries** présentent, dans la **partie périphérique de leur cytoplasme (chromoplasme)** des **compartiments allongés de section constante** qui sont des **thylakoïdes** (figure 43). Ceux-ci peuvent réaliser la **photosynthèse oxygénique**, la **respiration** ou (parfois) la **fixation de diazote atmosphérique**. On trouve dans la membrane des thylakoïdes des **photosystèmes** avec de la **chlorophylle** mais aussi d'**autres pigments** (phycocérythrine, phycocyanine...) souvent organisés en **phycobilisomes** (**complexes de pigments variés que l'on trouve chez les Cyanobactéries ou les Algues rouges**). On y trouve aussi des **ATP synthases**.

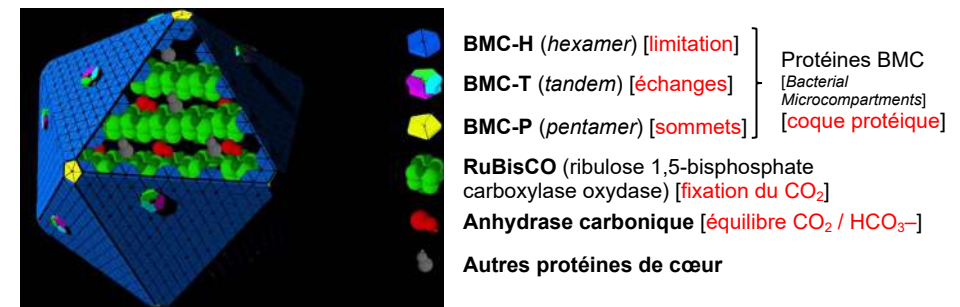
Remarque : les **carboxysomes** sont des « **microcompartiments** » (**très petits compartiments limités, non pas par une membrane, mais par une coque protéique**) renfermant des enzymes participant à la **fixation du CO₂** (notamment la **RuBisCO**) (figure 44).

- Les **thylakoïdes** semblent être **parfois** des **invaginations de la membrane plasmique** et d'autres fois des **compartiments séparés** de la membrane plasmique, sans point de contact. Cela pourrait varier en fonction des **espèces** mais aussi des **méthodes d'observation** (là encore, y aurait-il des **artefacts de préparation** comme avec les **mésosomes** ?).



Une cyanobactérie observée au MET : un exemple de bactérie compartimentée.

▲ FIGURE 43. **Organisation d'une Cyanobactérie.** D'après PEYCRU et al. (2010a).

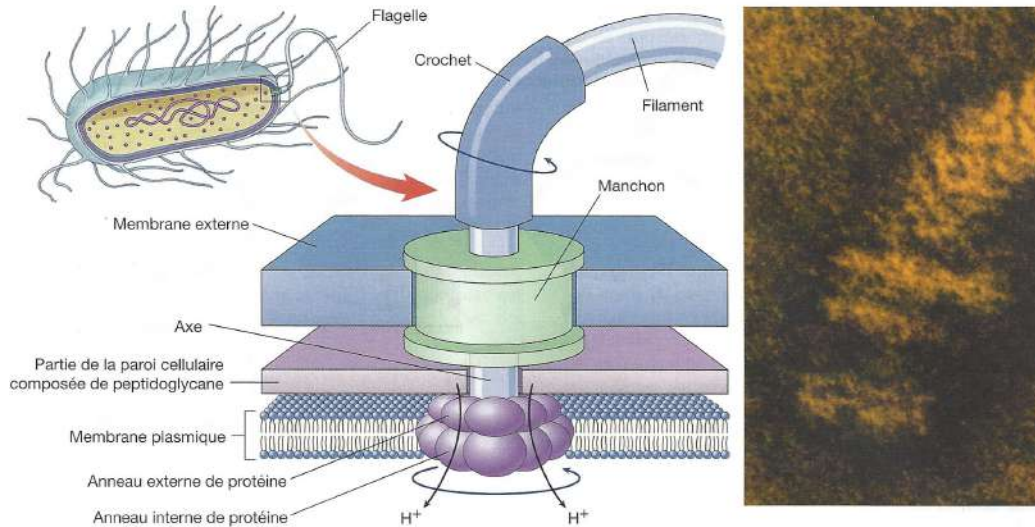


▲ FIGURE 44. **Modèle d'organisation d'un carboxysome [pour information].**

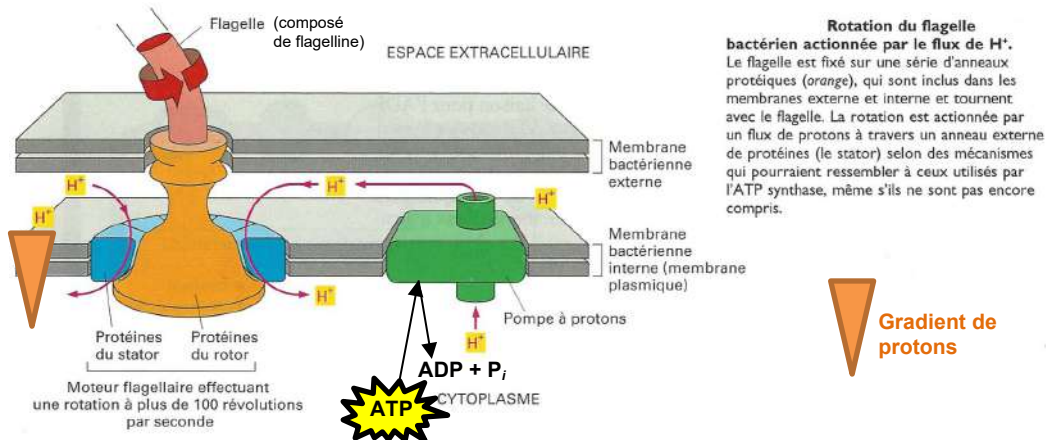
<https://www.kerfeldlab.org/images.html> (consultation décembre 2021).

Document R. GONZÁLEZ, S. AXEN & C. KERFELD

3. La présence possible d'expansions (pili, flagelles bactériens)



Moteur flagellaire d'une bactérie gram-négative. Un filament protéique, composé de flagelline, est attaché à un axe protéique qui traverse un manchon dans la membrane externe et un orifice dans l'assise de peptidoglycane jusqu'à des anneaux protéiques fixés à la paroi cellulaire et à la membrane plasmique, comme des anneaux de roulements à billes. L'axe tourne quand l'anneau protéique interne attaché à l'axe se déplace par rapport à l'anneau externe fixé à la paroi cellulaire. L'anneau interne est un canal ionique H^+ , une pompe à protons qui se sert du passage des protons dans la cellule pour alimenter le mouvement de l'anneau interne par rapport à l'externe.



▲ FIGURE 45. **Flagelle bactérien (ici chez une GRAM -).**
D'après RAVEN *et al.* (2007) et ALBERTS *et al.* (2004).

- On peut citer les **expansions suivantes** (par exemple chez *E. coli* ou les *Rhizobium* libres) :
 - Les **pili** (singulier *pilus*) ou **fimbriae** (singulier *fimbria*) (typique des **GRAM -**) : **minces tubes protéiques qui permettent l'adhésion entre partenaires lors de transferts génétiques par conjugaison (pili sexuels)** ou peuvent **participer à l'accrochage sur un substrat (pili communs)**.
 - Flagelles bactériens** (figure 45) : ils ne sont **pas recouverts d'une membrane comme chez les Eucaryotes** mais sont **seulement constitués d'un filament (composé d'une protéine qui se polymérise, la flagelline) et de structures basales**. Les structures basales s'ancrent dans la **membrane interne** mais aussi dans la paroi (**membrane externe chez les GRAM - / couche de peptidoglycane chez les GRAM +**) et présentent un **système protéique complexe de mise en mouvement à leur base**. Son mouvement est permis par la **rotation proton-dépendante d'un rotor**, une des **structures basales** située dans la **membrane plasmique**. Le mouvement est permis par un **gradient de protons** : il y a **couplage osmochimique**. Ce gradient est établi par une **pompe à protons ATP-dépendante (couplage chimio-osmotique)**.

D. Une information génétique dans chaque cellule

▼ TABLEAU II. **Comparaison des génomes eucaryotes et eubactériens.**

Inspiré de PEYCRU *et al.* (2013).

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

	Localisation	Organisation de l'ADN	Nombre de molécules d'ADN	Taille du génome	Séquences répétées non codantes	Structure des gènes
Eucaryotes	Noyau (génome nucléaire)	Linéaire	Plusieurs différentes (état souvent dominant : diploïdie)	Élevée : généralement de 10^6 à 10^{11} pb Homme : $3,2 \times 10^9$ pb (cas de certaines 'amibes' : 10^{11} à 10^{12} !!)	Proportion souvent élevée Homme 50 % du génome (mais peut tomber à quelques % chez certaines espèces)	Introns + exons (gènes morcelés) Quelques espèces avec très peu d'introns (ex. levure <i>Saccharomyces cerevisiae</i>)
	Organites semi-autonomes (génome extra-nucléaire)	Circulaire	1 en plusieurs copies Mitochondrie humaine : 1 à 15 copies, souvent 5	Petite : de 10^4 à 10^6 pb ADNmt humain : $16,6 \times 10^3$ pb	Proportion nulle ou faible	Pas d'introns Quelques gènes avec introns auto-épisables chez certaines espèces
Bactéries	Cytoplasme : chromosome bactérien (dans nucléoïde)	Souvent circulaire (linéaire chez quelques espèces)	1 (très rarement plusieurs)	Moyenne : de 10^6 à 10^7 pb <i>E. coli</i> : $4,64 \times 10^6$ pb <i>Rh. leguminosarum</i> : $7,79 \times 10^6$ pb (Mycoplasmes : 10^5 pb)	Proportion nulle	Pas d'introns
	Cytoplasme : Plasmides (génome extra-chromosomique)	Circulaire	Nombre variable	Très petite : 10^3 à 10^5 pb (en moyenne quelques milliers de pb)	Proportion nulle	Pas d'introns

- On appelle **information génétique** (= **patrimoine génétique**) **l'ensemble des données codées par l'ADN (voire, chez les virus, parfois de l'ARN) et assurant le fonctionnement et l'édification d'un organisme** (tableau II).
- Le mot **génome** peut avoir **plusieurs définitions** selon les auteurs ou le contexte d'emploi :
 - Il peut désigner **l'ensemble de l'information génétique d'un individu**. Quand on s'intéresse à la **variété interindividuelle**, il sera plus pertinent d'employer la notion de **génotype**.
 - Il peut désigner **l'ensemble de l'information génétique d'une espèce**, définition à laquelle nous faisons ici référence. Néanmoins, au sein de cette définition, certains auteurs font référence :
 - À **l'ensemble des unités informatives (gènes au sens classique) seulement**.
 - À **l'ensemble des unités transcrites ou transcritibles en ARN** (y compris les ARN autres que messagers) (**gènes au sens moderne**).
 - À **la totalité de l'ADN, qu'il soit codant ou non**. C'est la définition la plus courante aujourd'hui !

1. Chez les Eucaryotes : une information génétique compartimentée, scindée en une composante principale nucléaire et une composante mineure dans les organites semi-autonomes

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

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

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

2. Chez les procaryotes : une information génétique cytoplasmique scindée en une composante principale, le chromosome bactérien (dans le nucléoïde), et une composante mineure fréquente, les plasmides

- Le **génome des Eubactéries** comprend (tableau II – page 25) :
 - Un « **chromosome bactérien** » (parfois appelé **génophore**) (*exceptionnellement plusieurs*) **de taille souvent inférieure à celui des Eucaryotes (exemple E. coli 4 640 kb) et le plus souvent circulaire** (mais on en trouve des linéaires chez quelques espèces d'Eubactéries). Ce chromosome bactérien est situé dans une **zone du cytosol** appelée **nucléoïde** qui correspond, pour certains auteurs, au **chromosome bactérien lui-même**.
 - Des **plasmides**, **petits ADN bactériens circulaires, surnuméraires et capables de s'autorépliquer de façon autonome** (taille : en général **quelques centaines à milliers de pb**). Ils ne sont pas essentiels à la bactérie et permettent, entre autres, les **échanges génétiques entre individus**. Ces plasmides sont en **nombre variable** (différents ou parfois tous de même type) ; il peut arriver qu'ils soient **absents**.

Bilan (adapté du programme)

- ✓ La **cellule eucaryote** est **compartimentée**, ce qui entraîne une **régionalisation des fonctions** et une **coopération des compartiments** dans le **fonctionnement cellulaire**. Le **support de l'information génétique** est présent dans **plusieurs compartiments cellulaires**.
- ✓ La **cellule bactérienne** contient un **chromosome unique circulaire** et éventuellement des **plasmides**. Elle est délimitée par une ou deux **membranes** et une paroi de **peptidoglycane**. Son **cytoplasme** est souvent **peu compartimenté**.

II. Des cellules organisées par un squelette interne dynamique qui intervient dans leur fonctionnement : le cytosquelette

Capacités exigibles

✓ **Illustrer** les rôles du cytosquelette sur l'exemple de l'entérocyte et de la cellule du parenchyme palissadique (par exemple : association aux jonctions, structuration de l'enveloppe nucléaire, structuration des microvillosités, flux vésiculaires, cyclose des chloroplastes).

A. Le cytosquelette eucaryote : un réseau protéique impliqué dans la structuration et le fonctionnement cellulaires

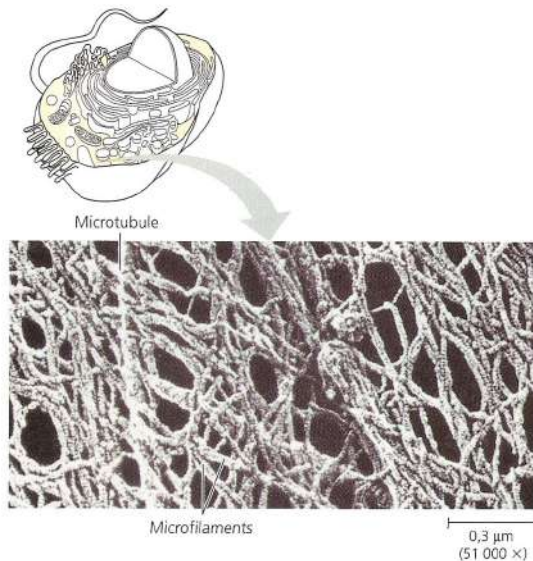
- On appelle **cytosquelette** (figures 46-49) le **réseau essentiellement cytosolique de composés protéiques fibrillaires qui structure les cellules et organise leur fonctionnement**.

Il s'agit d'un **édifice supramoléculaire**.



Attention, le **rôle de squelette cellulaire** (au sens du maintien de la forme globale de la cellule) n'est **pas toujours assuré par le cytosquelette** : si c'est le **cas des cellules animales**, c'est peu vrai pour les **cellules végétales** (ou les **cellules bactériennes**) où c'est la **paroi** (donc la **matrice**) qui remplit le **rôle squelettique**.

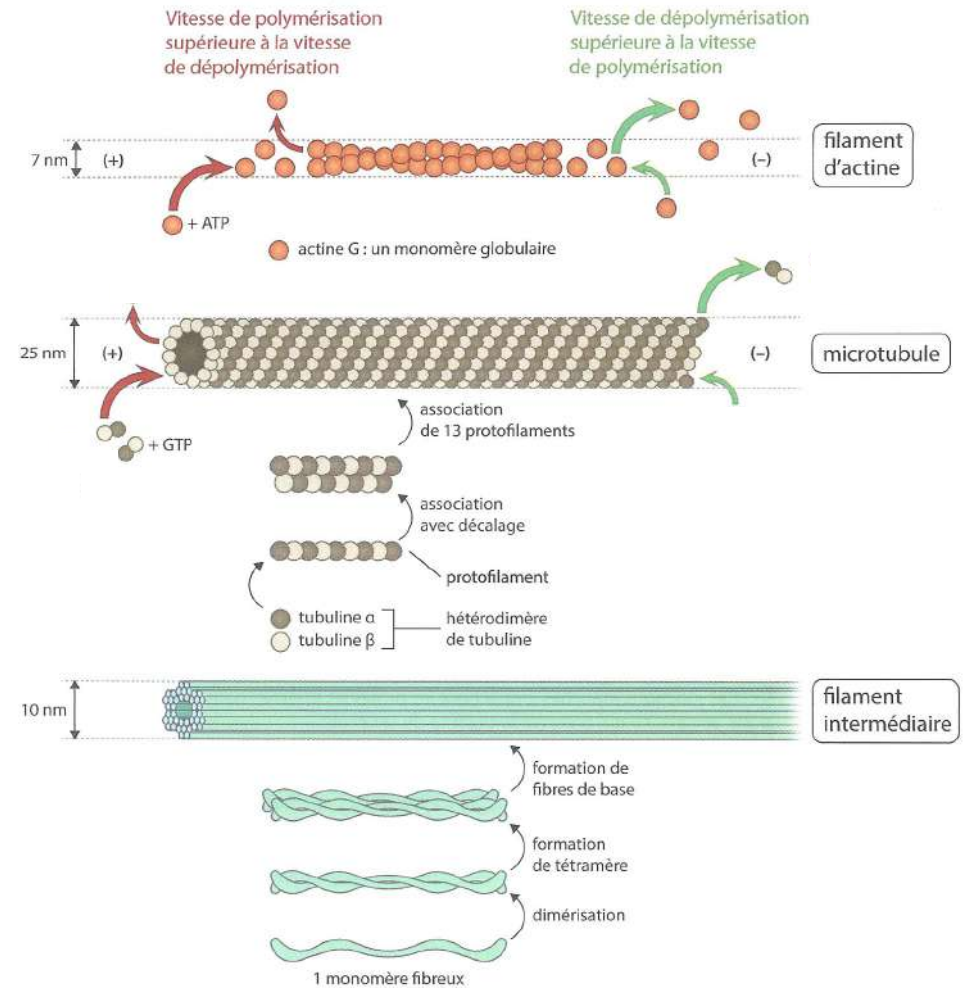
- Le **cytosquelette** intervient aussi dans l'**organisation interne des constituants cellulaires** et leur dynamique de **fonctionnement**.



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

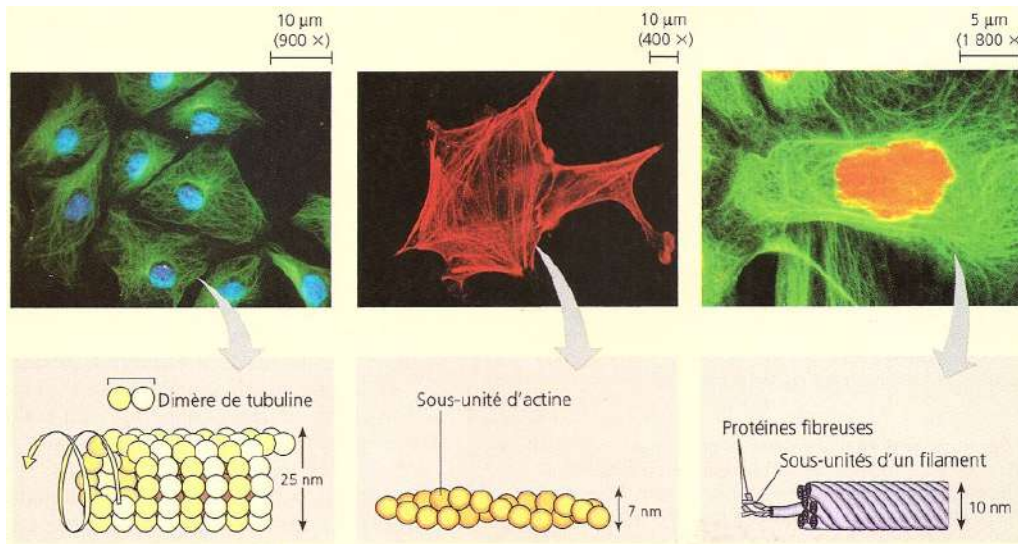
▲ **FIGURE 46. Le cytosquelette (MEB).** D'après CAMPBELL & REECE (2004).

1. Une armature protéique en réseau à localisation surtout cytosolique : trois types de constituants principaux en interaction avec des protéines associées

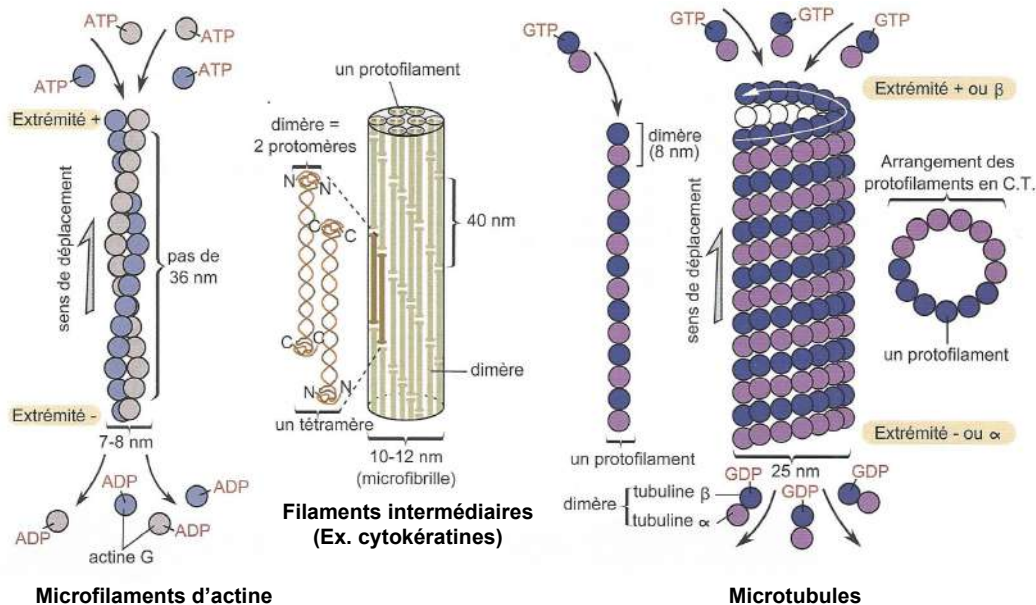


Ces trois composants fondamentaux du cytosquelette sont associés ponctuellement ou durablement à une grande diversité de protéines qui modifient ou maintiennent l'organisation du cytosquelette.

▲ **FIGURE 47. Constituants du cytosquelette : vue d'ensemble 1.** D'après DAUTEL *et al.* (2017), légèrement adapté.



▲ FIGURE 48. Constituents du cytosquelette : vue d'ensemble 2. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



▲ FIGURE 49. Constituents du cytosquelette : vue d'ensemble 3. D'après PEYCRU et al. (2013).

a. Les éléments de cytosquelette (*stricto sensu*) : trois grands types de constituants

- On appelle **éléments de (du) cytosquelette** les **constituants protéiques fibrillaires assemblés et fonctionnel du cytosquelette**. Ils sont classés en **trois catégories**. Ce sont des protéines **très hautement conservées** sur le plan évolutif.

a. Les microtubules (MT) : des filaments cylindriques creux et orientés, composés de treize protofilaments de dimères de tubulines α-β

- Les **microtubules** (figures 47-49) ont des **composés cylindriques volumineux** (diamètre 25 nm) de **dimères d'une protéine globulaire nommée tubuline** – une tubuline α et une tubuline β – **répétés longitudinalement**, ce qui forme un **protofilament**, les **protofilaments s'associant eux-mêmes cylindriquement en treize rangées** formant le **microtubule**, de **longueur très variable**. L'association des constituants est **non covalente**. Un léger décalage des protofilaments juxtaposés induit une **disposition hélicoïdale** des tubulines latéralement.
- Les **microtubules** sont :
 - **épais** (25 nm de diamètre) mais **creux**
 - **résistants à la compression**
 - **peu résistants à l'extension**
- Les **microtubules** sont orientés selon **deux pôles** :
 - Un **pôle +**, **extrémité avec les tubulines bêta « libres »**, à **forte** capacité de **polymérisation**.
 - Un **pôle -**, **extrémité avec les tubulines alpha « libres »**, à **faible** capacité de **polymérisation**.

