

SV-C-2 poly 02
Texte du cours**Partie C : La cellule dans son environnement**
Chapitre 2 : Organisation fonctionnelle de la cellule

La cellule est l'unité de base du vivant. Délimitée par une membrane plasmique et définie par une information génétique, elle possède un ensemble de molécules permettant son métabolisme et sa structuration.

Au-delà de cette définition unifiée, les cellules sont variées, tant par leurs structures que par leurs métabolismes. En interaction constante avec son milieu, la cellule est parcourue par des flux d'information, de matière et d'énergie.

I. La cellule eucaryote, une cellule compartimentée

L'observation microscopique d'une cellule eucaryote montre une importante compartimentation. Un **compartiment** est un volume délimité par une membrane la séparant d'un autre compartiment contigu. Les lumières et les membranes de ces compartiments possèdent des caractéristiques propres, à l'origine de leurs propriétés fonctionnelles.

A. La compartimentation entraîne une régionalisation des fonctions cellulaires

La compartimentation de la cellule eucaryote est la conséquence de la présence du noyau et d'organites. Le développement plus ou moins important de ces compartiments est en relation avec la différenciation cellulaire, permettant aux cellules d'un organisme pluricellulaire d'exercer des rôles complémentaires à l'échelle de l'organisme.

1. Noyau : siège de l'information génétique

Le noyau est l'organite contenant l'information génétique (sous forme d'ADN associé à des protéines = la chromatine). Il est délimité par une double membrane, l'enveloppe nucléaire, interrompue par des pores nucléaires.

Les pores consistent en un complexe protéique, qui contrôle les échanges entre le contenu nucléaire (le nucléoplasme) et le cytosol :

- Sortie des ARN (dont ARNm), permettant l'expression de l'information génétique.
- Sortie des sous-unités des ribosomes, assemblées dans le nucléole à partir des ARNr et de protéines.
- Entrée de nucléotides, des enzymes nécessaires à l'expression et au maintien de l'information génétique, des protéines de la chromatine...

2. Le système endomembranaire**a. Réticulum endoplasmique**

Le RE est formé de cavités aplaties (sacculles), délimitées par une simple membrane. Le RE Rugueux ou Granuleux comporte de nombreux ribosomes accrochés à la face externe de sa membrane, qui correspond à une activité de traduction. Les protéines synthétisées au niveau du REG sont destinées à l'exportation : soit sécrétion, soit vers la membrane ou les lysosomes.

Le REL, sans ribosome, est impliqué dans la synthèse lipidique.

b. Appareil de Golgi

Il est situé du côté apical, et composé de plusieurs dictyosomes (= ensemble de sacculles reliés, délimités par une simple membrane). Chaque dictyosome est polarisé : une face cis reçoit des vésicules en provenance du RE, et une face trans émet des vésicules vers le pôle apical.

Les vésicules sont des petits organites sphériques (simple membrane +/- cage protéique externe), dont par exemple :

- Vésicules de transition entre REG et Golgi et entre sacculles.
- Vésicules de sécrétion, allant du Golgi à la membrane : il peut s'agir de sécrétion constitutive (continue et non régulée) ou déclenchée (provoquée par un stimulus précis).

L'appareil de Golgi est le lieu de la maturation (clivages protéolytiques, glycosylations) des protéines et de leur tri.

c. Lysosomes

Les lysosomes sont des vésicules contenant de nombreuses enzymes hydrolytiques actives. Ils sont responsables de la digestion cellulaire

Les lysosomes sont une très bonne illustration de la compartimentation cellulaire : la lumière des lysosomes présente des conditions physicochimiques différentes par rapport au cytoplasme (pH acide en particulier), en rapport avec la réalisation de réactions « opposées » à celles du cytosol (hydrolyses au lieu de synthèses).

3. Des organites énergétiques, d'origine endosymbiotique**a. Mitochondries : catabolisme oxydatif**

Les mitochondries sont des organites « énergétiques », où le catabolisme oxydatif est localisé : la dégradation de molécules organiques en présence de dioxygène permet la production d'ATP (Adénosine TriPhosphate), énergie chimique utilisée par la cellule. Présence d'une double membrane :

- Membrane externe très perméable (présence de porines).
- Membrane interne repliée (crêtes), d'où une surface importante. C'est à ce niveau que l'essentiel de l'ATP est produit.

La matrice est le lieu des réactions du cycle de Krebs et de l'hélice de Lynen (*cf cours catabolisme oxydatif*). On y trouve aussi un court ADN circulaire ; elles sont capables de se diviser (transmission aléatoire lors des mitoses) : on note de nombreux points communs entre les bactéries et les mitochondries, ce qui témoigne d'une probable origine endosymbiotique.

Les réactions se déroulant dans la matrice oxydent la matière organique et produisent des coenzymes réduits. Ces derniers sont réoxydés au niveau de la chaîne respiratoire, qui permet un transfert d'électrons jusqu'au dioxygène, accepteur final : Ce flux électronique est couplé à un transfert de protons de la matrice vers l'espace intermembranaire, ce qui maintient un gradient de protons. Enfin, ce gradient de protons est couplé à une phosphorylation de l'ADP en ATP, grâce aux ATP synthases membranaires.

b. Chloroplastes : autotrophie au carbone

Les chloroplastes sont des organites « énergétiques », présents dans les cellules végétales de la lignée verte (chlorobiontes). Ils possèdent une double membrane, des vésicules internes (les thylakoïdes) et un matériel génétique propre (organite semi-autonome).

C'est à leur niveau que se réalise la photosynthèse.

Au sein de la membrane des thylakoïdes, des