En réalité, ces **extrémités** ne sont pas **si libres** que ça et souvent **stabilisées** (voir 1.b + 2). Notez que l'**extrémité -** est, dans presque tous les **types cellulaires** (mais pas dans les **cellules épithéliales...**), **associée au COMT** (centre organisateur des microtubules) (voir plus loin).

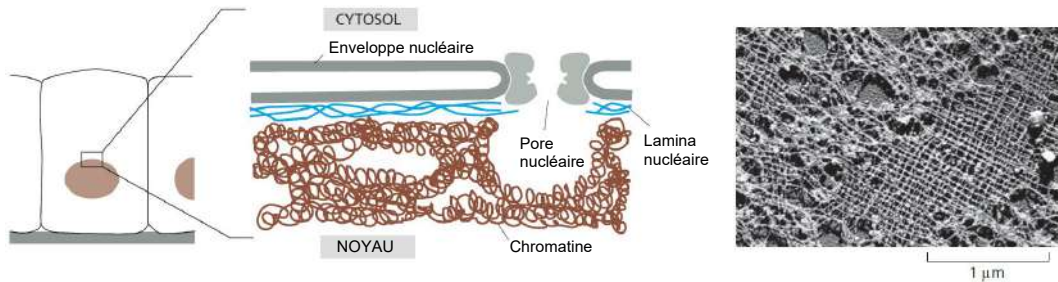
β. Les filaments intermédiaires (FI) : des composés protéiques variés typiquement assemblés en dimères / tétramères / protofilaments / filaments [non orientés]

- Les **filaments intermédiaires** (figures 47-49 + 51-52) sont des **filaments de taille moyenne** (8-12 nm) et de **composition variée** où sont **associés des polypeptides par liaisons faibles** ; ils **n'ont pas d'orientation particulière malgré une polarité des chaînes polypeptidiques** (extrémités C / N-terminales).
- Ce sont des constituants **résistants à l'étirement** ; les **liaisons faibles** qui associent les **constituants** des FI permettant une **certaine élasticité** tout en leur conférant une **grande résistance** par le **nombre** de ces liaisons.

Ce sont des **assemblages (non covalents) d'unités protéiques fondamentales fibrillaires** (formées d'une **grande hélice alpha**) aux **extrémités globulaires** ; ces **protomères** s'assemblent **par deux**, formant des **dimères**, qui eux-mêmes s'associent par **paires antiparallèles légèrement en décalage**, formant ainsi des **tétramères**. Ces **tétramères** s'alignent **bout-à-bout** en **protofilaments**. **Huit protofilaments s'assemblent enfin en microfibrilles (= filaments intermédiaires)**.

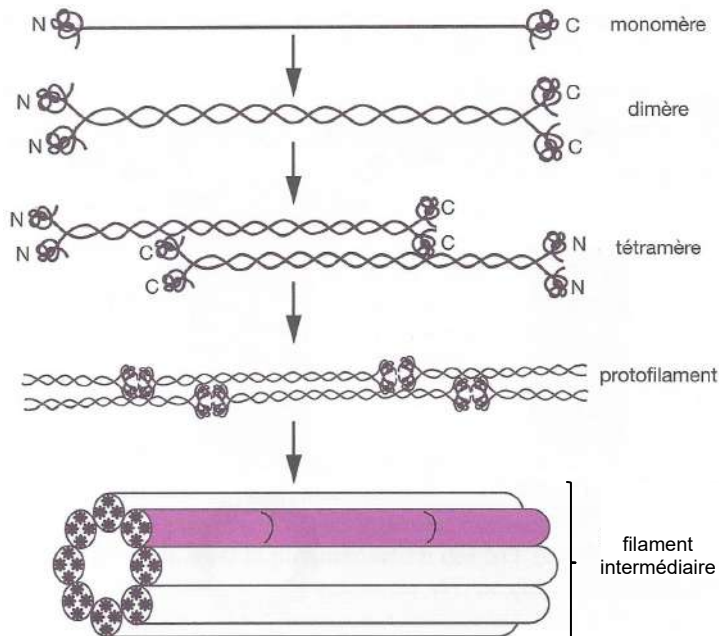
- Il en existe une **grande diversité** (la liste qui suit n'étant pas exhaustive) :
 - Les **lamines nucléaires** (dont l'ensemble forme la **lamina nucléaire**) : il s'agit d'un **réseau de FI situés contre la membrane interne du noyau à laquelle il est associé et sur lequel s'ancrent également la chromatine** (notamment l'**hétérochromatine**). **C'est le seul élément de cytosquelette connu non hyaloplasmique** (contrairement à la définition donnée plus haut).

Les **filaments intermédiaires** sont **absents chez les 'plantes'** à l'exception notoire des **lamines nucléaires**. On les trouve sinon chez les **Métazoaires**, cas de **tous les autres cas connus**.



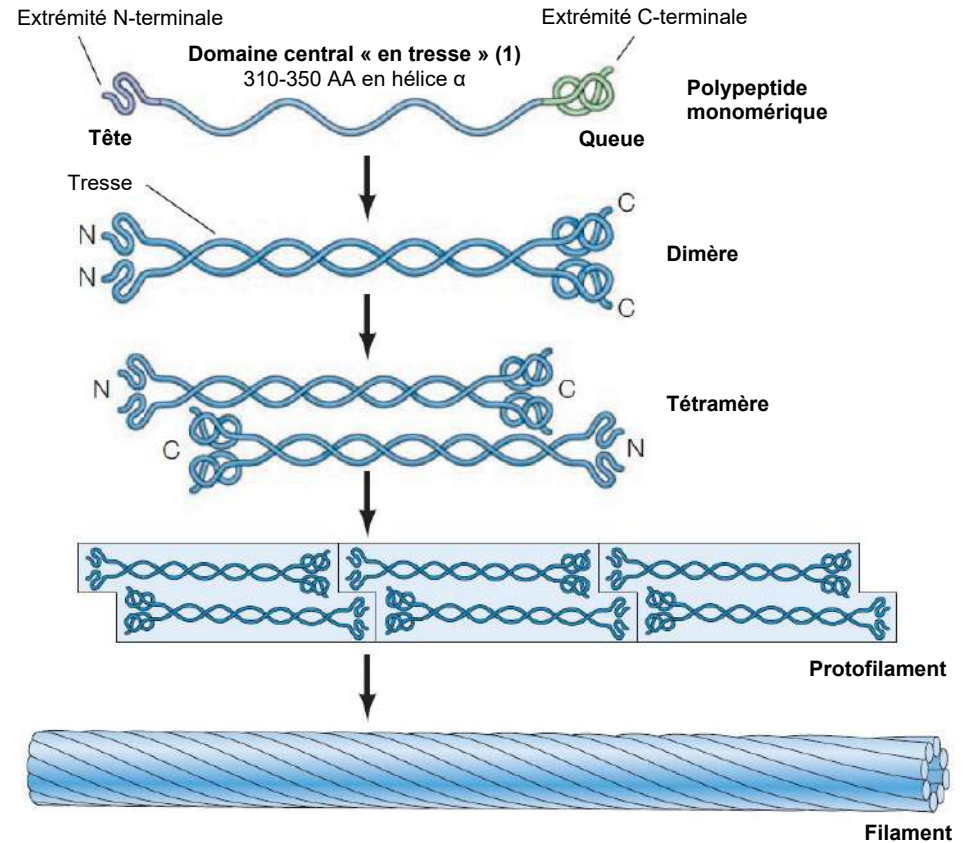
▲ FIGURE 50. **La lamina nucléaire : schéma et électronographie.**
D'après ALBERTS *et al.* (2014), traduit.

Les **lamines nucléaires** sont en réalité de **plusieurs types** (lamines **A, B et C**, associées par des **protéines variées** à l'**enveloppe nucléaire** d'une part et à la **chromatine** d'autre part. Leur **rôle** dans de **nombreux processus** (**transcription, réplication...**) est un champ d'étude dynamique et proluxe.



Organisation moléculaire des filaments intermédiaires

▲ FIGURE 51. **Modèle d'organisation d'un filament intermédiaire (type standard, comme la kératine).** D'après BOUJARD *et al.* (2015).



▲ FIGURE 52. **Modèle d'organisation d'un filament intermédiaire (type standard, comme la kératine) : une autre vision.** D'après COOPER (2019), adapté / traduit.
(1) Proposition de traduction de *central rod domain*.

Uniquement chez les Métazoaires :

- Les **cytokératines** [= **kératines intracellulaires** = **kératines épithéliales**] : elles constituent un **réseau de FI organisant les cellules épithéliales** et s'associant aux **desmosomes / hémidesmosomes**.
Les kératines des phanères (poils, ongles, écailles...) ou kératines trichocytiques sont différentes et constituent des sécrétions.
- Les **neurofilaments** : il s'agit d'un **groupe de protéines formant les FI organisant les neurones**.
- La **vimentine** : il s'agit d'un **type de FI très dynamique** que l'on trouve dans les **cellules endothéliales** et surtout dans les **cellules déformables voire migratrices** (**cellules embryonnaires, fibroblastes, leucocytes...**).
- La **desmine** : c'est un **type de FI propre aux cellules musculaires** s'associant aux **desmosomes / hémidesmosomes** et assurant par ailleurs le **positionnement des structures cellulaires**.
- Et d'autres...

y. Les microfilaments (MF = μ M) d'actine : deux chaînes torsadées orientées (actine filamenteuse = actine F) composées d'actine globulaire (actine G)

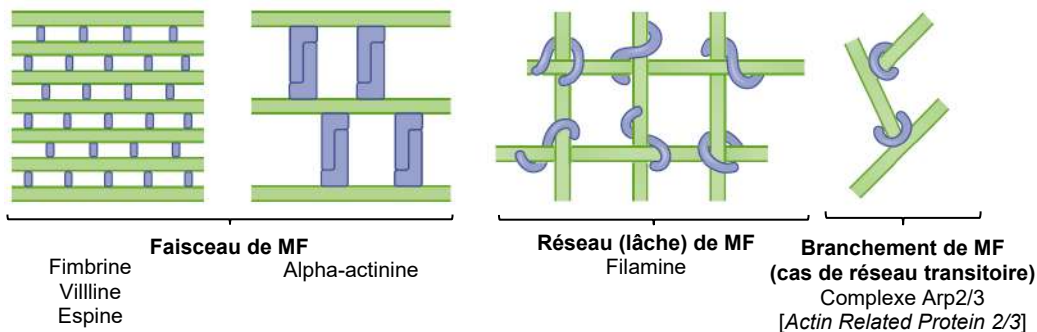
- Les **microfilaments d'actine** (figures 47-49) sont des **doublets polymères torsadés d'actine globulaire (actine G) associés de manière non covalente**.
- L'**actine G** a une **forme tridimensionnelle particulière et orientable**, avec une **barbed end** (extrémité barbelée) et une **pointed end** (extrémité pointue).
- On appelle **actine filamenteuse (actine F)**, selon les auteurs,
 - soit **une seule chaîne d'actine G polymérisée** (que l'on pourrait appeler un « protofilament » – mais ce terme est peu usité pour l'actine),
 - soit **les deux chaînes d'actine G polymérisées et torsadées entre elles, ce qui revient au microfilament complet**.
- Les **microfilaments** sont **orientés** et présentent :
 - Le **pôle +** (pôle « barbelé ») est **celui qui a, en conditions standard, une plus forte capacité de polymérisation d'actine G**.
 - Le **pôle -** (pôle « pointu ») est **celui qui a, en conditions standard, une plus faible capacité de polymérisation d'actine G**.

b. Les protéines accessoires (= annexes = associées) du cytosquelette : une grande diversité d'agents protéiques interagissant avec le cytosquelette

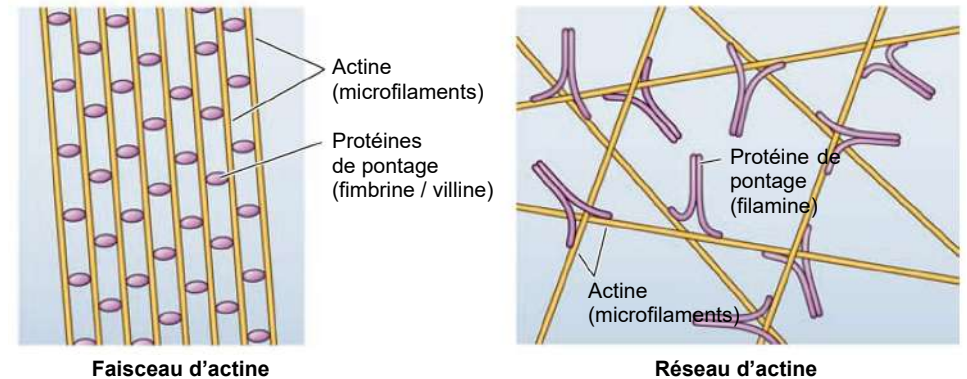
- On appelle **protéines associées au cytosquelette**, ou encore **protéines annexes / accessoires du cytosquelette**, l'ensemble des protéines dont l'association structurale et/ou fonctionnelle avec le cytosquelette participe aux fonctions cellulaires.
- Comme leur nom ne l'indique pas forcément, ces **protéines** sont loin d'être « accessoires » et sont absolument **indispensables à la fonctionnalité du cytosquelette**.

a. Les protéines de pontage : des protéines assurant l'association des éléments de cytosquelette en faisceaux ou en réseau

- Les **éléments de cytosquelette** existent **rarement à l'état « simple »** dans leur coin. Ils sont généralement **associés** (notamment les **microfilaments d'actine**) :
 - en **réseau**, c'est-à-dire en **éléments de cytosquelette disposés en enchevêtrement plus ou moins lâche**.
 - ou en **faisceaux**, c'est-à-dire en **groupements parallèles d'éléments de cytosquelette**.



▲ FIGURE 53. **Protéines de pontage et organisation des microfilaments d'actine.**
D'après LÜLLMANN-RACUH & ASEN (2019).



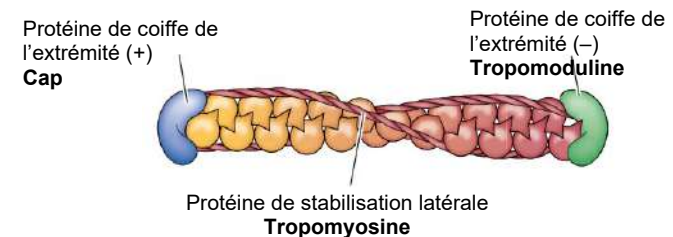
▲ FIGURE 54. **Protéines de pontage et organisation des microfilaments d'actine : une vision simplifiée.** D'après COOPER (2019), adapté / traduit.

- On appelle **protéines de pontage (cross-linking proteins)** les **protéines qui assurent l'association non covalente des éléments de cytosquelette en faisceaux ou en réseau** (figures 53-54).
- D'une manière générale, ces **protéines** ont un effet **stabilisant** sur les **éléments de cytosquelette** qu'elles tendent à **maintenir à l'état polymérisé ou associé**.

β. Les protéines de coiffe : des protéines empêchant la dépolymérisation des extrémités de microtubules ou de microfilaments

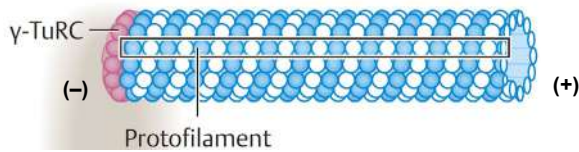
- Les **protéines de coiffe (capping proteins)** sont des **protéines qui s'associent aux extrémités des éléments de cytosquelette – plutôt chez les microtubules ou les filaments d'actine – et empêchent leur dépolymérisation (ou désassociation)**.
- On peut citer :
 - Pour les **microfilaments** (figure 55) :
 - À l'**extrémité -** (« pointue ») : **tropomoduline**
 - À l'**extrémité +** (« barbelée ») : **Cap (CapZ)** dans les sarcomères
 - Pour les **microtubules** (exemple dans les cellules animales)
 - À l'**extrémité -** : **γ -tubuline**, formant un **anneau de γ -tubuline (γ -TuRC : gamma-Tubulin Ring Complex)** (figure 56)
 - À l'**extrémité +** : **diverses protéines** (CLASP, APC, MACF...) [on verra aussi plus loin la **coiffe de GTP**].

Les **protéines associées au pôle + des MT** s'appellent **+TIPs** [Microtubule plus-end/positive-end tracking proteins]



▲ FIGURE 55. **Coiffage et stabilisation des MF.** D'après COOPER (2019), adapté / traduit.

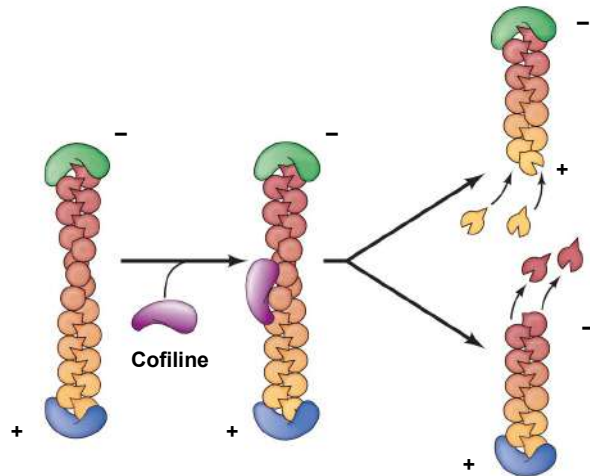
Centre organisation
des microtubules
(COMT)



▲ FIGURE 56. **Complexe γ -TuRC à l'extrémité – (côté COMT) des MT.**
D'après LÜLLMANN-RACUH & ASEN (2019), adapté.

γ . Les protéines de stabilisation ou de déstabilisation : des protéines contrôlant la stabilité des éléments de cytosquelette

- Les éléments polymérisables de cytosquelette (MT et MF) peuvent être stabilisés :
 - Terminalement par les coiffes (voir β)
 - Latéralement par des protéines de pontage (voir α)
 - Latéralement par des protéines stabilisatrices, comme la tropomyosine associée aux MF (qui a aussi d'autres rôles) (figure 55) ou diverses protéines pouvant s'associer aux MT.
- Il existe à l'inverse des protéines favorisant le clivage des microfilaments ou encore la dépolymérisation des microtubules :
 - Clivage** (= *scission*, avec genèse de nouvelles extrémités libres) des MF : cofiline (figure 57), gelsoline...
 - Dépolymérisation des MT : katanine, catastrophines...



▲ FIGURE 57. **Action de la cofiline : clivage des MF et genèse de nouvelles extrémités libres.**
D'après COOPER (2019), adapté / traduit.

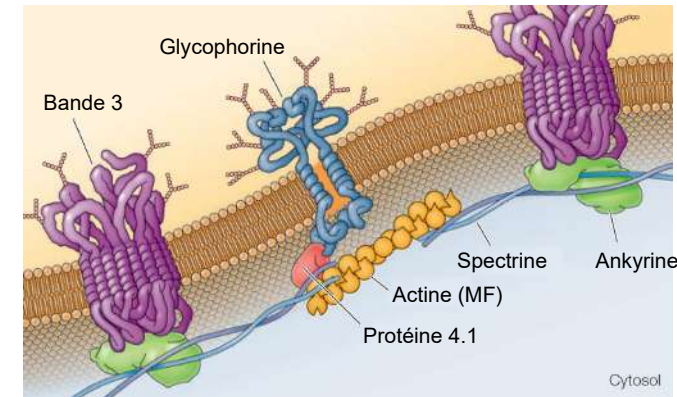
- L'état des FI semble surtout dépendant de leur état de phosphorylation (bien démontré pour les lamines, semblant assez clair pour les vimentines...) même si cet état semble aussi dépendre de la dynamique des autres éléments de

cytosquelette (MF, MT). Des **kinases** (enzymes phosphorylantes) et des **phosphatases** (enzymes déphosphorylantes) semblent impliquées.

- Les FI phosphorylés sont désassemblés en dimères.
- Les FI déphosphorylés se réassemblent en FI constitués.

δ. Les protéines d'association aux membranes (protéines d'ancrage) et les protéines de liaisons aux jonctions cellulaires (protéines de liaisons)

- Les **protéines d'ancrage aux membranes** (notamment la membrane plasmique) assurent, comme leur nom l'indique, une **association entre les éléments de cytosquelette et des protéines transmembranaires**. Ex : spectrine (figure 58).



▲ FIGURE 58. **Association microfilaments / plasmalemme dans les globules rouges mammaliens.**
D'après COOPER (2019), adapté / traduit.

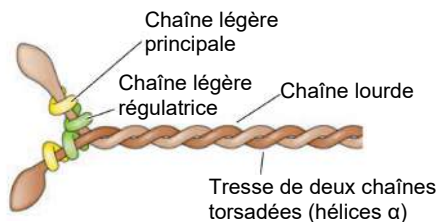
- Les **protéines de liaison aux jonctions** sont les **protéines des complexes jonctionnels** assurant l'accrochage des éléments de cytosquelette sur le complexe jonctionnel.
Ex. ceinture d'adhérence / actine : vinculine...
Ex. desmosome / kératine : desmoplakine...

Revoir les **jonctions** dans le chapitre 5

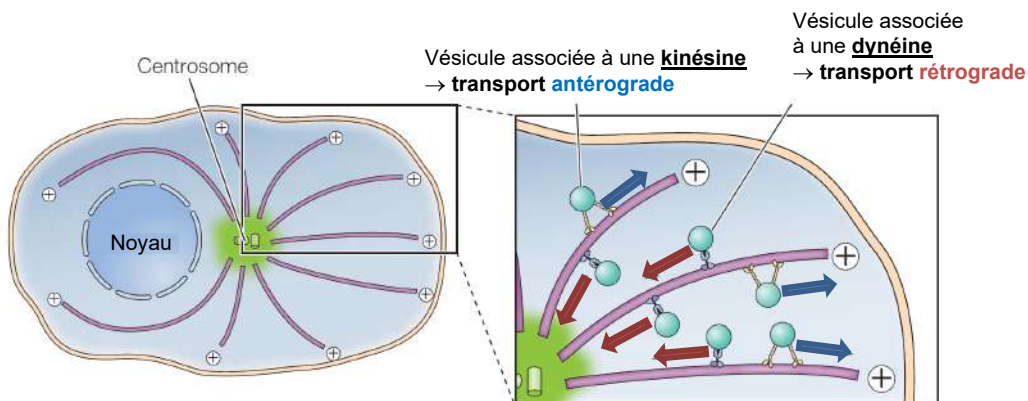
ε. Les protéines motrices (= nanomoteurs = moteurs moléculaires) : des protéines qui se déplacent (de manière ATP-dépendante) sur le cytosquelette et assurent la motilité cellulaire

- On appelle **protéines motrices** ou **nanomoteurs** ou **moteurs moléculaires** les **protéines ou complexes protéiques capables de réaliser un travail mécanique, généralement en progressant sur un élément de cytosquelette**.
- L'activité des protéines motrices est ATP-dépendante : les protéines motrices réalisent un couplage chimio-mécanique.
- Les **protéines motrices associées au cytosquelette** sont surtout :
 - Les **myosines** (figure 59), **protéines motrices à tête globuleuse (monomérique ou dimérique + des chaînes légères) qui assurent un déplacement le long de filaments d'actine**.
 - Les **dynéines** (figure 60), **complexes protéiques évoluant le long des microtubules vers l'extrémité –**.

- Les **kinésines** (figure 60), **protéines dimériques évoluant le long des microtubules vers l'extrémité +**.



▲ FIGURE 59. **Organisation d'une myosine II typique des sarcomères musculaires.**
D'après COOPER (2019), adapté / traduit.



▲ FIGURE 60. **Rôle des dynéines et kinésines dans le transport vésiculaire.**
D'après COOPER (2019), adapté / traduit.

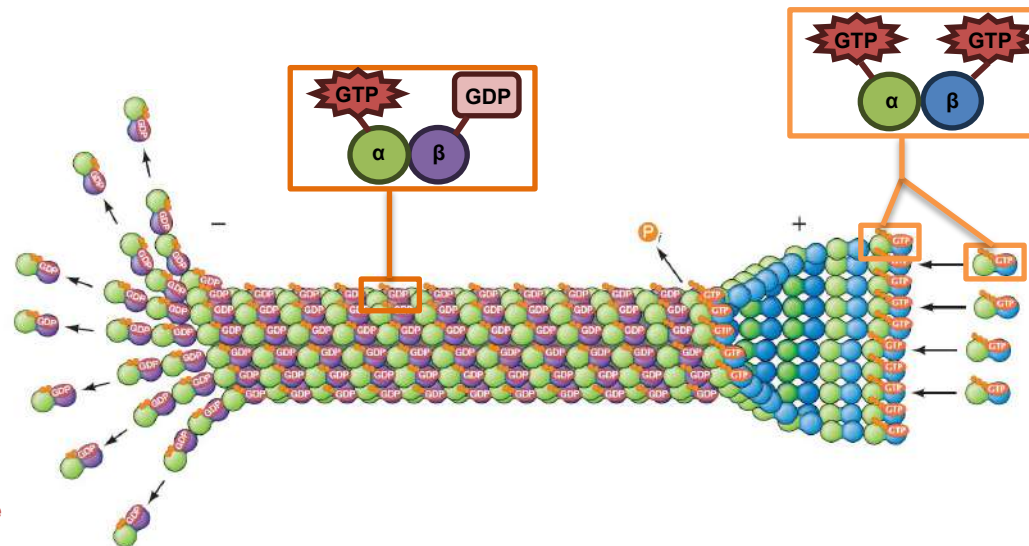
2. Des éléments qui s'assemblent selon des modalités précises et avec une dynamique particulière (*in vivo* ou *in vitro*)

- Tous les éléments de cytosquelette sont dynamiques et subissent un important **turn-over**.
- Les éléments polymérisables (MT, MF) sont plus dynamiques que les FI.
Au passage, les constituants des éléments de cytosquelette dits polymérisables s'associent par... des **liaisons faibles**!
Est-ce vraiment la définition d'une polymérisation s. str. (qui suppose typiquement des liaisons covalentes) ?
- Tous peuvent aussi être stabilisés dans les cellules différenciées.

a. Les microtubules : des éléments polymérisables et dépolymérisables (en lien avec la GTP / la GDP)

- Commençons par noter que les **dimères de tubulines** sont associés :
 - Pour la **tubuline alpha**, à une **GTP** (guanosine triphosphate).
 - Pour la **tubuline bêta**, à une **GTP** ou une **GDP** (guanosine diphosphate), la seconde dérivant de la première par **déphosphorylation**.

Sur les **schémas** (ex. figure 61), seules les GTP / GDP des tubulines bêta sont représentées mais on ne doit pas oublier pour autant que les tubulines alpha sont toutes associées à des GTP.



▲ FIGURE 61. **Polymérisation et dépolymérisation des microtubules.**
(!) Bien que **non représentée**, les **tubulines alpha** sont **toutes associées à une GTP**.
D'après COOPER (2019), adapté / traduit. Zooms ajoutés.

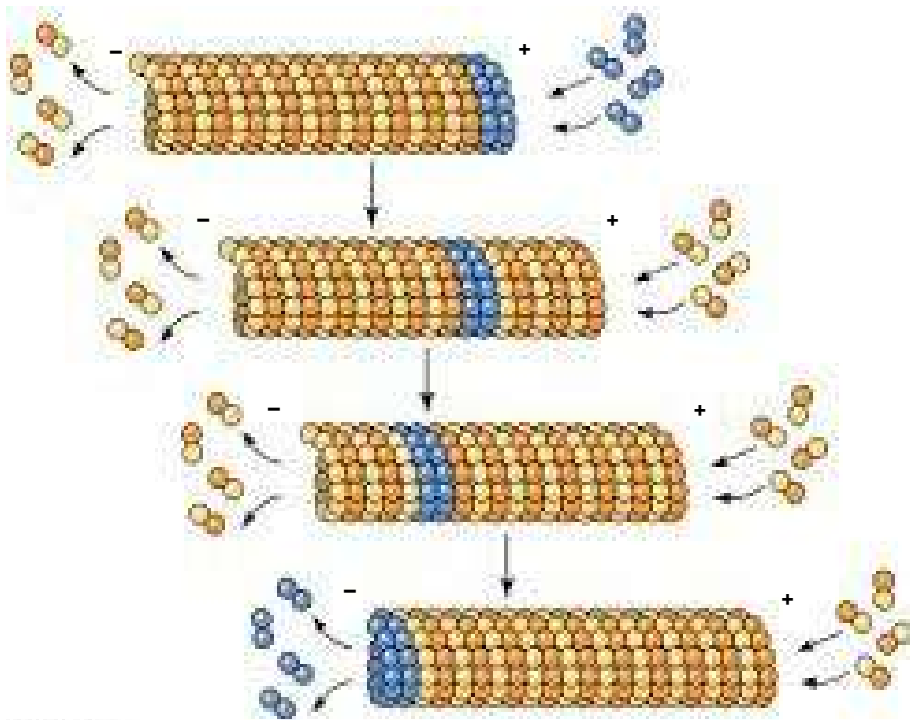
- In vitro*, la **polymérisation-dépolymérisation** des microtubules peut être caractérisée comme suit (figure 61) :
 - L'**extrémité +** subit plutôt une **polymérisation** et l'**extrémité -** plutôt une **dépolymérisation**.
 - La **polymérisation** s'effectue à partir de **dimères à tubuline bêta porteuses de GTP**.
 - Après** la polymérisation, la **GTP** est spontanément **hydrolysée** en **GDP**.

Il est donc un peu caricatural (et donc **inexact**) d'affirmer que la polymérisation des dimères de tubulines $\alpha\beta$ **requiert l'hydrolyse de GTP**... car en réalité, les **liaisons faibles** associant les nouveaux dimères n'impliquent **pas** cette hydrolyse. Celle-ci intervient spontanément **en aval** de la polymérisation... L'équilibre GTP / GDP au niveau des tubulines β est plutôt un **régulateur de polymérisation** que le fournisseur de l'énergie nécessaire au processus.

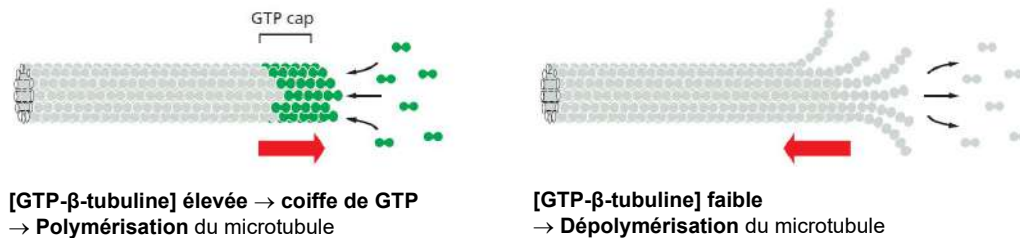
- Les tubulines β à GDP étant **moins stables** dans leur association aux autres tubulines, il s'ensuit une **dépolymérisation** au pôle -.
- Lorsqu'un **équilibre** s'établit entre **polymérisation** au pôle + et **dépolymérisation** au pôle -, les tubulines « progressent » dans le microtubule dont les extrémités subissent chacune un phénomène opposé : c'est le phénomène de **tapis-roulant (treadmilling)** (figure 62).
- En cas de **baisse de la concentration** en dimères à tubuline β à GTP dans le milieu, alors la **vitesse de polymérisation décroît** (alors que l'**hydrolyse de GTP** continue), pouvant mener à une **dépolymérisation** de l'extrémité + également.
- En revanche, si la **concentration** en GTP- β -tubuline reste élevée, alors l'**extrémité +** continue de **croître** et est coiffée (« capée ») par une **coiffe de GTP** assurant à la fois sa **croissance** et son **maintien** à l'état polymérisé.

L'**alternance** entre des cycles de **polymérisation** (assurant la croissance du microtubule) et de **dépolymérisation** (assurant le rétrécissement du MT) au pôle + s'appelle l'**instabilité dynamique des microtubules** (figure 63).

- La **vitesse de croissance** du MT peut encore être **accrue** par l'action d'enzymes **polymérases**.



▲ FIGURE 62. Le treadmilling (tapis-roulant) des microtubules.
Source à préciser.

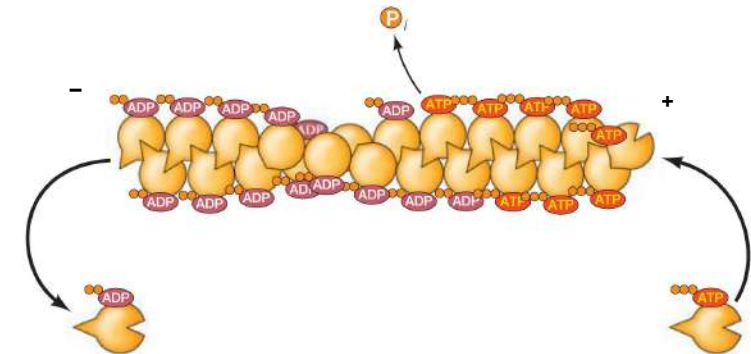


▲ FIGURE 63. L'instabilité dynamique des microtubules.
D'après ALBERTS *et al.* (2015), adapté.

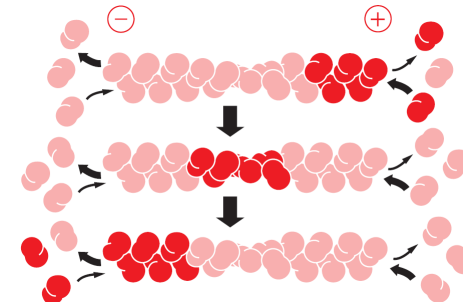


- *In vivo*,
 - Les **principes énoncés** ci-dessus demeurent **vrais**...
 - ... mais sont **contrebalancés** par :
 - La **stabilisation** fréquente de l'**extrémité -** au niveau du **COMT** (par le **complexe γ -TuRC**) → les phénomènes de **polymérisation / dépolymérisation** ont donc plutôt lieu au niveau de l'**extrémité +**.
 - L'action, à l'**extrémité +**, de la **modulation de la [β -GTP-tubuline]**, de la présence ou non de protéines de **coiffe**, de **protéines stabilisatrices** ou **déstabilisatrices**, *etc.*

b. Les microfilaments d'actine : des éléments polymérisables et dépolymérisables (en lien avec l'ATP / l'ADP)



▲ FIGURE 64. Polymérisation-dépolymérisation des actines G en microfilament.
D'après COOPER (2019), adapté.



▲ FIGURE 65. Le treadmilling (tapis-roulant) des microfilaments.
D'après ALBERTS *et al.* (2015).

- Les **actines G (globulaires)**, monomères des deux **polymères torsadés** constituant le **microfilament**, sont associés à une **ATP** (adénosine triphosphate) ou une **ADP** (adénosine diphosphate).
- Les règles de **polymérisation-dépolymérisation** de l'actine (figures 64-65) **ressemblent beaucoup à ce que nous devons de voir au sujet des microtubules** :

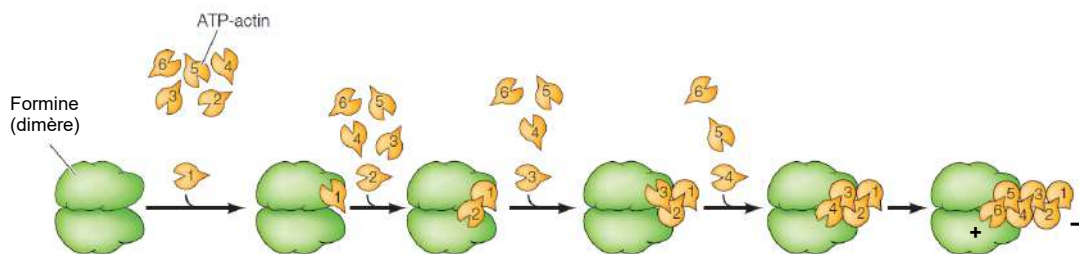
- En l'absence de coiffe, l'extrémité + subit plutôt une polymérisation et l'extrémité – plutôt une dépolymérisation.
- La polymérisation s'effectue à partir d'ATP-actines G.
- Après la polymérisation, l'ATP est spontanément hydrolysé en ADP.

Là encore, il est un peu caricatural (et donc inexact) d'affirmer que la polymérisation des actines G requiert l'hydrolyse d'ATP... car en réalité, les liaisons faibles associant les nouveaux dimères n'impliquent pas cette hydrolyse. Celle-ci intervient spontanément en aval de la polymérisation... L'équilibre ATP / ADP au niveau des actines G est plutôt un régulateur de polymérisation que le fournisseur de l'énergie nécessaire au processus.

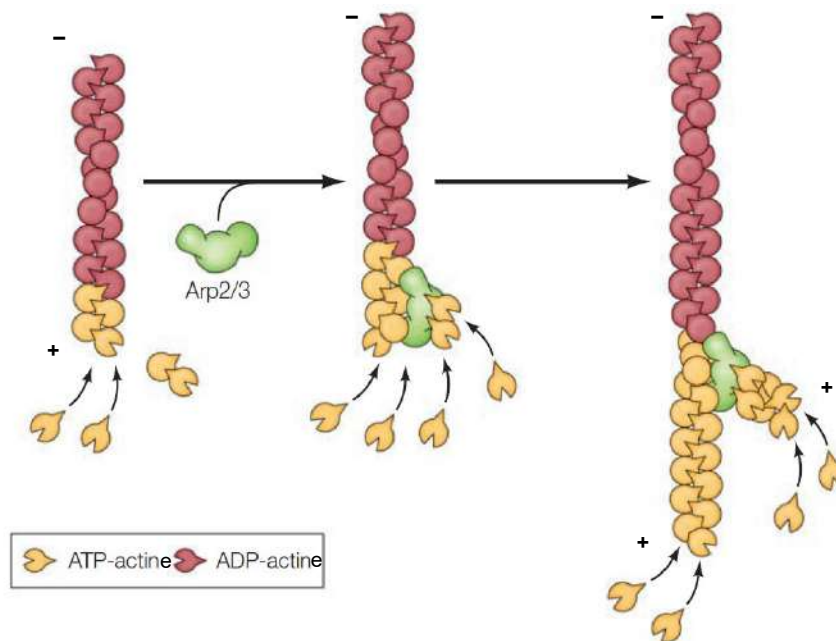
- Les actines G à ADP étant moins stables dans leur association aux autres actines G, il s'ensuit une dépolymérisation au pôle –.
- Lorsqu'un équilibre s'établit entre polymérisation au pôle + et dépolymérisation au pôle –, les actines G « progressent » dans le microfilament dont les extrémités subissent un phénomène opposé : c'est le phénomène de **tapis-roulant (treadmilling)** (figure 65).
- En cas de baisse de la concentration en actine G à ATP dans le milieu, alors la vitesse de polymérisation décroît (alors que l'hydrolyse d'ATP continue), pouvant mener à une dépolymérisation de l'extrémité + également.
- En revanche, si la concentration en ATP-actine reste élevée, alors l'extrémité + continue de croître, assurant à la fois la croissance du MF et son maintien à l'état polymérisé.

L'alternance entre des cycles de polymérisation (assurant la croissance du microtubule) et de dépolymérisation (assurant le rétrécissement du MF) au pôle + s'appelle l'**instabilité dynamique des microfilaments** (figure 65).

- Des protéines variées (voir 1.b) modulent les phénomènes de polymérisation-dépolymérisation.
- Deux dernières remarques :
 - L'initiation de la polymérisation de l'actine requiert un phénomène de **nucléation** (figure 66). Une protéine, la **formine**, associe les premières actines G ensemble et peut ensuite demeurer (ou pas) lors de l'élongation du microfilament à l'extrémité +.
 - Nous avons cité un peu plus haut (voir 1.b) le **complexe protéique Arp2/3**. Celui-ci a aussi une action de **nucléation** (mais à l'extrémité –), à l'origine de la **ramification des microfilaments** (figure 67).



▲ FIGURE 66. **Initiation et croissance des filaments d'actine.**
D'après COOPER (2019), adapté.

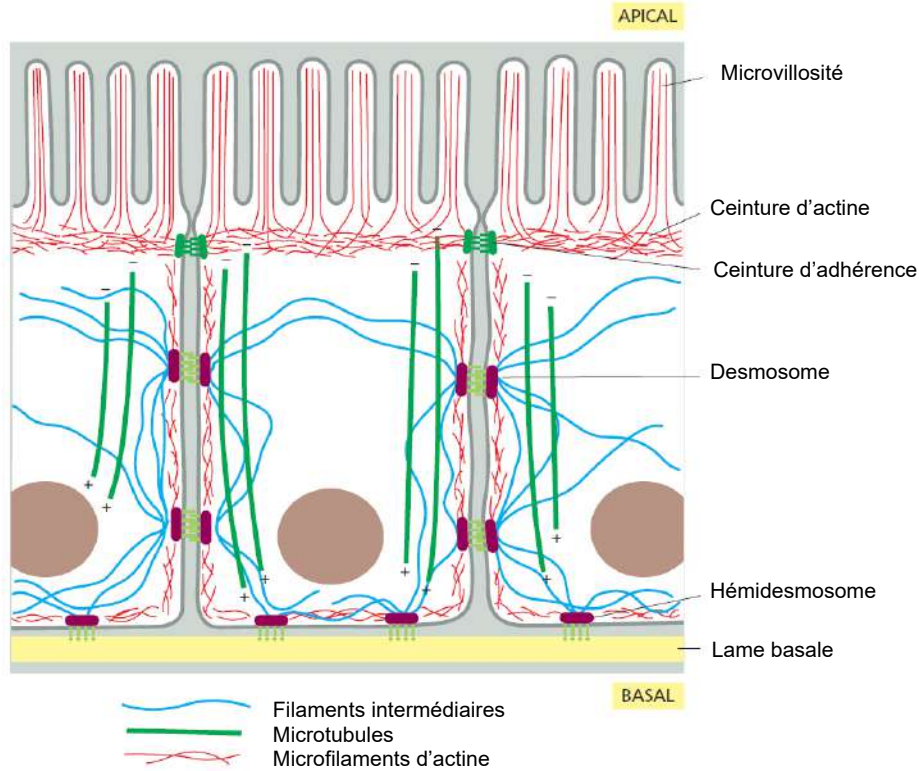


▲ FIGURE 67. **Ramification des filaments d'actine.**
D'après COOPER (2019), adapté.

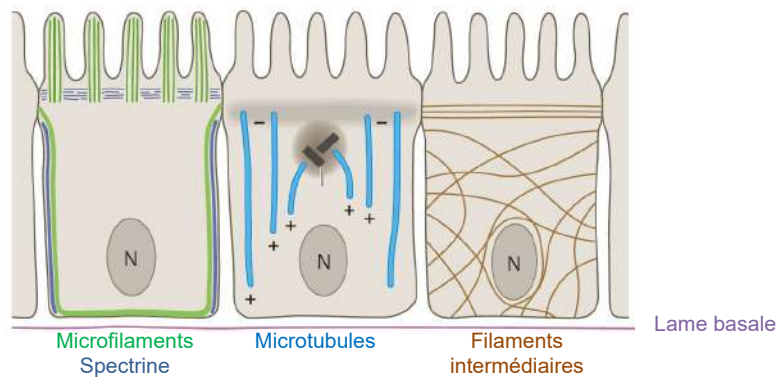
c. Les filaments intermédiaires : des éléments autoassemblés mais dissociables par phosphorylation

- Concernant les **filaments intermédiaires** (revoir les figures 47-49 + 51-52), je serai moins prolixe, à l'instar des manuels.
- Leur **assemblage** est un **autoassemblage** qui semble s'effectuer spontanément.
- Concernant leur **désassemblage**, il semble dépendre :
 - De leur **état de phosphorylation** (bien démontré pour les **lamines** ; fortement suspecté pour les **vimentines** ; probable pour les autres types de FI). Des **kinases** (enzymes phosphorylantes) et des **phosphatases** (enzymes déphosphorylantes) semblent impliquées.
 - Les FI phosphorylés sont **désassemblés** en dimères.
 - Les FI déphosphorylés se **réassemblent** en FI constitués.
 - D'un lien dont les mécanismes sont encore imparfaitement compris avec l'état et la dynamique des microtubules et microfilaments.

3. Des composés structurant et organisant la cellule



▲ FIGURE 68. Le cytosquelette dans une cellule épithéliale : l'entérocyte.
D'après ALBERTS et al. (2015), adapté / traduit.



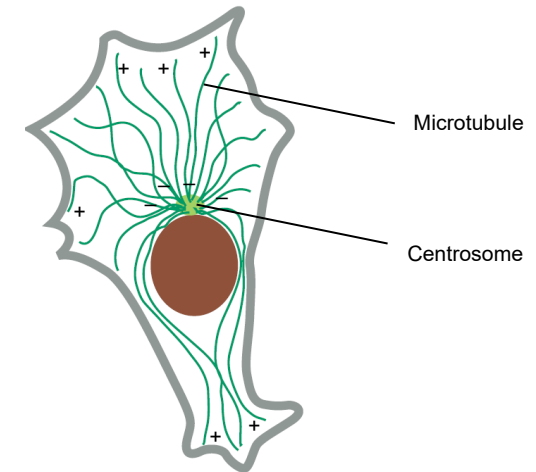
▲ FIGURE 69. Le cytosquelette dans une cellule épithéliale : l'entérocyte.
D'après LÜLLMANN-RAUCH & ASAN (2019), adapté / traduit.

a. Cas des microtubules

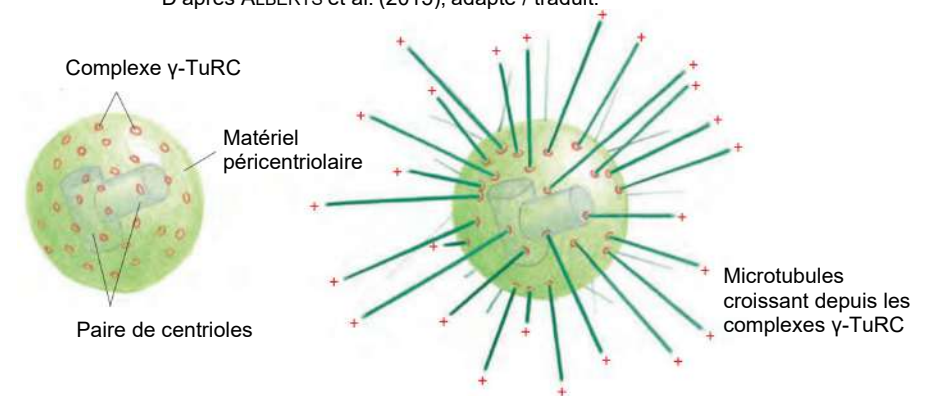
a. Dans les cellules animales

i. Dans la plupart des cellules : une armature en étoile rayonnant à partir du centrosome

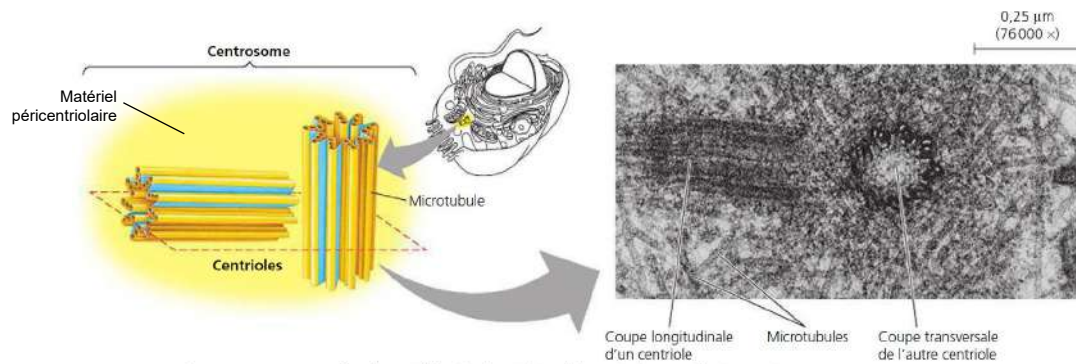
- Dans la plupart des **cellules animales**, les **microtubules rayonnent** (figure 70) à partir du **centre organisateur des microtubules** (structure cellulaire vers laquelle convergent les extrémités – des microtubules d'une cellule) qui est, chez les **cellules animales**, un **centrosome** (figure 71) composé de **deux centrioles** (courts ensembles de 9 triplets de microtubules associés) (figure 72) et de **matériel péricentriolaire**.



▲ FIGURE 70. Localisation des microtubules dans un fibroblaste.
D'après ALBERTS et al. (2015), adapté / traduit.



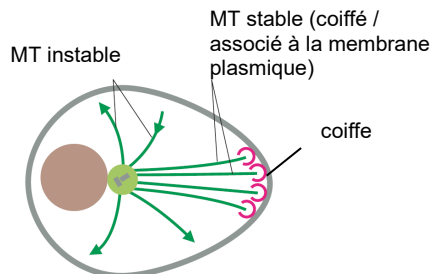
▲ FIGURE 71. Le centrosome. D'après ALBERTS et al. (2015), adapté / traduit.



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

▲ FIGURE 72. Le centrosome des cellules animales. D'après CAMPBELL et al. (2012).

- Les **extrémités +** sont associées à des **complexes protéiques** (dont des protéines de **coiffe**) qui les ancrent aux **protéines membranaires** et au **réseau d'actine**. Sans cela, les MT sont **instables** et potentiellement **dépolymérisables** (figure 73).



▲ FIGURE 73. Stabilisation membranaire des microtubules.

D'après ALBERTS et al. (2014), adapté / traduit.

ii. Dans la plupart des cellules épithéliales : une armature dont les unités présentent une disposition essentiellement parallèle

- Les **cellules épithéliales** (figures 68-69) possèdent un **centrosome** mais la **plupart de leurs microtubules** en sont **indépendants** et sont **disposés parallèlement** dans le sens d'allongement principal de la cellule, selon une **polarité apico-basale**.
- La **stabilisation** de leur **extrémité -** serait **associée au réseau d'actine**, et notamment, lorsqu'elle existe, à la **ceinture d'actine** **vue au chapitre 5**. La plupart des **extrémités +** seraient ainsi co-associées à la **membrane** et au **réseau périphérique d'actine** par des **complexes protéiques** (à fonction de coiffe également).

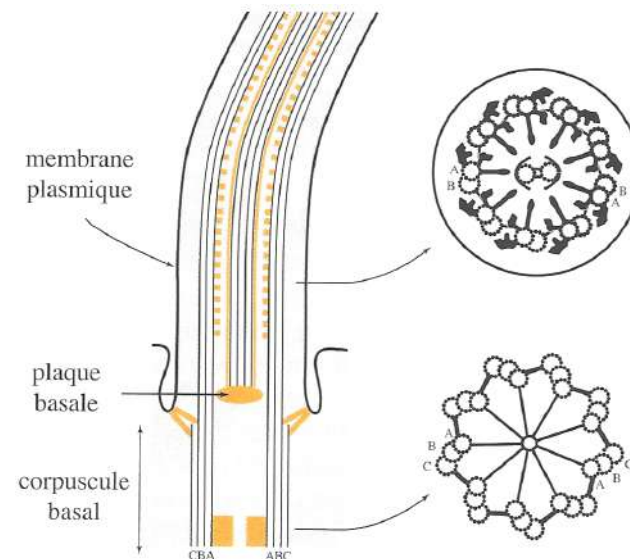
iii. Dans les expansions cytoplasmiques motiles pourvues d'un axonème ou undulipodia (cils, flagelles)

- Les **cils** (**expansions cytoplasmiques motiles courtes situés sur les épithéliums dont le mouvement assure souvent la progression d'un mucus et/ou du contenu d'une lumière**) et les **flagelles** (**expansions cytoplasmiques motiles longues situées sur des cellules mobiles et assurant leur déplacement**).

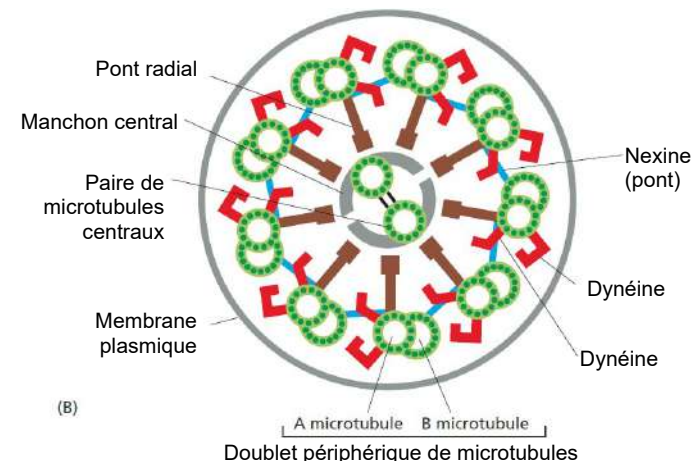
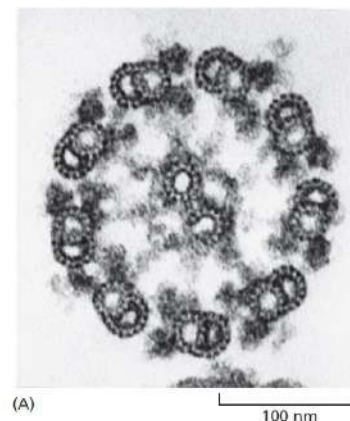
Ne confondez pas les **cils** et les **microvillosités** !

- Ces deux types de structures, rassemblées sous terme d'**undulipodia** (sing. **undulipodium**), présentent la caractéristique commune d'avoir comme partie axiale un **axonème** (figure 75), **structure cytosquelettique associant des microtubules, des protéines de liaisons et des moteurs moléculaires (dynéines)**. Notons que la **base d'un cil ou flagelle** est un **corpuscule basal** (figure 74) qui s'organise comme un **centriole** (avec des triplets de MT) et en est en réalité **issu** par **duplication**.

Le **flagelle bactérien** (vu plus haut) n'a donc rien à voir en termes d'organisation avec le **flagelle eucaryote**.



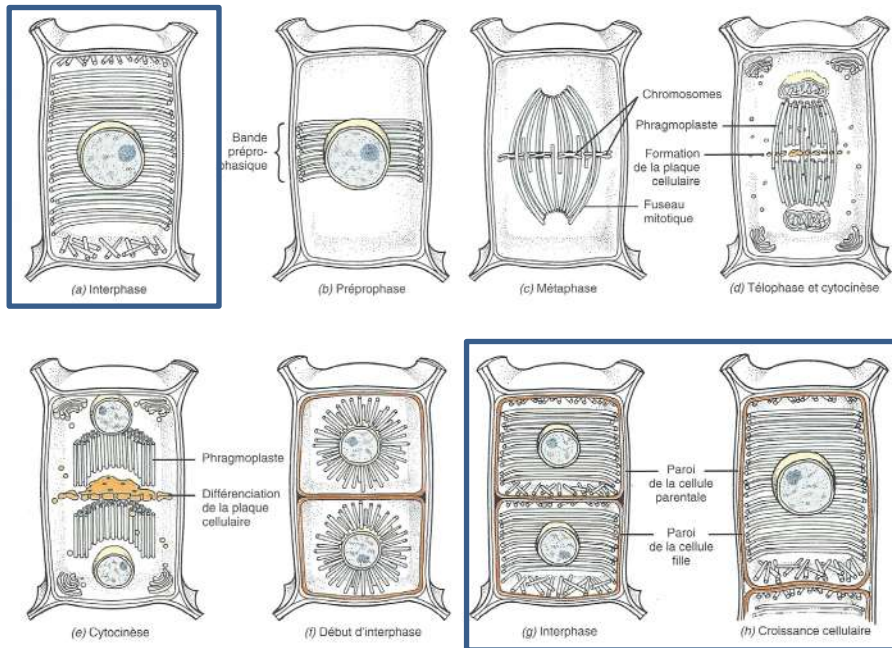
▲ FIGURE 74. La base de l'axonème. D'après BASSAGLIA (2013).



▲ **FIGURE 75. L'axonème.** D'après ALBERTS et al. (2015), adapté / traduit.

β. Dans les cellules végétales : un positionnement circulaire périphérique en interphase (et une disposition variable en division)

- Les **microtubules** d'une **cellule végétale** sont **disposés** de manière essentiellement **parallèle** (figure 76) ; ils **guident** la mise en place des **microfibrilles** de **cellulose** par les **cellulose-synthases** (revoir le chapitre 5).
- Lors de la **division cellulaire** (figure 76), les **microtubules** **changent d'organisation**. Le **COMT des cellules végétales** ne comprend **pas de centrioles** (ce n'est donc pas un vrai **centrosome**) et se reconstitue **uniquement lors de la division cellulaire**. Lors de la **cytotidérèse**, notons la **disposition particulière** des **MT** assurant l'acheminement des **vésicules golgiennes** formant la **plaque cellulaire**.



Répartition des microtubules et cycle cellulaire Modifications de la répartition des microtubules au cours du cycle cellulaire et formation de la paroi cellulaire pendant la cytokinèse. (a) Pendant l'interphase, et dans les cellules qui s'agrandissent et se différencient, les microtubules se trouvent juste à l'intérieur de la membrane plasmique. (b) Immédiatement avant la prophase, une bande annulaire de microtubules, la bande préprophasique, entoure le noyau dans un plan qui correspond au plan équatorial du futur fuseau mitotique et les microtubules du fuseau prophasique commencent à s'assembler de part et d'autre du noyau. (c) Pendant la métaphase, les microtubules forment le fuseau mitotique. (d) Pendant la télophase, les microtubules sont organisés en un phragmoplaste situé entre les deux noyaux fils. La

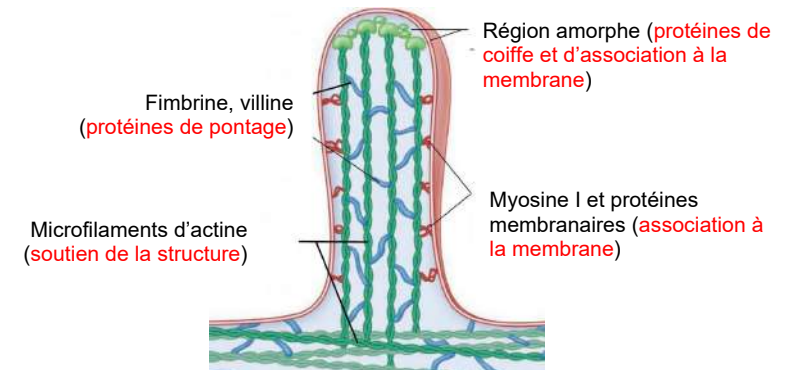
plaque cellulaire, produite par la fusion de vésicules de Golgi dirigées par les microtubules du phragmoplaste, se forme à l'équateur du phragmoplaste. (e) Tandis que la plaque cellulaire se développe au centre du phragmoplaste, le phragmoplaste et la plaque cellulaire s'accroissent vers l'extérieur jusqu'à atteindre la paroi de la cellule en division. (f) Au début de l'interphase, des microtubules rayonnent dans le cytoplasme à partir de l'enveloppe nucléaire. (g) Chaque cellule fille forme sa propre paroi primaire. (h) La paroi de la cellule mère se déchire, tandis que les cellules filles grandissent (celle du haut est seule représentée ici). En (g) et (h), les microtubules se trouvent à nouveau juste à l'intérieur de la membrane plasmique, où ils interviennent dans l'orientation des nouvelles microfibrilles de cellulose en formation.

▲ **FIGURE 76. Évolution de la répartition des microtubules au cours du cycle cellulaire.** D'après RAVEN et al. (2007).

b. Cas des microfilaments d'actine

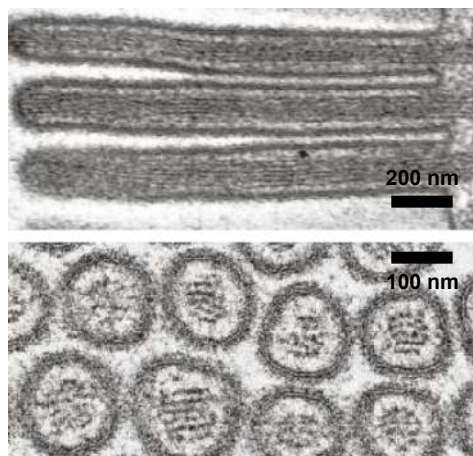
a. Dans les cellules animales épithéliales : un réseau plutôt périphérique participant au maintien de la forme cellulaire et structurant les microvillosités

- Dans les **cellules épithéliales** (figures 68-69), les **microfilaments d'actine** constituent un **réseau essentiellement périphérique** étroitement associé à la **membrane** ainsi qu'aux **jonctions** (serrées, adhérentes – revoir le chapitre 5). Ils participent au **maintien de la forme cellulaire**.
- Les **microvillosités** sont des **expansions cytoplasmiques fréquentes dans les épithéliums** et **structurées par des faisceaux d'actine** (figures 77-78).



▲ **FIGURE 77. Organisation d'une microvillosité.**

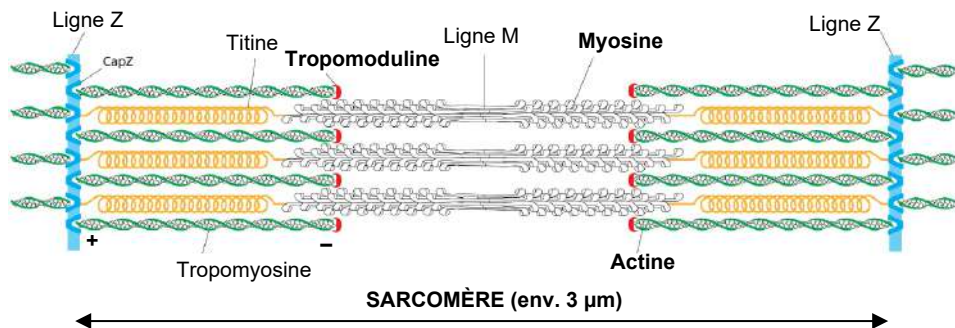
<https://forums.futura-sciences.com/biologie/809377-protéines-liees-aux-microfilaments-d-actine-microvillosites.html> (consultation janvier 2022).



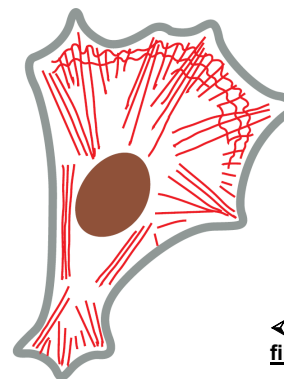
▲ FIGURE 78. Microvillosités au MET en coupes longitudinale et transversale.
D'après LÜLLMANN-RAUCH & ASAN (2019).

β. Dans d'autres types de cellules : une organisation et une dynamique en lien avec la fonction

- L'organisation du réseau d'actine peut varier selon le **type cellulaire**. Si le **réseau périphérique** est souvent **présent**, un **développement central** peut par exemple s'observer :
 - Dans les **cellules musculaires** où l'actine constitue l'essentiel des **myofibrilles**, **unités contractiles cylindriques des cellules musculaires**. Les **unités contractiles de base d'une myofibrille** s'appellent des **sarcomères** (figure 79) dont vous reparierez en **BCPST2**. Des **myosines**, constituant les **myofilaments épais**, glissent par un **mécanisme ATP-dépendant** sur les **filaments d'actine**, constituant les **myofilaments fins**.
 - Dans les **fibroblastes** (figure 80), **leucocytes**, **cellules migratrices**... où les **microfilaments** participent à l'expansion des **lamellipodes**, **filopodes**, **pseudopodes**...



▲ FIGURE 79. Organisation d'un sarcomère. D'après ALBERTS *et al.* (2015), adapté / traduit.



◀ FIGURE 80. Répartition des microfilaments dans un fibroblaste. D'après ALBERTS *et al.* (2015).

γ. Dans les cellules végétales : un réseau qui organise en partie l'intérieur de la cellule (si l'on excepte le rôle de la vacuole turgescente)

- L'intérieur de la cellule est très largement **organisé** par la **vacuole turgescente** qui **plaque** contre la **paroi** le **reste du cytoplasme** et le **noyau**.
- Néanmoins, la **disposition des organites** – structurée par **tous les éléments** de **cytosquelette** dans les **cellules animales** – est en **partie contrainte** par le **réseau de filaments d'actine** qui n'est **pas que périphérique** chez les **cellules végétales**.

c. Cas des filaments intermédiaires : dans le noyau de toutes les cellules eucaryotes (lamines nucléaires) et dans le cytosol des cellules animales

- Comme nous l'avons vu plus haut (revoir la **figure 50 page 29**), la **lamina nucléaire** qui structure le noyau est présente **dans toutes les cellules eucaryotes**.
- En revanche, tous les autres **filaments intermédiaires** sont connus uniquement des **cellules animales** où ils se situent **dans la masse du cytosol**, s'organisant en un **réseau non orienté** associé aux **jonctions** et aux **organites** qu'il contribue à positionner.

4. Des composés impliqués dans le fonctionnement et le dynamisme cellulaires

- Tous les **processus cellulaires dynamiques** de **déplacements de structures**, de **motilité** et/ou de **déformation** font appel au **cytosquelette**. Les processus sont largement **ATP-dépendants**.

a. Le trafic vésiculaire et le déplacement d'organites

α. Un déplacement sur le réseau de microtubules (dynéines, kinésines), notamment dans les cellules animales

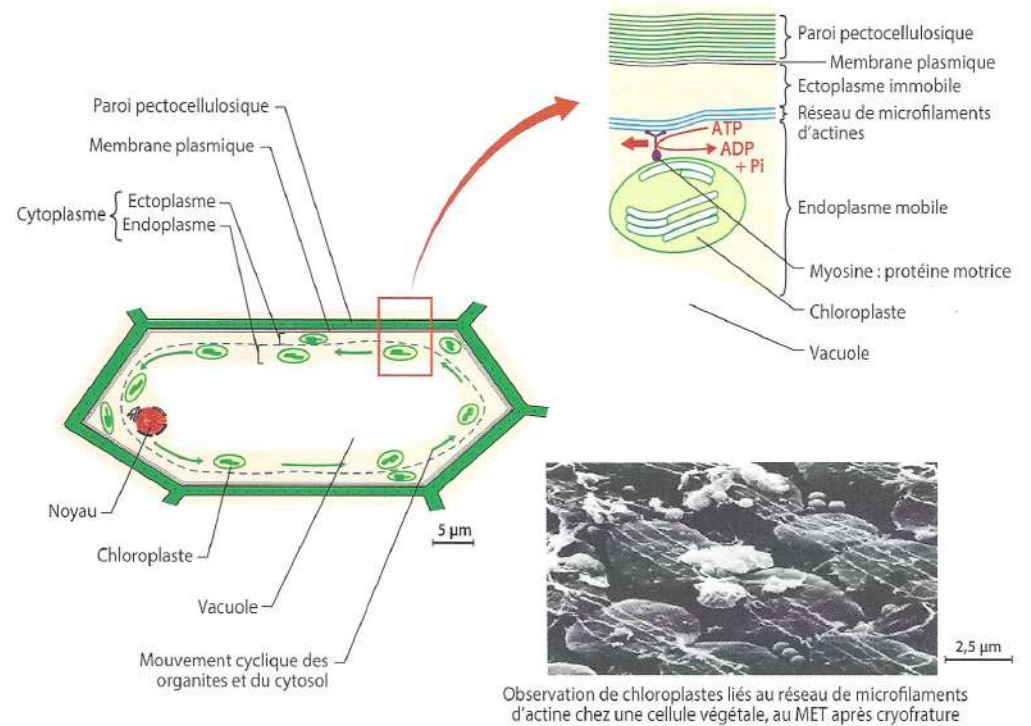
- L'ensemble des **déplacements de vésicules** et **organites** dans les **cellules animales** emprunte essentiellement comme « **rails** » le réseau de **microtubules** (figure 60 page 32).

- Les **moteurs moléculaires** (consommateurs d'ATP) sollicités sont :
 - Les **dynéines**, **complexes protéiques évoluant le long des microtubules vers l'extrémité** -. Elles permettent un **transport rétrograde** (= **de la périphérie vers le centre de la cellule**) ; dans les **cellules épithéliales**, il s'agit d'un **transport en direction de l'apex**.
 - Les **kinésines**, **protéines dimériques évoluant le long des microtubules vers l'extrémité +**. Elles permettent un **transport antérograde** (= **du centre vers la périphérie de la cellule**) ; dans les **cellules épithéliales**, il s'agit d'un **transport en direction de la base**.
- Dans les **cellules végétales**, quelques **structures** peuvent utiliser le **réseau de microtubules** lors de leur **déplacement**, comme les **vésicules golgiennes** qui **fusionnent** lors de la formation de la **plaque cellulaire**.

β. La possibilité d'utiliser le réseau d'actine, particulièrement dans les cellules végétales (myosines) : l'exemple de la cyclose

- La plupart des **déplacements de vésicules** et **organites** dans les **cellules végétales** s'appuie sur le **réseau d'actine** où des **myosines végétales** assurent le **déplacement ATP-dépendant**.
- On peut citer l'exemple de la **cyclose** (figure 81), **déplacement circulaire des organites végétaux** (notamment des **chloroplastes**) **situés dans la partie la moins périphérique du cytoplasme (hors vacuole) ou endoplasme**. Ce déplacement prend bien appui sur le **réseau d'actine** et les **myosines**. Ce processus faciliterait la **diffusion des molécules** mais aussi l'**exposition à la lumière** des **plastides**.

Le cytoplasme des cellules végétales est parcouru par un réseau de microfilaments d'actine parallèles, sur lequel sont fixées des myosines. Celles-ci sont liées aux organites, et se déplacent le long du réseau en hydrolysant de l'ATP, entraînant les organites et le cytosol. Deux régions du cytoplasme se distinguent : la portion la plus périphérique, l'ectoplasme, a la consistance d'un gel et les organites y sont peu mobiles, à l'inverse de l'endoplasme accolé à la vacuole, qui lui est plus fluide.



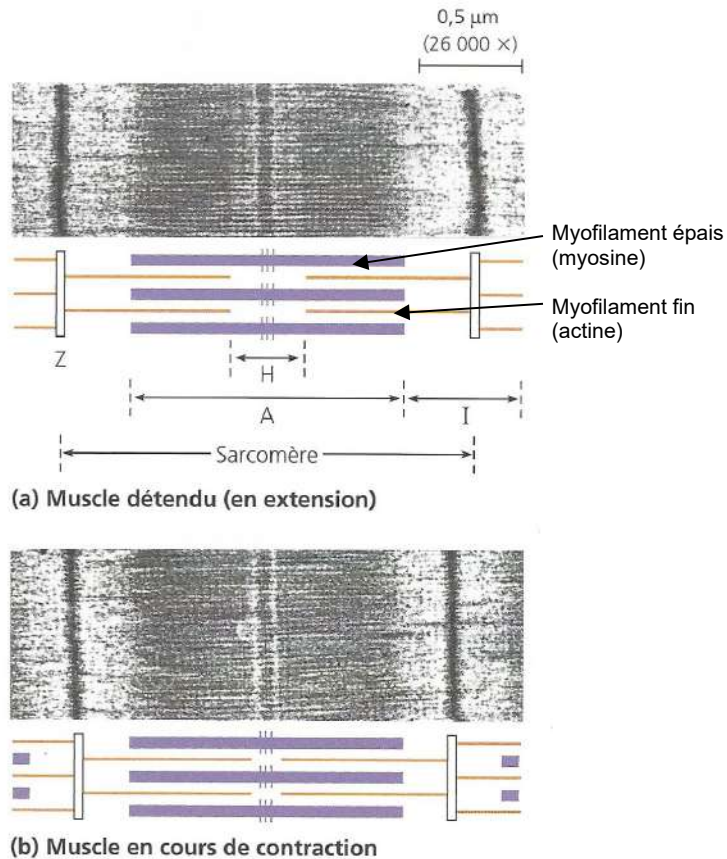
▲ FIGURE 81. **La cyclose**. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

b. Les processus de motilité cellulaire, déformation et migration

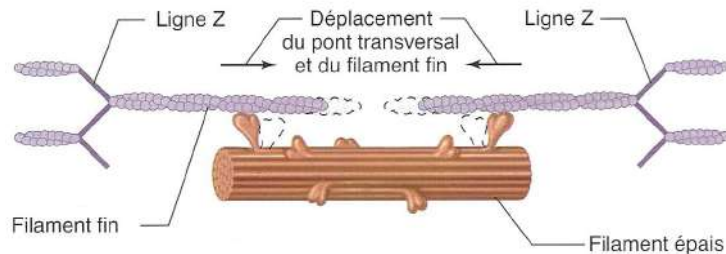
- Les processus de **déplacements**, **déformation**, **migration**... des **cellules animales** font appel au **cytosquelette** et aux **protéines motrices**.

a. La contraction musculaire permise par le couple actine-myosine

- La **contraction musculaire** est permise par le **raccourcissement des sarcomères** (figure 82) rendu possible par le **glissement ATP-dépendant des têtes de myosine** des **myofilaments épais** sur les **myofilaments fins** (microfilaments d'actine) (figure 83).



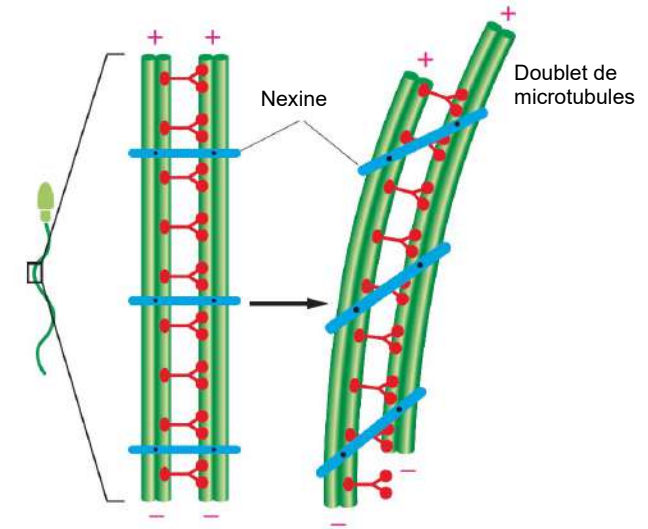
▲ FIGURE 82. Électronographies d'un muscle à divers niveaux de contraction et leur interprétation. D'après CAMPBELL & REECE (2004).



▲ FIGURE 83. Glissement des têtes de myosine sur les filaments fins, provoquant le raccourcissement des sarcomères. D'après VANDER *et al.* (2013).

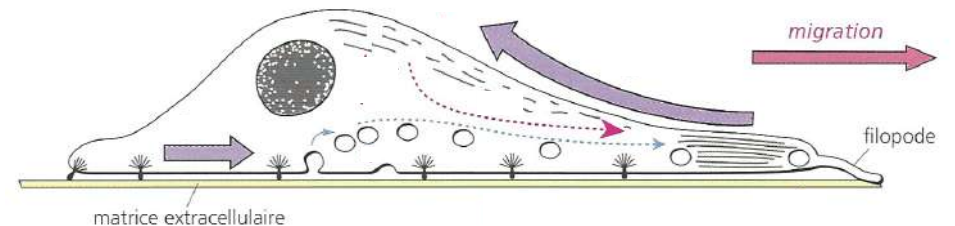
β. Le déplacement des cils et flagelles permis par le couple microtubules-dynéine au sein de l'axonème

- Les **doublets de microtubules** de l'axonème glissent l'un par rapport à l'autre au moyen des **mouvements ATP-dépendants** des **bras de dynéines** (figure 84). Comme les **doublets** sont **fixés à leur base** (sur le **corpuscule basal**) et **reliés entre eux par des ponts** (nexine), les **doublets ne peuvent se déplacer les uns par rapport aux autres** : il s'ensuit un **mouvement ondulatoire** imprimé à l'**expansion cytoplasmique** (cil ou flagelle).



▲ FIGURE 84. Modèle de fonctionnement de l'axonème. D'après ALBERTS *et al.* (2014).

γ. La déformation et la migration de cellules animales permises par une réorganisation des éléments de cytosquelette et des jonctions transitoires avec la matrice extracellulaire



▲ FIGURE 85. Une cellule du mésoderme en migration lors du développement. D'après DARRIBÈRE (2002).

- Les **cellules embryonnaires** (figure 85), les **leucocytes**, les **fibroblastes**... sont capables de :
 - Se **déformer** par une **réorganisation** de leur **cytosquelette** : **polymérisation-dépolymérisation** des MT et MF, **assemblage-désassemblage** des FI de vimentine.
 - Migrer** en s'arrimant (provisoirement) par des **jonctions transitoires** sur la **matrice extracellulaire**.

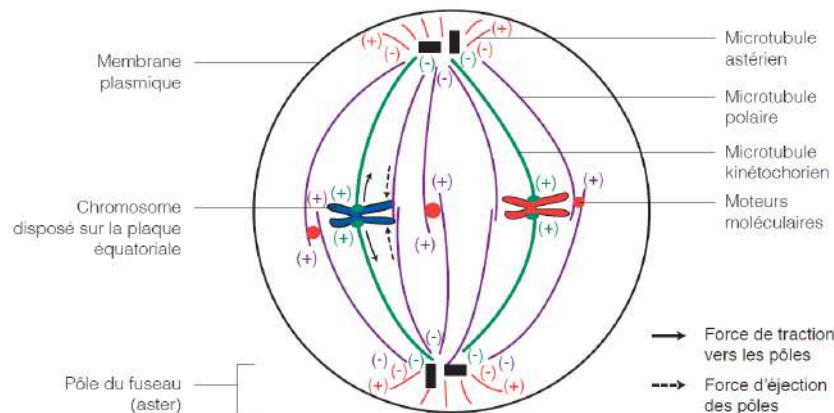
c. Les processus dynamiques associés aux divisions cellulaires

Voir le chapitre consacré au cycle cellulaire

- Lors de la **division cellulaire eucaryote**, on observe un **déplacement de chromosomes**, une **vésicularisation du noyau** et une **déformation cellulaire** : ces processus sont encore **cytosquelette-dépendants**.

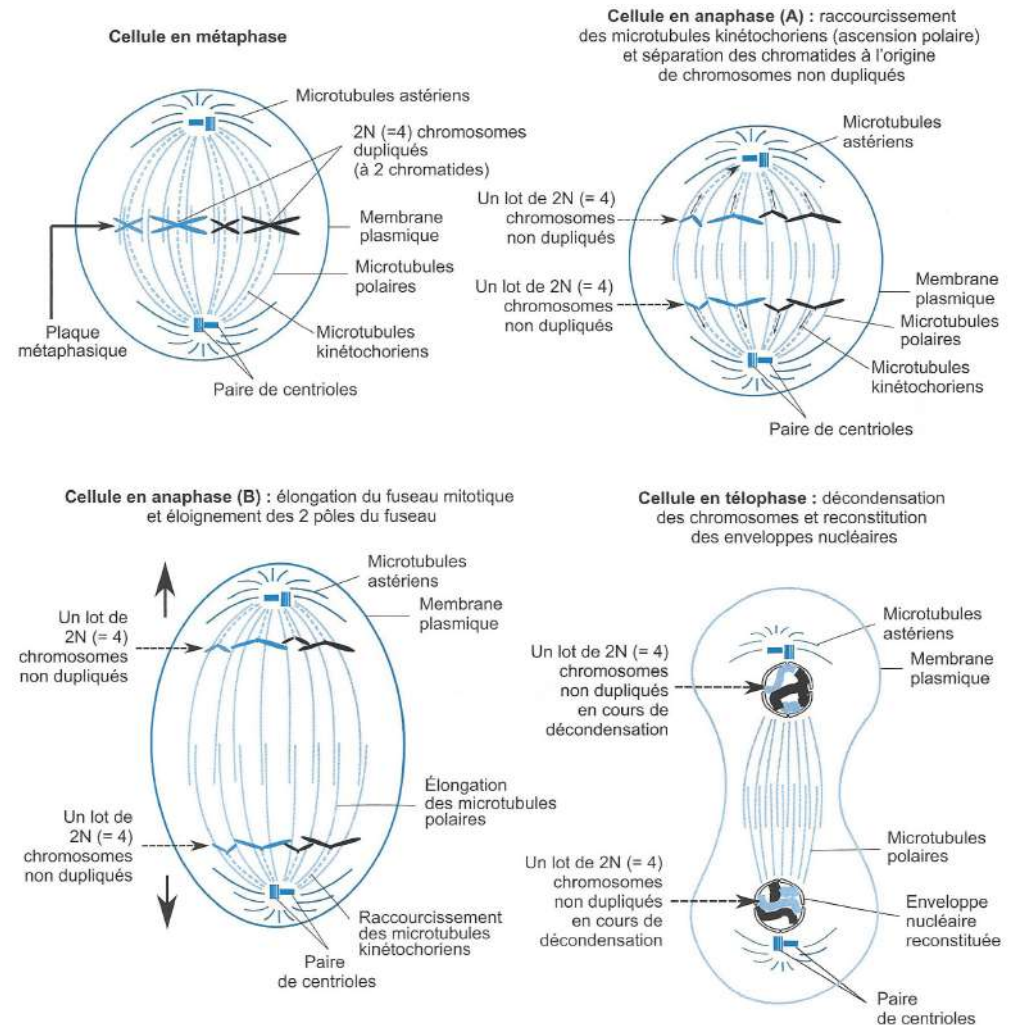
α. La migration des chromosomes au cours de la division : un couplage entre la polymérisation-dépolymérisation des microtubules du fuseau de division et des protéines motrices

- On appelle **fuseau de division**, **fuseau mitotique / méiotique** ou encore **fuseau achromatique** **l'ensemble de microtubules qui permettent la réalisation des étapes de la division cellulaire** (figures 86-87). Ce fuseau s'organise autour des **deux centrosomes** qui migrent à des **pôles opposés** lors de la division.



Seulement deux chromosomes ont été représentés pour la lisibilité. (+) et (-) font référence aux extrémités des microtubules. Les flèches représentent la direction des forces exercées sur chaque chromatide à la métaphase. Flèche pleine : force de traction vers le pôle exercé au niveau du kinétochore ; flèche en tirets : force d'éjection du pôle exercé au niveau des bras des chromatides. Ces forces sont liées aux interactions entre microtubules et des moteurs moléculaires.

▲ FIGURE 86. **Organisation et fonctionnement du fuseau mitotique.**
D'après SEGARRA *et al.* (2014).



▲ FIGURE 87. **Évolution du fuseau achromatique lors des principales étapes de la division mitotique.** D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

Pour information

On notera sur la figure 87 que certains auteurs distinguent deux parties dans l'anaphase :

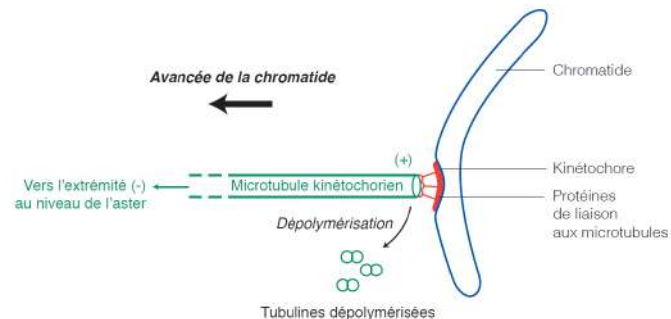
- L'**anaphase A** où la cellule garde la même taille ; on y assiste au clivage des centromères et au début de l'ascension polaire des chromosomes séparés.
- L'**anaphase B** où la cellule s'allonge grâce aux microtubules polaires ; on y assiste à la fin de l'ascension polaire.

- On peut distinguer **trois types de microtubules**, assemblés en **faisceaux pluriels**, impliqués dans le fuseau :
 - Les **microtubules astériens** (de forme « étoilée ») : ce sont des **microtubules dont la polymérisation les entraîne vers la membrane plasmique** ; leur fonction reste **débattue** (ils éviteraient l'affaissement de la cellule au niveau des pôles). Une partie d'entre eux **s'associe à la membrane plasmique via des moteurs moléculaires**.
 - Les **microtubules kinétochoriens** : ce sont des **microtubules se fixant sur les kinétochores en prométaphase**.

Les **kinétochores** sont des **complexes protéiques situés au niveau du centromère des chromosomes condensés, toujours au nombre de deux, sur chacun desquels peuvent se fixer 20 à 40 microtubules**. Cela explique que ces structures soient **résistantes** et permettent l'**alignement des chromosomes doubles** lors de la **métaphase** ou encore la **traction des chromatides** lors de leur **séparation en anaphase**.

- Les **microtubules polaires** : ce sont des **microtubules qui se rejoignent au centre de la cellule où ils interagissent avec des microtubules équivalents issus du centrosome opposé**. Les microtubules interagissent au moyen de **kinésine** (un **moteur moléculaire**), ce qui permet l'**allongement de la cellule**.
- Ce sont les **phénomènes de polymérisation et dépolymérisation** qui assurent l'**allongement** ou le **raccourcissement des microtubules du fuseau**.

On peut par exemple illustrer l'importance de la dépolymérisation des microtubules avec l'**ascension polaire** (figure 58) : l'extrémité (+) se dépolymérise, or les **protéines du kinétochore ont plus d'affinité pour la tubuline polymérisée** que pour la **tubuline dépolymérisée**, ce qui implique que la chromatide « suit » le microtubule en cours de dépolymérisation.

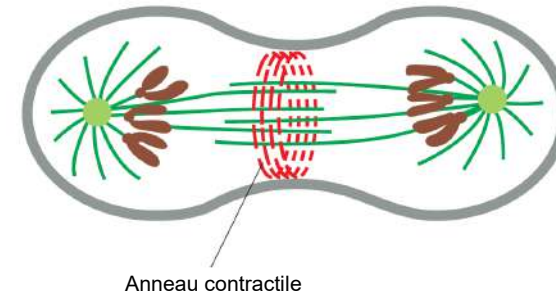


Le modèle présenté sur la figure est une représentation simplifiée du mécanisme de traction de la chromatide par dépolymérisation des microtubules kinétochoriens.

▲ FIGURE 88. **Mécanisme de l'ascension polaire des chromatides.**
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

β. La constriction entre cellules filles lors de la cytotiérèse animales : un couplage actine-myosine

- Lors de la cytotiérèse, on observe la formation d'un **sillon de division** qui permet l'**individualisation des cellules-filles** par **constriction du cytoplasme** jusqu'à sa scission complète en deux cellules. Cette constriction est permise par le glissement de fibres de **myosine** sur des **microfilaments d'actine** formant un **anneau contractile** (figure 89).



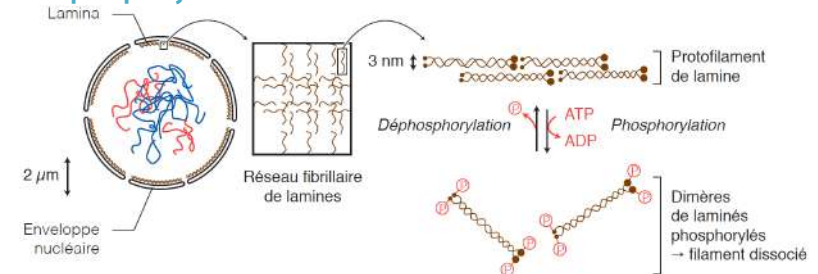
▲ FIGURE 89. **Cytodiérèse animale : origine du sillon de division.** D'après ALBERTS *et al.* (2015).

γ. La séparation des cellules filles lors de la cytotiérèse végétale : un couplage microtubules / protéines motrices

[Revoir le chapitre 5](#)

- On rappelle que la **séparation des cellules-filles** lors de la **cytotiérèse végétale** est permise par l'**édification d'une jeune paroi** (plaque cellulaire ou **phragmoplaste**) grâce à un **réseau de microtubules** permettant l'**acheminement, via des kinésines, de vésicules golgiennes** qui **fusionnent** et sont à l'origine de ladite **paroi**.

δ. La vésicularisation du noyau et sa reformation : la phosphorylation-déphosphorylation des lamines nucléaires



Les polypeptides de lamines forment des dimères qui constituent les unités d'association des filaments de lamines (association en « tête à queue »). La phosphorylation des lamines sur leurs extrémités N et C terminales provoque la dissociation des dimères.

▲ FIGURE 90. **Rôle des lamines sur l'état de l'enveloppe nucléaire.**
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

- Lors de la **division cellulaire**, le noyau semble « disparaître » : en réalité, les **lamines nucléaires** permettent la **vésicularisation de l'enveloppe nucléaire en prophase**.
- Ces vésicules **refusionnent et se réorganisent en noyau** lors de la **télophase**.
- (!) Les **lamines** sont des **protéines fibrillaires (de type filaments intermédiaires) phosphorylables** (figure 59) ; leur **phosphorylation** entraîne leur **déstructuration** et donc la **vésicularisation de l'enveloppe nucléaire**. Inversement, la **déphosphorylation des lamines** permet la **reformation de l'enveloppe**.

▼ TABLEAU III. Le cytosquelette eucaryote : une vue d'ensemble. Original 2021.

Caractère	Microtubules (MT)	Filaments intermédiaires (FI)	Microfilaments (MF = μ F)
Constitution et organisation	- Diamètre 25 nm - Tube cylindrique creux - 13 rangées de protofilaments - Monomère protéique globulaire polymérisé : tubulines α et β dimérisées - Polarité : extrémité (+) et extrémité (-)	- Diamètre 8-12 nm [moy. 10 nm] - Filaments pleins ou creux [pas très clair] (<i>on trouve les deux types de représentations...</i>) - Association de monomères fibrillaires en tétramères, mis bout-à-bout en protofilaments >> 8 protofilaments composent un FI (!) Diversité : - <i>toutes cellules eucaryotes</i> ° Lamines nucléaire (ensemble : lamina nucléaire) → sous la membrane interne du noyau - <i>cellules animales uniquement</i> ° Kératines (= cytokératines) → cellules épithéliales ° Neurofilaments → cellules nerveuses ° Vimentine → fibroblastes, leucocytes, cellules embryonnaires [= cellules déformables / motiles] + cellules endothéliales ° Desmine → architecture / positionnement des organites dans les cellules musculaires ... et beaucoup d'autres...	- Diamètre 7 nm - Filaments pleins - 2 chaînes torsadées (actine F = filamenteuse) - Monomère protéique globulaire polymérisé : actine G (actine globulaire) - Polarité : extrémité (+) [barbelée] et extrémité (-) [pointue]
Schéma d'organisation (et d'assemblage-désassemblage <i>in vitro</i>)	D'après PEYCRU <i>et al.</i> (2013)	Organisation moléculaire des filaments intermédiaires (!) Représentation creuse discutable.	D'après PEYCRU <i>et al.</i> (2013)
Modalités d'assemblage et de désassemblage	- <u>Assemblage</u> : polymérisation de dimères de tubulines α-β avec GTP-β-tubuline, plutôt au pôle + - <u>Désassemblage</u> : dépolymérisation des dimères avec GDP-β-tubuline / désassociation des protofilaments si <u>extrémité non capée</u> <i>In vitro / in vivo</i> : instabilité dynamique, treadmilling	- <u>Assemblage</u> : autoassemblage des constituants - <u>Désassemblage</u> : par phosphorylation et/ou en lien avec l'état des autres éléments du cytosquelette	- <u>Assemblage</u> : polymérisation d'ATP-actine G, plutôt au pôle + - <u>Désassemblage</u> : dépolymérisation des ADP-actines G / désassociation des protofilaments si <u>extrémité non capée</u> <i>In vitro / in vivo</i> : instabilité dynamique, treadmilling

Localisation cellulaire	- <u>cellules animales</u> : en étoile, pôle – stabilisé par γ-TuRC au niveau du centrosome - <u>sauf cellules épithéliales</u> : MT parallèles - <u>cellules végétales</u> : variation lors du cycle cellulaire, en interphase position périphérique guidant la mise en place des celluloses	- <u>toutes cellules eucaryotes</u> : dans le noyau (lamina) - <u>cellules animales</u> : réseau non orienté dans le cytosol - <u>cellules végétales</u> : absents du cytosol	- <u>cellules animales</u> : partout, plus dense en périphérie / sauf types cellulaires particuliers (cellules musculaires, fibroblastes...) ; présence dans les microvillosités - <u>cellules végétales</u> : partout
Fonctions dynamiques	- Flux vésiculaire / déplacement d'organites - Axonème : motilité - Fuseau mitotique : déplacement de chromosomes, modification de forme de la cellule - Phragmoplate : cytotérière végétale - Guidage de la synthèse de cellulose chez les végétaux	- Lamina : vésicularisation / reformation du noyau lors de la mitose - Vimentine : fort dynamisme dans les cellules déformables	- Flux vésiculaire / déplacement d'organites (ex. cyclose végétale) - Anneau contractile : cytotérière animale - Sarcomères : contraction musculaire - Lamellipodes, filipodes, pseudopodes : migration cellulaire

B. Le cytosquelette bactérien : l'identification de protéines homologues aux protéines cytosquelettiques eucaryotes

- L'époque où l'on affirmait que les **Bactéries** n'avaient pas de cytosquelette est **révolue**.
- On connaît aujourd'hui des **protéines homologues** des **protéines cytosquelettiques eucaryotes**, c'est-à-dire qu'elles **partagent une origine évolutive commune** (figure 91). Je n'en propose pas la liste exhaustive.
Attention, cela ne veut pas dire qu'elles ont la même fonction.

1. La protéine FtsZ, protéine homologue de la tubuline

- On connaît la **protéine** suivante **homologue de la tubuline** :
 - **FtsZ** (*Filamentous temperature sensitive Z*) : **protéines formant un anneau contractile (anneau Z) marquant le lieu de séparation des cellules-filles lors de la division bactérienne**.

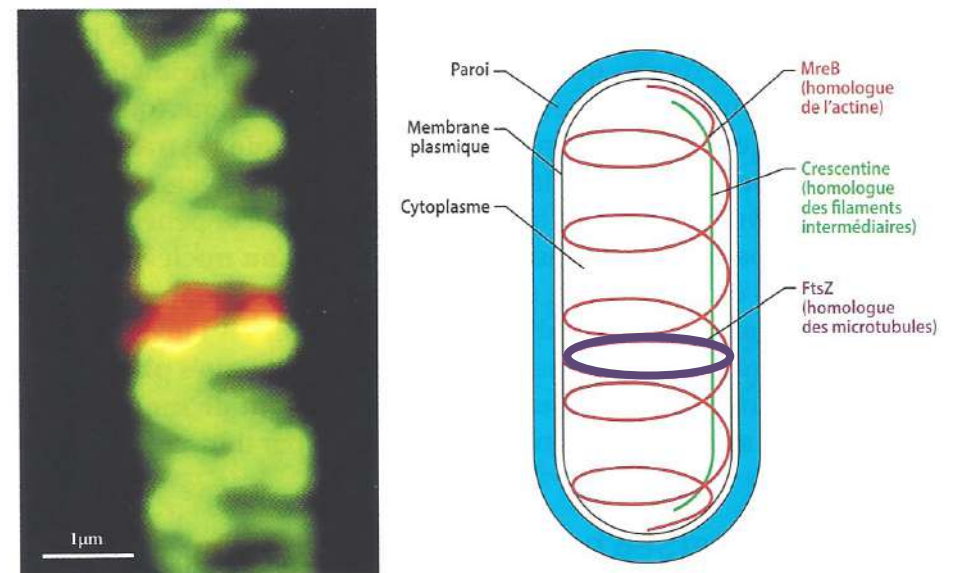
2. Les protéines FtsA, MreB et ParM, protéines homologues de l'actine

- On connaît les **protéines** suivantes **homologues de l'actine** :
 - **FtsA** (*Filamentous temperature sensitive A*) : **protéines permettant l'ancrage de FtsZ et hydrolysant de l'ATP**.
 - **MreB** (de *Murein formation cluster E*) : **protéines polymérisant en spirale et contrôlant la forme, notamment la largeur, de la Bactérie**.
 - **ParM** (de *Partitioning protein of plasmid R1*) : **protéine dont la polymérisation sépare des molécules d'ADN récemment dupliquées (chromosome bactérien, plasmides)** (figure 92).

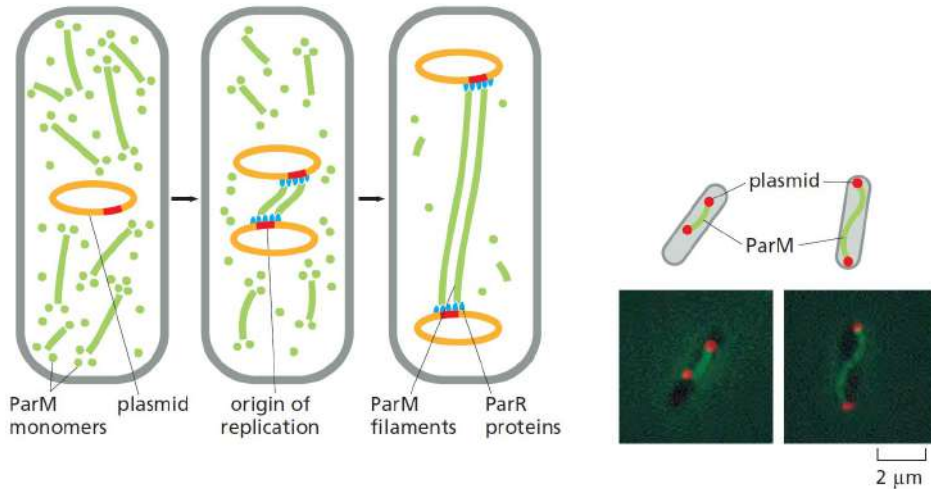
3. La crescentine, protéine homologue des filaments intermédiaires

- On connaît la **protéine** suivante **homologue des FI** :
 - La **crescentine**, **protéine localisée sur un côté de la Bactérie semblant impacter sa forme (mécanisme mal compris)**.

Observation au microscope à fluorescence avec marquage de MreB en vert et FtsZ en rouge



▲ FIGURE 91. Des protéines homologues des protéines cytosquelettiques eucaryotes chez les Bactéries. D'après DAUTEL et al. (2021).



▲ FIGURE 92. ParM, protéine dont la polymérisation sépare des molécules d'ADN récemment dupliquées. D'après ALBERTS *et al.* (2015).

4. Des protéines cytosquelettiques propres sans homologie avec le cytosquelette eucaryote

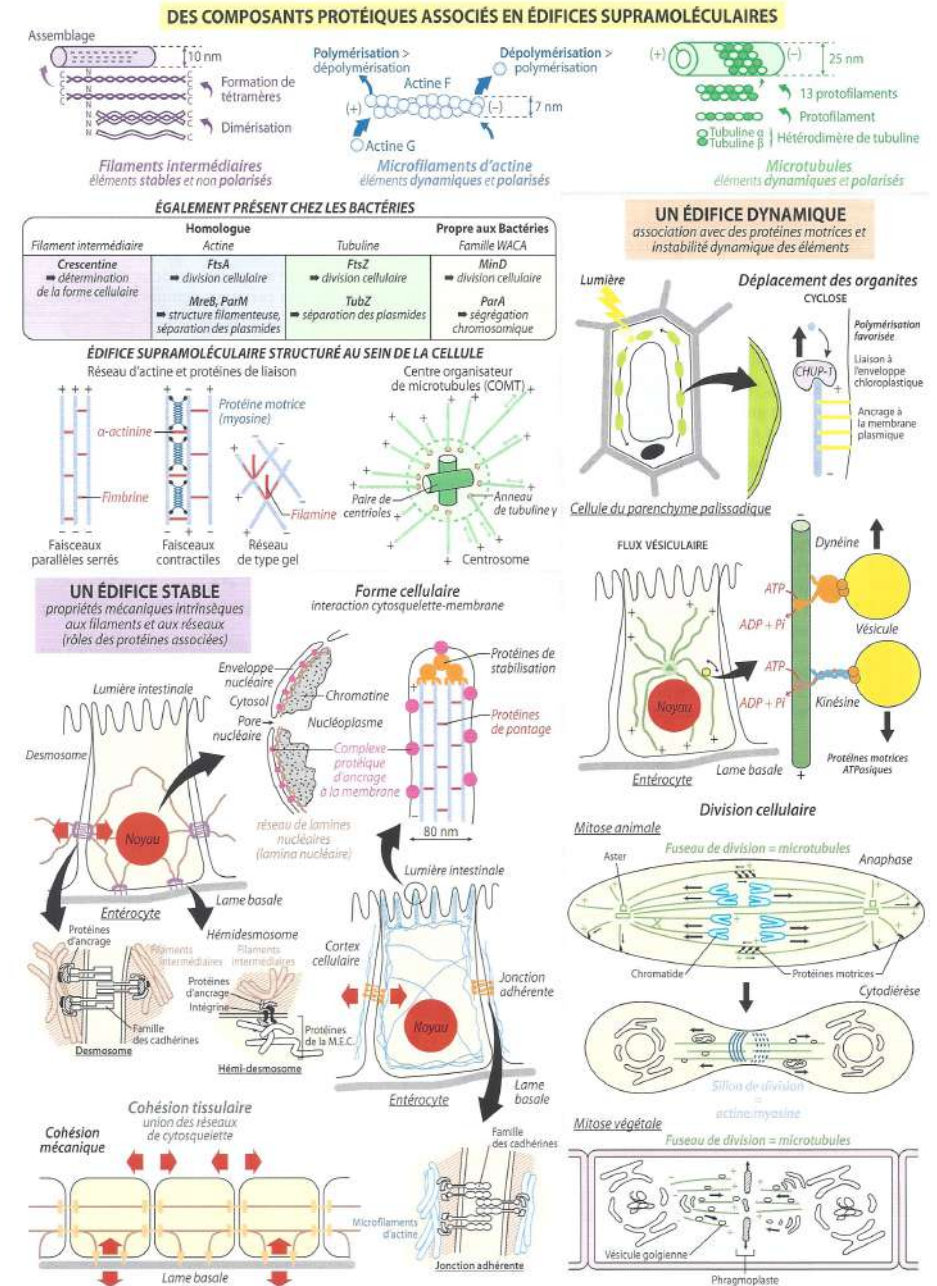
- On connaît également des **protéines** à « **fonction cytosquelettique** » sans homologie connu avec des **protéines eucaryotes** (ex. **MindD** et **ParA**, **protéines impliquées dans la partition de plasmides**).

Plus d'informations sur le cytosquelette bactérien (Cell Snapshot 2016) : [https://www.cell.com/cell/pdf/S0092-8674\(16\)30865-0.pdf](https://www.cell.com/cell/pdf/S0092-8674(16)30865-0.pdf)



Bilan (adapté du programme)

- ✓ Les **cellules** possèdent un **squelette interne dynamique** : le **cytosquelette**.
- ✓ Chez les **cellules eucaryotes**, il est constitué de **trois catégories de structures protéiques fibrillaires** : les **microfilaments d'actine**, les **microtubules de tubuline** et les **filaments intermédiaires**.
- ✓ Le **cytosquelette des bactéries** présente des **protéines homologues** à celui des **cellules eucaryotes**.



▲ FIGURE 93. Une vue d'ensemble sur le cytosquelette. D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

III. Les cellules, des systèmes thermodynamiques ouverts traversés par des flux de matière, d'énergie et d'information

- Les **cellules** sont des **systèmes thermodynamiques ouverts**, c'est-à-dire des **systèmes physico-chimiques échangeant de la matière et de l'énergie avec leur environnement** ; les **compartiments** en leur sein le sont aussi.
- Les **cellules** et les **compartiments** sont ainsi traversés par des **flux** :
 - de **matière** : **atomes, ions, molécules**.
 - d'**énergie** : **capacité à effectuer un travail, c'est-à-dire à modifier un système physico-chimique** (et la cellule réalise bien des **travaux** : chimiques, osmotiques, mécaniques...).
 - et d'**information** : **signaux et données permettant la communication entre structures biologiques, leur édification et le contrôle de leur fonctionnement**.

Capacités exigibles

- ✓ **Argumenter** l'existence de trois types de flux à l'aide des exemples de l'entérocyte, de la cellule du parenchyme palissadique et d'*E. coli*.
- ✓ **Illustrer** la coopération fonctionnelle entre les compartiments.

A. Des cellules eucaryotes traversées par des flux impliquant des échanges avec l'extérieur et une coopération entre compartiments

1. Spécialisation et coopération des compartiments entre eux et avec le milieu extracellulaire

a. Une complémentarité nécessaire

- Dans les **cellules eucaryotes**, le **fonctionnement cellulaire** résulte à la fois de la **spécialisation** des **compartiments** (voir le grand I) et de leur **coopération** par **échanges** de **matière, énergie** et **information** entre eux, **chacun** ne pouvant remplir toutes les fonctions à lui seul ni **s'approvisionner** ou **évacuer ses déchets**.
- Bien entendu, des **échanges** avec le **milieu extracellulaire** s'observent, les flux s'exerçant aussi entre la **cellule** et son **environnement** (rappelons-le : la cellule est un **système thermodynamique ouvert**).
- Des flux s'observent même parfois entre des **cellules adjacentes** via des **jonctions gap** (cellules animales) ou des **plasmodesmes** (cellules végétales).

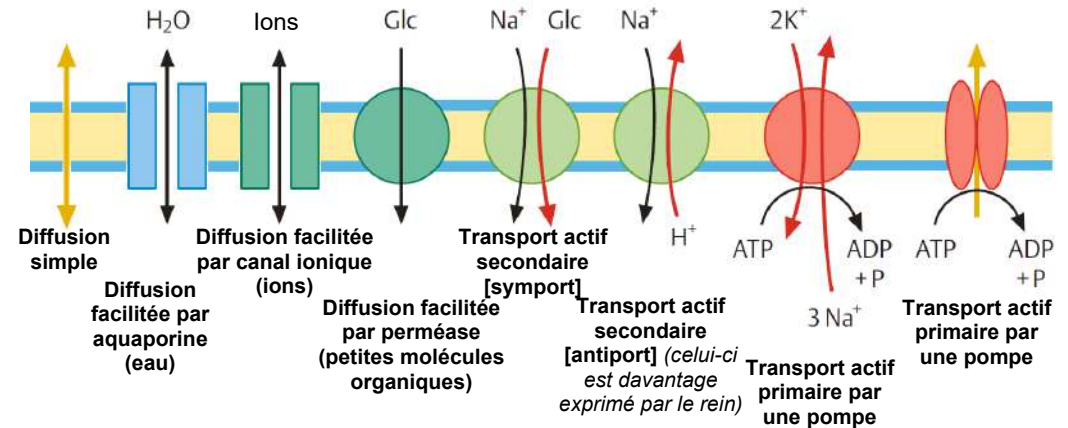
b. Les modalités des flux entre compartiments ou avec l'extérieur de la cellule : transferts transmembranaires, translocation, trafic vésiculaire

Voir le **chapitre sur les membranes** qui explicite les **mécanismes de tous ces processus**.

- Les **flux** supposent des **déplacements de matière** (même les **flux d'énergie** ou d'**information**, le plus souvent) qui sont permis par :
 - Des **échanges transmembranaires** : **flux de substances au travers d'une membrane biologique**.
Exemple pour le **plasmalemm** de l'entérocyte : voir la **figure 94**.
 - Du **trafic vésiculaire** : **ensemble des processus de formation / déplacement / fusion de vésicules au niveau d'un compartiment ou de la membrane plasmique assurant le transfert de ce qui contenu dans la vésicule en question**.
Exemple pour le **REG** et le **GOLGI** : revoir **plus haut**.

- Des **processus de translocation** : **processus de déplacement sélectif d'une substance (en général une protéine) au travers d'un nanopore spécialisé où se trouve un complexe protéique s'en chargeant (translocon = complexe de translocation) après reconnaissance de l'objet transporté par une protéine de reconnaissance**.

Exemple pour le **REG** : revoir la **figure 8** (page 7).



▲ FIGURE 94. Principaux transports transmembranaires au niveau de la membrane plasmique de l'entérocyte. D'après LÜLLMANN-RAUCH & ASEN (2019), adapté.

2. Mise en évidence d'un flux sécrétoire (= cycle sécrétoire) dans les cellules acineuses pancréatiques : les expériences historiques de PALADE (années 1960)

a. Principe des expériences

Revoir la **fiche technique** du TP SV C « Principales techniques d'observation et d'étude des cellules »

a. Principe du pulse-chase : le suivi d'un élément radioactif dans le temps et l'espace

- Dans les **années 1960**, les **expériences** conduites sous la direction du biologiste américain d'origine roumaine **George E. PALADE** (1912-2008) (prix Nobel 1974) ont conduit à mettre en évidence dans les **cellules acineuses pancréatiques** l'existence d'un **flux sécrétoire** parfois aussi appelé **cycle sécrétoire**. Plusieurs manipulations ont été réalisées mais le principe général est exposé dans l'encart technique (**figure 98**) : on a **soumis des coupes de pancréas de cochons d'Inde à un « pulse »** (soumission brève) de **leucine tritiée** avant lavage puis on s'intéresse au devenir de cette leucine tritiée (c'est-à-dire sa localisation au cours du temps dans les cellules) (« **chase** ») ; c'est la technique du **pulse-chase**.



▲ **G. E. PALADE**

Principe général d'un pulse-chase

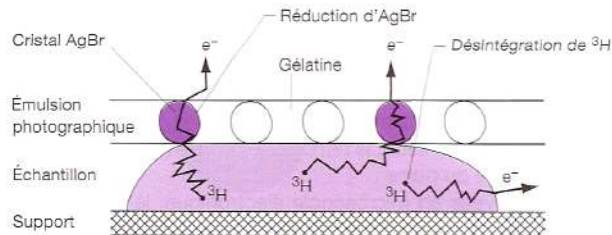
On soumet brièvement un support biologique à des éléments radioactifs (**pulse**) puis on suit le déplacement et le devenir de ces éléments au cours du temps (**chase**).

β. Obtention de résultats : autoradiographie, comptage de grains d'argent, ultracentrifugation avec dosage de radioactivité

- Pour connaître le **devenir de la leucine tritiée** après différents temps, **trois méthodes** sont employées :
 - Méthode qualitative** : on réalise des **clichés par autoradiographie** et on regarde où se localise la **radioactivité** (figure 95 ; résultats à la figure 99).
 - Méthode quantitative** : on évalue le **nombre de grains d'argents** sur l'autoradiographie de manière à **doser la radioactivité** (résultats à la figure 100).
 - Méthode quantitative** : on sépare les **constituants cellulaires** (compartiments) par **ultracentrifugation** (figures 96-97) et on **dose la radioactivité** de chaque type de compartiments par **compteur GEIGER** résultats à la figure 100).

Principe de l'autoradiographie

Ce sont des **électronographies** traitées de manière particulière, avec une **émulsion photographique sensible à la radioactivité au-dessus de la préparation**. Le rayonnement produit par les **éléments radioactifs** imprime le film photographique (figure 95).



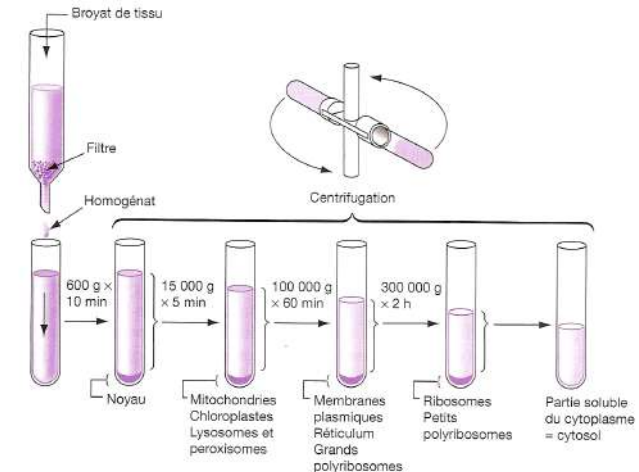
Principe de l'autoradiographie

Les particules β (e^-) émises par la désintégration d'un radio isotope n'ont pas toutes la même énergie. Celles produites par le ^{32}P impressionnent un film argentique sur 1 cm alors que celles émises par 3H ne parcourent que 0,5 μm , ce qui permet de localiser la molécule radioactive dans un cercle de ce rayon. Au ME, le cheminement de la particule apparaît sous la forme d'un tortillon.

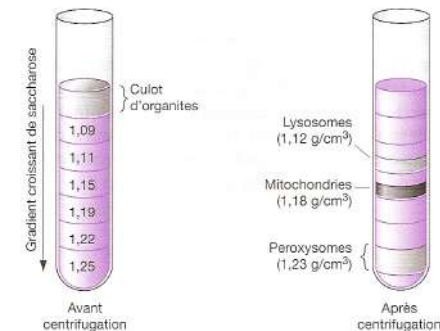
▲ FIGURE 95. **Autoradiographie**. D'après BREUIL (2007).

Principe de l'ultracentrifugation

- L'étude des **constituants cellulaires** nécessite :
- Le **broyage cellulaire**, réalisé **mécaniquement** ou par **sonication** (utilisation d'ultrasons) ;
 - L'**ultracentrifugation** (**centrifugation à très haute vitesse**, plus de 15000 tours/min) du mélange ;
 - La **sédimentation** des éléments recherchés ; la **vitesse de sédimentation** s'exprime en Svedberg (S) ($1 S = 10^{-13} s$). On peut **soit appliquer des vitesses de rotation différentes pour récupérer successivement les éléments d'intérêt dans le culot** (**centrifugation différentielle**) (figure 96), **soit appliquer une seule vitesse de sédimentation et récupérer à différentes hauteurs les éléments d'intérêt** (**centrifugation par gradients de densité**) (figure 97).



▲ FIGURE 96. **Centrifugation différentielle**. D'après BREUIL (2007).



▲ FIGURE 97. **Centrifugation par gradient de densité**. D'après BREUIL (2007).

b. Résultats et interprétation

- Les **principaux résultats** sont présentés :
 - À la figure 99 pour la **localisation in situ de la radioactivité** sur des autoradiographies.
 - À la figure 100 pour les **aspects quantitatifs**.

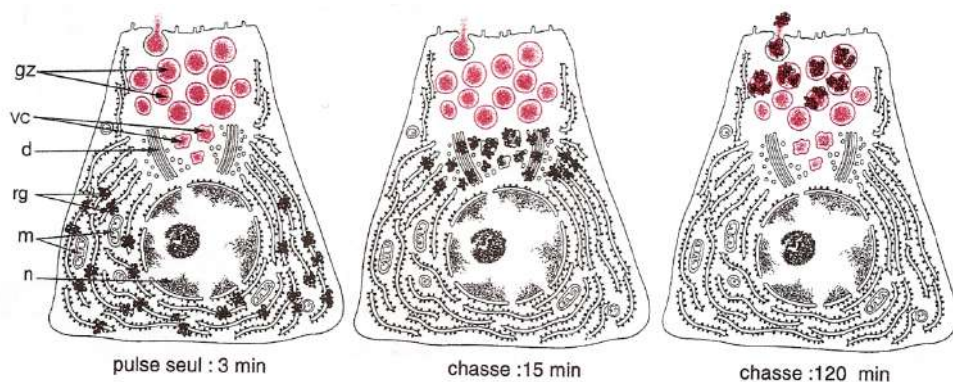
ENCART TECHNIQUE

Analyse cellulaire du processus sécrétoire

Ce processus a été analysé par une expérience de type *pulse-chase*, de la façon suivante :

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

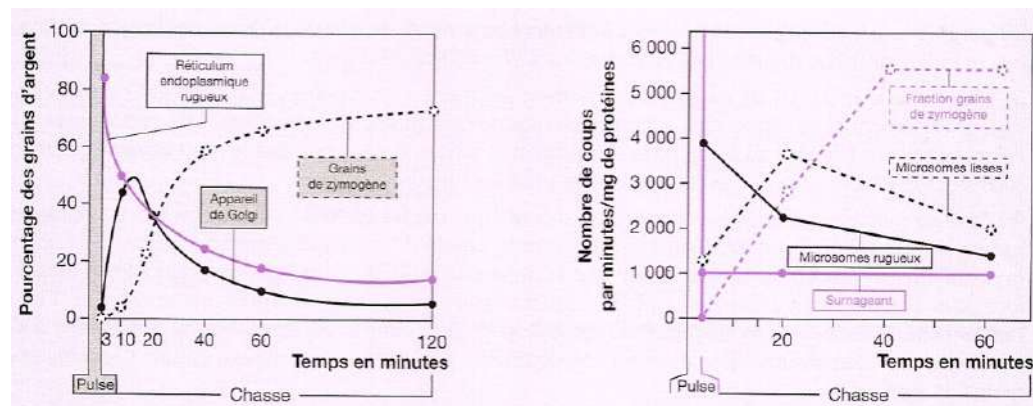
▲ FIGURE 98. Principe du pulse-chase dans les expériences de PALADE. D'après CALLEN (2005).



Expériences historiques sur la sécrétion des protéines par les cellules pancréatiques

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

▲ FIGURE 99. Localisation des grains d'argent en fonction du temps : déplacement des acides aminés radioactifs dans la cellule. D'après CALLEN (2005).



▲ FIGURE 100. Localisation de la radioactivité par compartiments (à gauche par comptage de grains d'argent ; à droite par dosage de radioactivité après ultracentrifugation).

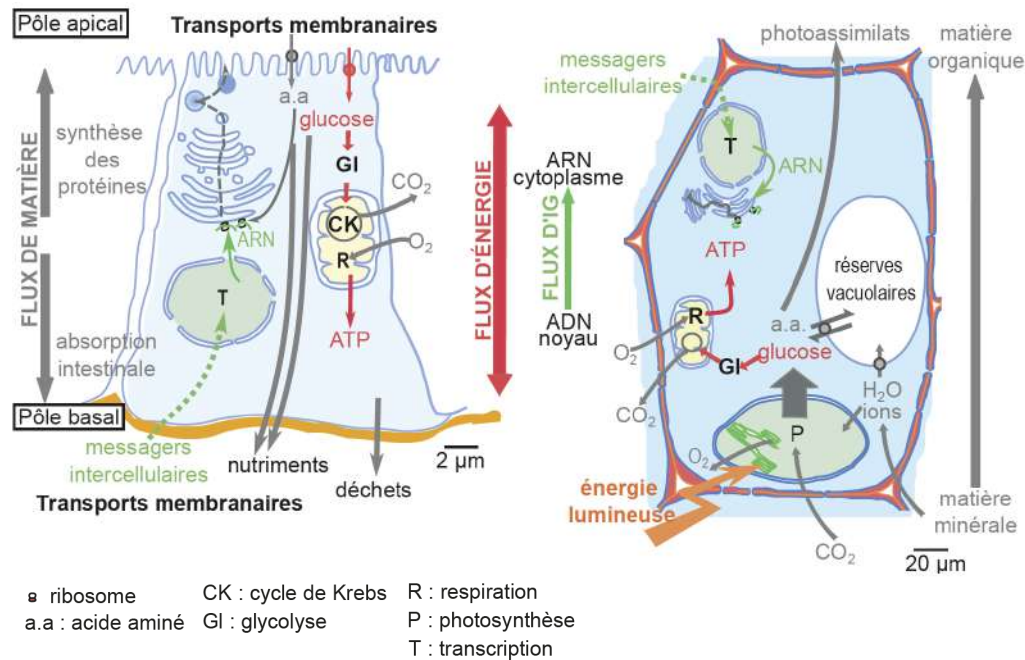
Les microsomes correspondent au RE et les grains de zymogènes sont les vésicules de sécrétion contenant les précurseurs d'enzymes pancréatiques. D'après BREUIL (2007).

Éléments d'exploitation :

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

3. La nature des principaux flux dans les cellules eucaryotes (au travers de l'exemple de l'entérocyte et de la cellule chlorophyllienne)

- Les **flux** seront notamment **synthétisés** à partir de l'exemple de l'entérocyte (figure 101) et de la cellule du parenchyme foliaire palissadique (figures 101-102).

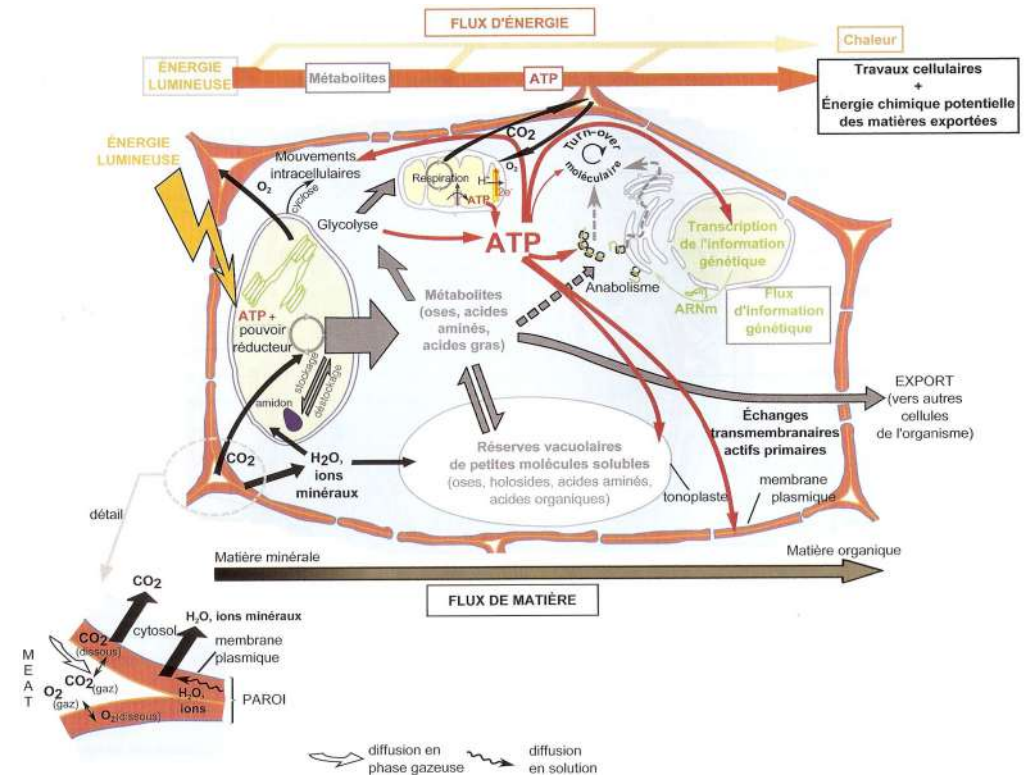


▲ FIGURE 101. **Principaux flux dans une cellule eucaryote (vision ultra-simplifiée).**
D'après PERRIER, BEAUX et al. (2021).

On pourra utilement compléter ces aspects avec les flux abordés dans le chapitre 5.

a. Des flux de matière

- Principaux flux de matière de l'entérocyte :**
On rappelle la **polarité structurale** de ce type cellulaire, ce qui **polarise** en partie les flux.
 - Absorption de nutriments et d'eau au pôle apical** (glucose, acides aminés, acides gras...) [lumière intestinale]
 - Absorption de dioxygène au pôle basal** [sang]
 - Export au pôle basal de dioxyde de carbone, autres déchets métaboliques...** et bien sûr des **nutriments absorbés**.
 - Exocytose et endocytose aux deux pôles**
 - Au sein de la cellule : transformations cataboliques et anaboliques** (associées à une spécialisation des compartiments)



▲ FIGURE 102. **Les flux dans la cellule parenchymateuse palissadique.**
Corrigé d'après PEYCRU et al. (2013).

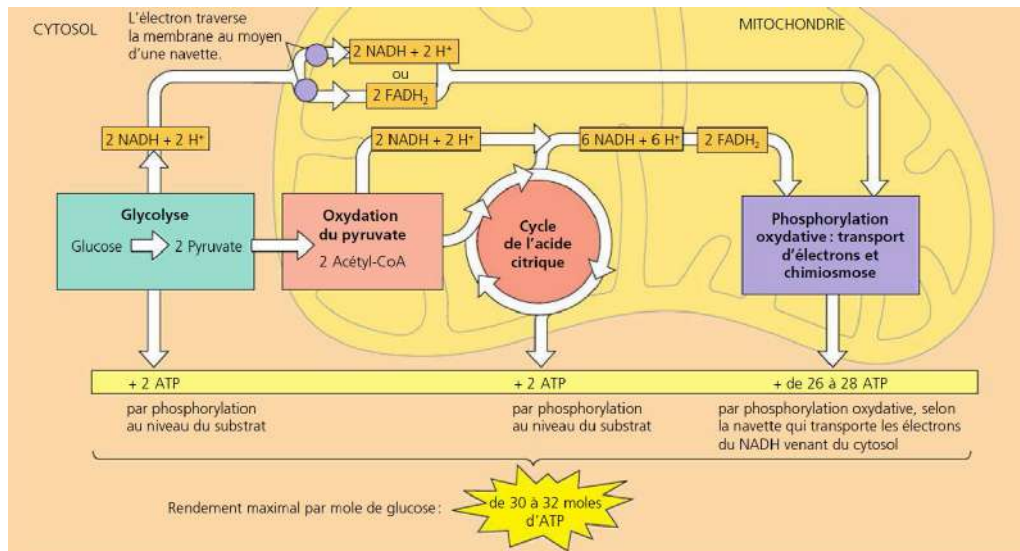
- Principaux flux de matière de la cellule du parenchyme palissadique :**
 - Apport et export des gaz respiratoires ou photosynthétiques au niveau des méats** (dioxygène, dioxyde de carbone)
 - Export d'eau au niveau des méats** (évapotranspiration) puis des stomates
 - Apport de nutriments minéraux** (nitrates, eau...) au niveau des faisceaux conducteurs
 - Export de métabolites vers les cellules-puits par les faisceaux conducteurs**
 - Au sein de la cellule : transformations cataboliques et anaboliques** (associées à une spécialisation des compartiments)
 - Au sein de la cellule : stockage** (amidon dans le chloroplaste ; saccharose, acides aminés ou encore déchets dans la vacuole...)

b. Des flux d'énergie

Voir les chapitres sur le métabolisme

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

- Dans les deux types de cellules, il y a réalisation de la **glycolyse** dans le **hyaloplasme** et de la **respiration cellulaire** dans les **mitochondries**. Cela permet la **production d'ATP** qui assure la réalisation de la **plupart des activités cellulaires** (figure 103).
- Il y a donc **déplacement de l'ATP** dans l'ensemble de la cellule. L'ATP, molécule à demi-vie très courte (1 à quelques secondes), permet alors les **travaux mécaniques** (déplacement de compartiments, contraction...), **chimiques** (synthèses de composés, polymérisation...), **osmotiques** (déplacements de substances au travers des membranes)...

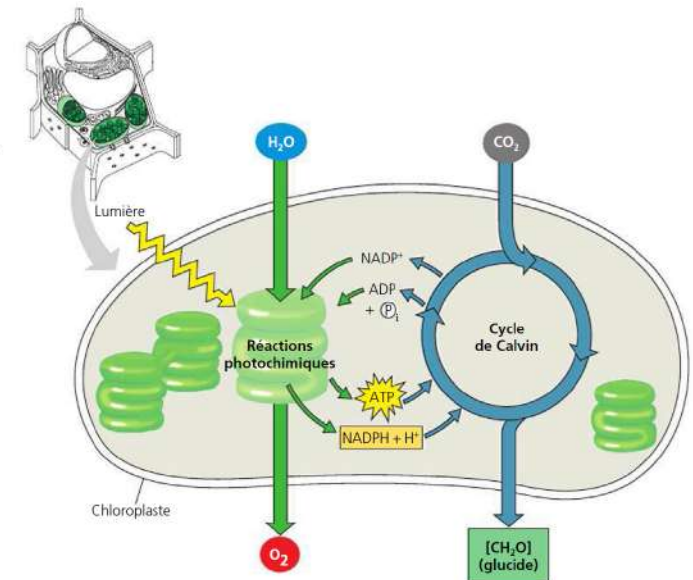


▲ FIGURE 103. Une vision simplifiée du catabolisme.
D'après CAMPBELL et al. (2012).

β. Une production photosynthétique de métabolites dans la CPP

- Dans la **cellule végétale chlorophyllienne**, l'**énergie lumineuse est convertie en énergie chimique (couplage photochimique)**, ce qui permet la **production de matière organique** par **photosynthèse** (figure 104).
- La **matière organique** peut ensuite servir au **catabolisme** ou à l'**anabolisme** aussi bien de la **cellule elle-même** que des **cellules hétérotrophes** de la plante vers lesquelles elle peut être exportée.

Vue d'ensemble de la photosynthèse : intégration des réactions photochimiques et des réactions du cycle de Calvin. Les réactions photochimiques se déroulent dans la membrane des thylakoïdes, formant les grana, tandis que le cycle de Calvin a lieu dans le stroma. Les réactions photochimiques utilisent l'énergie solaire pour produire de l'ATP et du NADPH + H⁺, qui servent respectivement de source d'énergie chimique et de potentiel réducteur dans le cycle de Calvin. Au cours de celui-ci, le dioxyde de carbone sert à produire des molécules organiques qui seront ultérieurement transformées en glucides. (Souvenez-vous que la formule de la majorité des sucres simples est un multiple de [CH₂O].)



▲ FIGURE 104. Une vision synthétique de la photosynthèse végétale.
D'après CAMPBELL et al. (2012).

c. Des flux d'information

a. Un flux génétique : une expression séquentielle et compartimentée de l'information génétique

- L'**ADN** est **enfermé dans le noyau** ; sa **transcription** permet la production des **ARNm, ARNt, ARNr...** qui coopèrent dans le **cytosol** où ils permettent la **traduction (= synthèse des protéines)**. Il y a donc un **flux d'information génétique** orienté depuis le **noyau** vers le **cytosol** (figure 105).

Voir le chapitre sur l'expression génétique

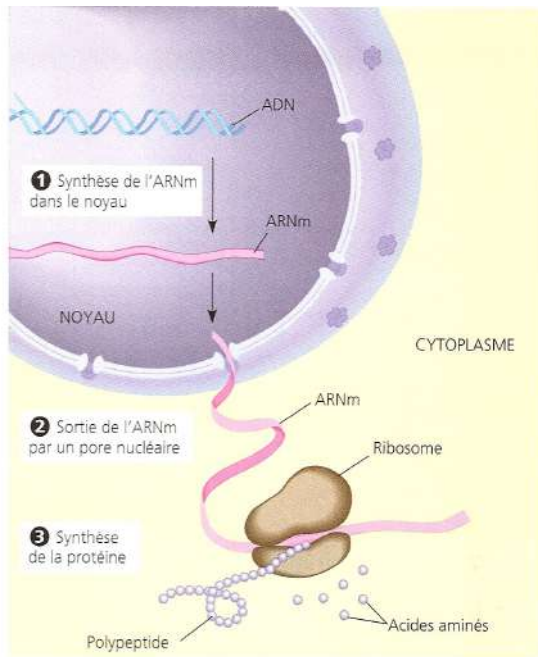
β. Un flux d'informations issues de signaux extérieurs à la cellule (communications intercellulaires ou stimuli environnementaux)

Voir BCPST2 (Communications intercellulaires)

- La **cellule** peut percevoir des **stimuli en provenance d'autres parties de l'organisme** : messages hormonaux, paracrines, nerveux...
- Ces messages sont **convertis en signal intracellulaire qui modifie l'activité de la cellule** : c'est la **transduction**.

Certaines cellules peuvent capter des **stimuli extérieurs à l'organisme**, ce qui permet une **réponse des cellules et des organismes à l'environnement extérieur**. Citons par exemple :

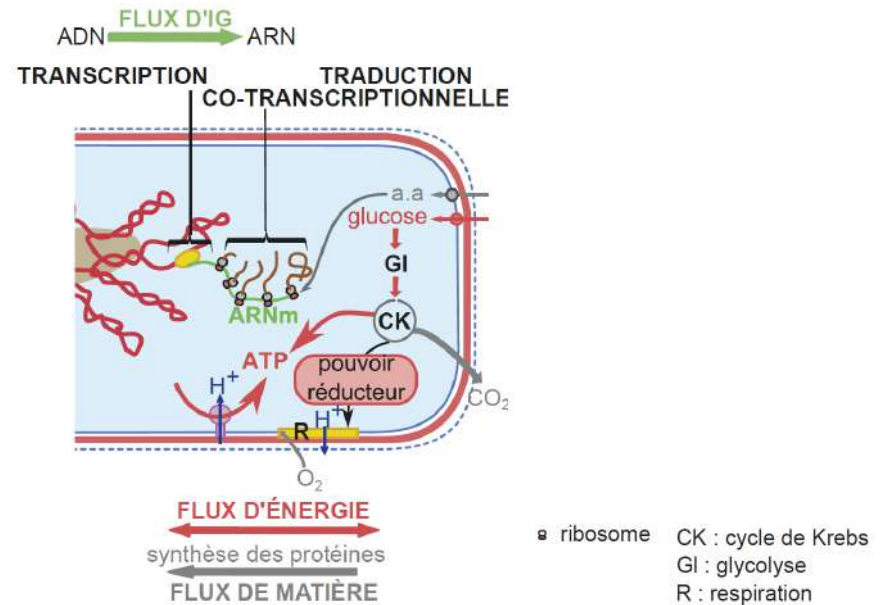
- Les **récepteurs sensoriels** (visuels, mécaniques...) chez les Animaux
- De **nombreuses cellules végétales** où l'on trouve des molécules captant des paramètres du milieu extérieur, par exemple le **phytochrome** qui capte les **variations de luminosité**.



▲ FIGURE 105. Expression de l'information génétique dans la cellule eucaryote.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

B. Des cellules procaryotes traversées par des flux cytoplasmiques et des échanges avec le milieu extracellulaire (dont le domaine pariétal)

- Les **cellules bactériennes** sont parcourues des **mêmes grands types de flux** que les **cellules eucaryotes**, à ceci près que la **cellule** ne possède généralement qu'un **seul grand compartiment**. Cela peut toutefois être nuancé par :
 - L'existence d'un **compartiment étroit proche de la cellule** au niveau de la paroi (**périplasma** chez les GRAM $-$; **volume liquidien contenu par les peptidoglycanes** chez les GRAM $+$).
 - La présence possible de **compartiments** (cas des **thylakoïdes** chez les Cyanobactéries) ou de **microcompartiments** (cas des **carboxysomes** chez les Cyanobactéries)
- On prend ici l'exemple d'**E. coli** (figure 106), conformément à l'invitation du programme.



▲ FIGURE 106. Les flux dans une cellule eubactérienne (*E. coli*) : une vision très simplifiée.
D'après PERRIER, BEAUX *et al.* (2021).

1. Des échanges de matière au niveau membranaire et pariétal

- Comme nous l'avons vu plus haut (revoir les figures 36-37 page 22), la **paroi bactérienne** est **perméable** à l'eau, aux **petits solutés organiques** et aux ions :
 - Grâce à la **perméabilité des peptidoglycanes** (toutes Bactéries) ;
 - Grâce aux **porines**, pour les GRAM $-$.
- Notons que les **gaz** traversent aisément la **bicouche phospholipidique**.
- Chez **E. coli**, les **nutriments** (glucose, autres oses, acides aminés... + dioxygène) ou les **déchets** (dioxyde de carbone, lactate, éthanol...) peuvent donc **se déplacer** au travers des **surfaces limitantes** de la **Bactérie**.

2. Des flux d'énergie avec la production catabolique d'ATP au niveau membranaire (en lien avec le périplasma où sont concentrés les protons)

- Sans rentrer ici dans le détail du **métabolisme d'*Escherichia coli***, citons qu'il s'agit d'une **aérobie facultative**.
 - Organisme aérobie** : organisme qui vit en conditions oxygéniques et réalise la respiration cellulaire.
 - organisme aérobie strict** : la respiration est obligatoire et donc l'organisme ne peut pas survivre sans dioxygène.
 - organisme aérobie facultatif** : la respiration n'est pas obligatoire et donc l'organisme peut survivre sans dioxygène.
 - Organisme anaérobie** : organisme qui vit en conditions d'hypoxie (faible oxygénation) ou d'anoxie (absence de dioxygène), réalisant d'autres voies métaboliques productrices d'ATP que la respiration cellulaire.

- En **conditions anaérobies**, cas fréquent dans l'**intestin**, la **production d'ATP** par des **réactions de fermentation** qui produisent des **déchets variés** (lactate, éthanol, acétate, CO₂, H₂). Le **métabolisme fermentaire réalisé par les entérobactéries** s'appelle la **fermentation acide mixte**.
 - En **conditions aérobies**, la production d'ATP mobilise une respiration cellulaire complète.
 - (!) Le **gradient de protons**, qui nécessite un **volume étroit** dans son **établissement**, est maintenu au niveau du **périplasma**.
 - (!) La **chaîne respiratoire** et les **ATP synthétases** sont exprimées au niveau de la **membrane plasmique**.
- On voit donc que le **périplasma** est clairement, sur le **plan fonctionnel**, un « **compartiment** » pour la **Bactérie** (bien qu'étant **structuralement** « à l'extérieur » de l'espace limité par la **membrane plasmique**).

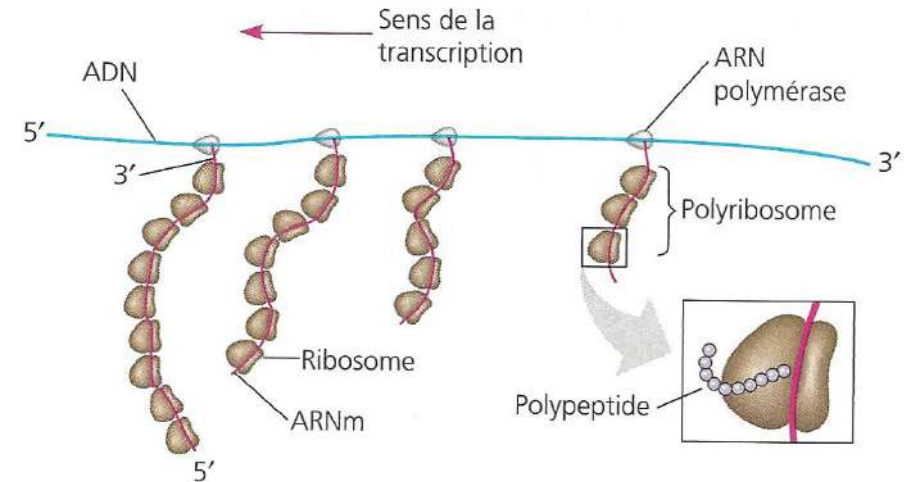
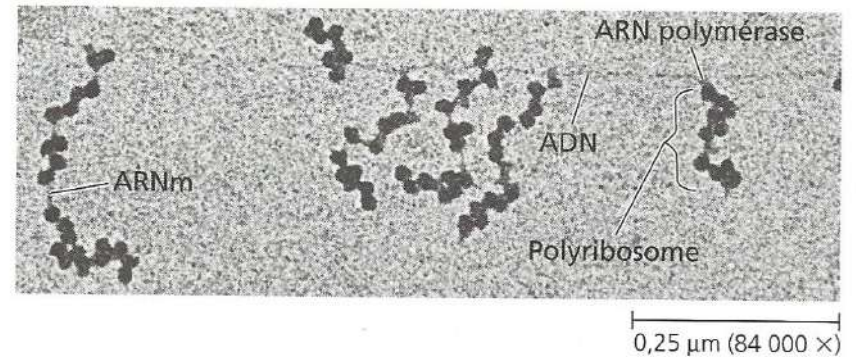
3. Des flux d'information

a. Un flux génétique : une traduction co-transcriptionnelle dans le cytosol

- L'**ADN** baignant dans le **cytosol**, il y a ici **transcription dans le cytosol**. Les **ARNm** ne sont pas finis d'être transcrits qu'ils sont déjà lus et traduits en protéines par des **ribosomes** : on parle de **traduction co-transcriptionnelle** (figure 107).
Voir le chapitre sur l'expression génétique

b. Un flux d'informations issues de signaux extérieurs à la cellule

- La **cellule** peut percevoir des **signaux externes** :
 - La **nature des nutriments** présents dans l'environnement à un moment donné, ce qui a pour conséquence une **adaptation du métabolisme**.
 - Certains **signaux émis** par d'autres **micro-organismes** ou par l'**organisme hôte**.



Couplage de la transcription et de la traduction chez les Archéobactéries et les Bactéries. Dans les cellules procaryotes, la traduction de l'ARNm peut commencer dès que la première extrémité (5') de la molécule d'ARNm se détache de la matrice d'ADN. La micrographie montre la transcription d'un brin d'ADN de *E. coli* par des molécules d'ARN polymérase. Chacune de celles-ci engendre un brin d'ARNm déjà en cours de traduction par les ribosomes. Les polypeptides nouvellement synthétisés ne sont pas visibles ici (MET).

Photographie reproduite avec la permission de O.L. Miller, B.A. Hamkalo et C.A. Thomas, Jr, *Science* 169 (1970). Copyright © 1970 American Association for the Advancement of Science.

▲ **FIGURE 107. La transcription des ARNm eubactériens et leur traduction immédiate.**
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Les **cellules** sont traversées par des **flux de matière, d'énergie et d'information**.
- ✓ Chez les **Eucaryotes**, une partie de ces **flux** transite par la **membrane plasmique** ou les **systèmes endomembranaires**. Ceci met en évidence la **coopération fonctionnelle** entre les **compartiments**.

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

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

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

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

- **Compartmentation eucaryote**

- ° **Membrane** biologique
- ° **Entérocyte**
- ° **Cellule acineuse**
- ° **Organites** au programme : **REG, REL, Golgi, ((péroxyosome)), vacuole, mitochondrie, chloroplaste, noyau, lysosome...** avec schémas de **fonctionnement** au besoin
- + savoir **diagnostiquer** des électronographies
- ° **Ribosome**
- ° **Endosymbioses** (I / II)

- **Bactéries**

- ° **Paroi GRAM + / -** [savoir expliquer la coloration et la constitution]
- [° **Porines**]
- ° **Échanges** au niveau de la paroi et du plasmalemme
- ° **Organisation** d'une Bactérie type
- ° Typologie de la **compartmentation** : GRAM + / GRAM - / Cyanobactérie
- [° **Cyanobactérie** > **BCPST2**]
- ° **Flagelle bactérien**

- **Tableau de comparaison des génomes**

- **Cytosquelette**

- ° Organisation des **microtubules**
- ° Organisation des **filaments intermédiaires**
- ° Organisation des **microfilaments**
- ° **Actine** en réseau / Actine en faisceau
- ° **Stabilisation / coiffage des MF**
- ° **Transport vésiculaire / dynéine et kinésine**
- [° Avoir compris les **modes d'assemblages de MT-MR**, savoir les expliquer, y compris les notions de *treadmilling* et instabilité dynamique]
- ° **Microvillosité**
- [° **Sarcomère, contraction musculaire...** > **BCPST2**]
- ° **Cyclose**
- ° **Axonème** et son fonctionnement
- ° **Fuseau mitotique**
- ° **Ascension polaire** des chromatides
- ° **Anneau contractile**
- ° **Lamines** et **vésicularisation** du noyau

- **Flux**

- [° **Flux transmembranaires** de l'entérocyte > **chapitre 7**]
- ° **Autoradiographie**
- [° **Ultracentrifugation** : savoir expliquer]
- ° **Expériences de PALADE** : savoir expliquer / schématiser
- ° **Flux** dans l'**entérocyte** (s'inspirer des autres schémas, dont ceux du **chapitre 5**)
- ° **Flux** dans la **CPP**
- ° **Catabolisme oxydatif**
- ° **Photosynthèse**
- ° **Expression génétique** (basique)
- ° **Flux** dans une **Bactérie**
- [° **Traduction co-transcriptionnelle**]

Vous devez en outre **savoir / pouvoir** :

Références

- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition*. Flammarion, Paris. Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Première édition américaine 1983 (1986 1^{re} édition française).
- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2008). *Molecular Biology of the Cell. Fifth Edition*. 1st edition 1983. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, D. MORGAN, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2015). *Molecular Biology of the Cell. Sixth Edition*. 1st edition 1983. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- ALBERTS, B., D. BRAY, K. HOPKIN, A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2014). *Essential Cell Biology. Fourth Edition*. 1st edition 1998. Garland Science, New York (NY), USA & Abingdon, UK.
- BASSAGLIA, Y. (2013). *Biologie cellulaire*. Maloine, Paris, 3^e édition.
- BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BOUJARD, D. (dir.). B. ANSELME, C. CULLIN & C. RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES*. 2^e édition (1^{re} édition 2012), Dunod, Paris.
- BOUTIN, V., L. GERAY, Y. KRAUSS & C. VILBERT (2015). *Atlas de biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Dunod, Paris.
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BUCHANAN, B. B., W. GRUISSEM & R. L. JONES (dir.) (2015). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Wiley, New York, USA – Blackwell, Oxford, UK, 2^e édition (1^{re} édition 2002).
- CALLEN, J.-C. (2005). *Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1999).
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2^e édition (1^{re} édition 1995).
- [CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERMAN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie*. Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4^e édition).
- COOPER, G. M. (2019). *Cell. A Molecular Approach*. 8th édition, Sinauer / Oxford University Press, Oxford (GB).
- DARRIBÈRE, T. (2002). *Introduction à la biologie du développement*. Belin, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), A. PROUST, M. ALGRAIN, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, F. SAINTPIERRE, M. VABRE & C. BOGGIO (2017). *Biologie Géologie BCPST 1^{re} année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), C. BORDI, F. SAINTPIERRE, M. ALGRAIN-PITAVY, M. QUERTINIEZ, A. PROUST, M. VABRE A. HELME-GUIZON & B. MOLLIER (2019). *Biologie Géologie BCPST 2^e année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, M. QUERTINIEZ, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2021). *Prépas scientifiques BCPST 1^{re} année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DENÈUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÈUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1^{re} année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÈUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- EDELBLUM, K. L. & J. R. TURNER (2015). Epithelial Cells: Structure, Transport, and Barrier Function. Pp. 187-210. In: J. MESTECKY, W. STROBER, M. W. RUSSEL, B. L. KELSALL, H. CHEROUTRE & B. N. LAMBRECHT (dir.). *Mucosal Immunology*. Fourth edition. Elsevier, Amsterdam, 2247 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415847-4.00012-4>

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

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

LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES*. Dunod, Paris.

LELIÈVRE, É., J. DENÈUD, J. ROQUES, É. HAMARD-PÉRON & M. AIRAUD (2018). *Biologie*. Dunod, Paris.

LÜLLMANN-RAUCH, R. & E. ASAN (2019). *Taschenlehrbuch Histologie*. 6^e édition allemande (1^{re} édition 2003). Thieme, Stuttgart (D).

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

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

PÉRILLEUX, É., D. RICHARD, B. ANSELME, J.-M. DEMONT & P. VALET (2002). *Biologie humaine. Anatomie, physiologie, santé*. Nathan, Paris, 2^e édition.

PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, L. BOUGEOIS, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J. DÉMARET-NICOLAS, A. EMOND, S. MAURY, O. MONNIER, T. SOUBAYA, A. VERGNAUD & A. WOEHRLÉ (2021). *Biologie-Géologie BCPST 1. Tout-en-un*. Dunod, Malakoff (F).

PETIT, J.-M. & R. JULIEN (2007). *Mini-manuel de Génétique*. Dunod, Paris.

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

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

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

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

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2017). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 4^e édition (1^{re} édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2018). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2007).

PORTER, K. R. & M. A. BONNEVILLE (1973). *Structure fine des cellules et des tissus*. 2^e édition française (1^{re} édition 1969). Traduction de la troisième édition américaine (1968) par C. FAVARD-SÉRÉNO sous la direction de P. FAVARD. Ediscience, Paris, 196 pages.

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

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

ROBERT, D. & J.-C. ROLAND (1998). *Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes. 1. Organisation cellulaire*. Doin, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1989).

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris.

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, A. DENIS, L. GERAY & I. MOLLIÈRE (2021). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2017).

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

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

TAIZ, L. & E. ZEIGER (dir.) (2010). *Plant physiology*. Sinauer Associates, Sunderland (Massachusetts, USA), 5^e édition (1^{re} édition 1991).

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

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

SILVERTHORN, D. U., avec W. C. OBER, C. W. GARRISON, A. C. SILVERTHORN & B. R. JOHNSON (2007). *Physiologie humaine. Une approche intégrée*. Pearson Education France, Paris, 4^e édition américaine traduite sous la dir. de J.-F. BRUN.

[VANDER, A. J.], E. P. WIDMAIER, H. RAFF & K. T. STRANG (2013). *Physiologie humaine. Les mécanismes du fonctionnement de l'organisme*. Maloine, Paris, 6^e édition.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	1
I. Des cellules limitées par une membrane, variablement compartimentées et présentant une information génétique	2
A. Une limitation des cellules et des compartiments par des membranes biologiques	2
B. Une haute compartimentation des cellules eucaryotes impliquant une spécialisation et une coopération des volumes cellulaires	3
1. Nature et conséquences fonctionnelles de la compartimentation	3
a. Notions de compartiment et d'organites	3
b. Intérêts de la compartimentation cellulaire	3
c. Limites et contraintes de la compartimentation cellulaire	3
2. Le cytosol ou hyaloplasme, liquide fondamental de la cellule contenant des enzymes nombreuses et des ribosomes	3
3. Le noyau, organe bimembranaire rassemblant l'essentiel du matériel génétique de la cellule	5
4. Un ensemble de compartiments plutôt monomembranaires impliqués dans les flux vésiculaires : le système endomembranaire	6
a. Le réticulum endoplasmique granuleux (REG) ou rugueux (RER), ensemble de citernes couvertes de ribosomes où mûrissent les protéines sécrétées, membranaires ou du système endomembranaire	7
b. Le réticulum endoplasmique lisse (REL), réseau tubulaire où a lieu la synthèse des lipides membranaires (voire des hormones stéroïdes ou des triglycérides) et le stockage de calcium (notion de calciosome)	8
c. L'appareil de GOLGI, ensembles des dictyosomes où sont modifiées les protéines sécrétées / membranaires / du réseau endomembranaire et où certains composés matriciels glucidiques sont synthétisés [incl. vésicules d'exocytose]	8
d. Les lysosomes, organites de taille vésiculaire, acides, riches en enzymes hydrolytiques digérant les molécules endocytées et les organites endommagés [cellules animales]	10
e. La vacuole (ou les vacuoles), compartiment turgescent à rôles multiples (osmose, réserve, recyclage moléculaire, squelette...) [cellules végétales]	12
5. Les péroxysomes, organites de taille vésiculaire assurant le métabolisme des ROS et d'autres réactions, dont une partie de la photorespiration végétale [+ notion de microbody]	13
6. Des organites semi-autonomes pluricompartimentés intervenant dans le métabolisme énergétique : mitochondries et plastides	13
a. Les organites semi-autonomes : organites capables de produire des polypeptides et issus d'une endosymbiose	13
b. L'endosymbiose (primaire ou secondaire) des organites semi-autonomes : arguments et modalités	13
α. Notion d'endosymbiose et arguments	13
β. Endosymbiose primaire (cas des mitochondries de tous les Eucaryotes et des plastides de la Lignée verte) vs. endosymbiose secondaire (cas des plastides d'autre lignées)	13
c. Les mitochondries, organites assurant la respiration cellulaire et participant à des réactions anaboliques [toutes cellules eucaryotes]	14
d. Les chloroplastes, organites réalisant la photosynthèse [cellules végétales]	15
e. L'existence d'autres types fonctionnels de plastides dans des cellules autres que les cellules chlorophylliennes [cellules végétales]	16
7. Bilan : vue d'ensemble des organites	16
C. Une organisation des cellules bactériennes notamment caractérisée par une compartimentation faible	19
1. Une membrane plasmique, une paroi et d'éventuelles expansions	19

a. Une membrane plasmique semblable à celle des Eucaryotes	19	3. Des composés structurant et organisant la cellule	35
b. Une paroi à rôle squelettique de deux types : GRAM + et GRAM –	19	a. Cas des microtubules	35
c. Des échanges autorisés par la membrane et la paroi, ainsi que la respiration cellulaire	22	α. Dans les cellules animales	35
d. L'existence possible d'une expansion de la paroi (capsule, mucilages...) et la capacité de former des biofilms	22	i. Dans la plupart des cellules : une armature en étoile rayonnant à partir du centrosome	35
2. Une compartimentation faible à inexistante	23	ii. Dans la plupart des cellules épithéliales : une armature dont les unités présentent une disposition essentiellement parallèle	36
a. L'absence fréquente de système endomembranaire chez les Eubactéries, mais une ébauche de compartimentation chez les Gram – liée au périplasma	24	iii. Dans les expansions cytoplasmiques motiles pourvues d'un axonème ou undulipodia (cils, flagelles)	36
b. Un cytoplasme généralement monocompartimenté comprenant du cytosol, des ribosomes, des inclusions et l'information génétique	24	β. Dans les cellules végétales : un positionnement circulaire périphérique en interphase (et une disposition variable en division)	37
c. La présence de thylakoïdes chez les Cyanobactéries	24	b. Cas des microfilaments d'actine	37
3. La présence possible d'expansions (pili, flagelles bactériens)	25	α. Dans les cellules animales épithéliales : un réseau plutôt périphérique participant au maintien de la forme cellulaire et structurant les microvillosités	37
D. Une information génétique dans chaque cellule	25	β. Dans d'autres types de cellules : une organisation et une dynamique en lien avec la fonction	38
1. Chez les Eucaryotes : une information génétique compartimentée, scindée en une composante principale nucléaire et une composante mineure dans les organites semi-autonomes	26	γ. Dans les cellules végétales : un réseau qui organise en partie l'intérieur de la cellule (si l'on excepte le rôle de la vacuole turgescence)	38
2. Chez les procaryotes : une information génétique cytoplasmique scindée en une composante principale, le chromosome bactérien (dans le nucléoïde), et une composante mineure fréquente, les plasmides	26	c. Cas des filaments intermédiaires : dans le noyau de toutes les cellules eucaryotes (lamines nucléaires) et dans le cytosol des cellules animales	38
II. Des cellules organisées par un squelette interne dynamique qui intervient dans leur fonctionnement : le cytosquelette	27	4. Des composés impliqués dans le fonctionnement et le dynamisme cellulaires	38
A. Le cytosquelette eucaryote : un réseau protéique impliqué dans la structuration et le fonctionnement cellulaires	27	a. Le trafic vésiculaire et le déplacement d'organites	38
1. Une armature protéique en réseau à localisation surtout cytosolique : trois types de constituants principaux en interaction avec des protéines associées	27	α. Un déplacement sur le réseau de microtubules (dynéines, kinésines), notamment dans les cellules animales	38
a. Les éléments de cytosquelette (<i>stricto sensu</i>) : trois grands types de constituants	28	β. La possibilité d'utiliser le réseau d'actine, particulièrement dans les cellules végétales (myosines) : l'exemple de la cyclose	39
α. Les microtubules (MT) : des filaments cylindriques creux et orientés, composés de treize protofilaments de dimères de tubulines α-β	28	b. Les processus de motilité cellulaire, déformation et migration	39
β. Les filaments intermédiaires (FI) : des composés protéiques variés typiquement assemblés en dimères / tétramères / protofilaments / filaments [non orientés]	28	α. La contraction musculaire permise par le couple actine-myosine	39
γ. Les microfilaments (MF = μM) d'actine : deux chaînes torsadées orientées (actine filamentueuse = actine F) composées d'actine globulaire (actine G)	30	β. Le déplacement des cils et flagelles permis par le couple microtubules-dynéine au sein de l'axonème	40
b. Les protéines accessoires (= annexes = associées) du cytosquelette : une grande diversité d'agents protéiques interagissant avec le cytosquelette	30	γ. La déformation et la migration de cellules animales permises par une réorganisation des éléments de cytosquelette et des jonctions transitoires avec la matrice extracellulaire	40
α. Les protéines de pontage : des protéines assurant l'association des éléments de cytosquelette en faisceaux ou en réseau	30	c. Les processus dynamiques associés aux divisions cellulaires	41
β. Les protéines de coiffe : des protéines empêchant la dépolymérisation des extrémités de microtubules ou de microfilaments	30	α. La migration des chromosomes au cours de la division : un couplage entre la polymérisation-dépolymérisation des microtubules du fuseau de division et des protéines motrices	41
γ. Les protéines de stabilisation ou de déstabilisation : des protéines contrôlant la stabilité des éléments de cytosquelette	31	β. La constriction entre cellules filles lors de la cytodivision animales : un couplage actine-myosine	42
δ. Les protéines d'association aux membranes (protéines d'ancrage) et les protéines de liaisons aux jonctions cellulaires (protéines de liaisons)	31	γ. La séparation des cellules filles lors de la cytodivision végétale : un couplage microtubules / protéines motrices	42
ε. Les protéines motrices (= nanomoteurs = moteurs moléculaires) : des protéines qui se déplacent (de manière ATP-dépendante) sur le cytosquelette et assurent la motilité cellulaire	31	δ. La vésicularisation du noyau et sa reformation : la phosphorylation-déphosphorylation des lamines nucléaires	42
2. Des éléments qui s'assemblent selon des modalités précises et avec une dynamique particulière (<i>in vivo</i> ou <i>in vitro</i>)	32	B. Le cytosquelette bactérien : l'identification de protéines homologues aux protéines cytosquelettiques eucaryotes	44
a. Les microtubules : des éléments polymérisables et dépolymérisables (en lien avec la GTP / la GDP)	32	1. La protéine FtsZ, protéine homologue de la tubuline	44
b. Les microfilaments d'actine : des éléments polymérisables et dépolymérisables (en lien avec l'ATP / l'ADP)	33	2. Les protéines FtsA, MreB et ParM, protéines homologues de l'actine	44
c. Les filaments intermédiaires : des éléments autoassemblés mais dissociables par phosphorylation	34	3. La crescentine, protéine homologue des filaments intermédiaires	44
		4. Des protéines cytosquelettiques propres sans homologie avec le cytosquelette eucaryote	45

III. Les cellules, des systèmes thermodynamiques ouverts traversés par des flux de matière, d'énergie et d'information	46
A. Des cellules eucaryotes traversées par des flux impliquant des échanges avec l'extérieur et une coopération entre compartiments	46
1. Spécialisation et coopération des compartiments entre eux et avec le milieu extracellulaire	46
a. Une complémentarité nécessaire	46
b. Les modalités des flux entre compartiments ou avec l'extérieur de la cellule : transferts transmembranaires, translocation, trafic vésiculaire	46
2. Mise en évidence d'un flux sécrétoire (= cycle sécrétoire) dans les cellules acineuses pancréatiques : les expériences historiques de PALADE (années 1960)	46
a. Principe des expériences	46
α. Principe du <i>pulse-chase</i> : le suivi d'un élément radioactif dans le temps et l'espace	46
β. Obtention de résultats : autoradiographie, comptage de grains d'argent, ultracentrifugation avec dosage de radioactivité	47
b. Résultats et interprétation	47
3. La nature des principaux flux dans les cellules eucaryotes (au travers de l'exemple de l'entérocyte et de la cellule chlorophyllienne)	49
a. Des flux de matière	49
b. Des flux d'énergie	50
α. Une production catabolique d'ATP dans les deux types de cellules	50
β. Une production photosynthétique de métabolites dans la CPP	50
c. Des flux d'information	50
α. Un flux génétique : une expression séquentielle et compartimentée de l'information génétique	50
β. Un flux d'informations issues de signaux extérieurs à la cellule (communications intercellulaires ou stimuli environnementaux)	50
B. Des cellules procaryotes traversées par des flux cytoplasmiques et des échanges avec le milieu extracellulaire (dont le domaine pariétal)	51
1. Des échanges de matière au niveau membranaire et pariétal	51
2. Des flux d'énergie avec la production catabolique d'ATP au niveau membranaire (en lien avec le périplasme où sont concentrés les protons)	51
3. Des flux d'information	52
a. Un flux génétique : une traduction co-transcriptionnelle dans le cytosol	52
b. Un flux d'informations issues de signaux extérieurs à la cellule	52
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	53
Références	53
Plan du chapitre	54
Plan simplifié (3 niveaux de plan)	56
Plan très simplifié (2 niveaux de plan)	57

Plan simplifié (3 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	1
I. Des cellules limitées par une membrane, variablement compartimentées et présentant une information génétique	2
A. Une limitation des cellules et des compartiments par des membranes biologiques	2
B. Une haute compartimentation des cellules eucaryotes impliquant une spécialisation et une coopération des volumes cellulaires	3
1. Nature et conséquences fonctionnelles de la compartimentation	3
2. Le cytosol ou hyaloplasme, liquide fondamental de la cellule contenant des enzymes nombreuses et des ribosomes	3
3. Le noyau, organe bimembranaire rassemblant l'essentiel du matériel génétique de la cellule	5
4. Un ensemble de compartiments plutôt monomembranaires impliqués dans les flux vésiculaires : le système endomembranaire	6
5. Les péroxysomes, organites de taille vésiculaire assurant le métabolisme des ROS et d'autres réactions, dont une partie de la photorespiration végétale [+ notion de <i>microbody</i>]	13
6. Des organites semi-autonomes pluricompartimentés intervenant dans le métabolisme énergétique : mitochondries et plastides	13
7. Bilan : vue d'ensemble des organites	16
C. Une organisation des cellules bactériennes notamment caractérisée par une compartimentation faible	19
1. Une membrane plasmique, une paroi et d'éventuelles expansions	19
2. Une compartimentation faible à inexistante	23
3. La présence possible d'expansions (pili, flagelles bactériens)	25
D. Une information génétique dans chaque cellule	25
1. Chez les Eucaryotes : une information génétique compartimentée, scindée en une composante principale nucléaire et une composante mineure dans les organites semi-autonomes	26
2. Chez les procaryotes : une information génétique cytoplasmique scindée en une composante principale, le chromosome bactérien (dans le nucléoïde), et une composante mineure fréquente, les plasmides	26
II. Des cellules organisées par un squelette interne dynamique qui intervient dans leur fonctionnement : le cytosquelette	27
A. Le cytosquelette eucaryote : un réseau protéique impliqué dans la structuration et le fonctionnement cellulaires	27
1. Une armature protéique en réseau à localisation surtout cytosolique : trois types de constituants principaux en interaction avec des protéines associées	27
2. Des éléments qui s'assemblent selon des modalités précises et avec une dynamique particulière (<i>in vivo</i> ou <i>in vitro</i>)	32
3. Des composés structurant et organisant la cellule	35
4. Des composés impliqués dans le fonctionnement et le dynamisme cellulaires	38
B. Le cytosquelette bactérien : l'identification de protéines homologues aux protéines cytosquelettiques eucaryotes	44
1. La protéine FtsZ, protéine homologue de la tubuline	44
2. Les protéines FtsA, MreB et ParM, protéines homologues de l'actine	44
3. La crescentine, protéine homologue des filaments intermédiaires	44
4. Des protéines cytosquelettiques propres sans homologie avec le cytosquelette eucaryote	45

III. Les cellules, des systèmes thermodynamiques ouverts traversés par des flux de matière, d'énergie et d'information	46
A. Des cellules eucaryotes traversées par des flux impliquant des échanges avec l'extérieur et une coopération entre compartiments	46
1. Spécialisation et coopération des compartiments entre eux et avec le milieu extracellulaire	46
2. Mise en évidence d'un flux sécrétoire (= cycle sécrétoire) dans les cellules acineuses pancréatiques : les expériences historiques de PALADE (années 1960)	46
3. La nature des principaux flux dans les cellules eucaryotes (au travers de l'exemple de l'entérocyte et de la cellule chlorophyllienne)	49
B. Des cellules procaryotes traversées par des flux cytoplasmiques et des échanges avec le milieu extracellulaire (dont le domaine pariétal)	51
1. Des échanges de matière au niveau membranaire et pariétal	51
2. Des flux d'énergie avec la production catabolique d'ATP au niveau membranaire (en lien avec le périplasma où sont concentrés les protons)	51
3. Des flux d'information	52
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	53
Références	53
Plan du chapitre	54
Plan simplifié (3 niveaux de plan)	56
Plan très simplifié (2 niveaux de plan)	57

Plan très simplifié (2 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	1
I. Des cellules limitées par une membrane, variablement compartimentées et présentant une information génétique	2
A. Une limitation des cellules et des compartiments par des membranes biologiques	2
B. Une haute compartimentation des cellules eucaryotes impliquant une spécialisation et une coopération devolumes cellulaires	3
C. Une organisation des cellules bactériennes notamment caractérisée par une compartimentation faible	19
D. Une information génétique dans chaque cellule	25
II. Des cellules organisées par un squelette interne dynamique qui intervient dans leur fonctionnement : le cytosquelette	27
A. Le cytosquelette eucaryote : un réseau protéique impliqué dans la structuration et le fonctionnement cellulaires	27
B. Le cytosquelette bactérien : l'identification de protéines homologues aux protéines cytosquelettiques eucaryotes	44
III. Les cellules, des systèmes thermodynamiques ouverts traversés par des flux de matière, d'énergie et d'information	46
A. Des cellules eucaryotes traversées par des flux impliquant des échanges avec l'extérieur et une coopération entre compartiments	46
B. Des cellules procaryotes traversées par des flux cytoplasmiques et des échanges avec le milieu extracellulaire (dont le domaine pariétal)	51
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	53
Références	53
Plan du chapitre	54
Plan simplifié (3 niveaux de plan)	56
Plan très simplifié (2 niveaux de plan)	57

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en décembre 2021 • Dernière actualisation : décembre 2025.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : <https://www.svt-tanguy-jean.com/>



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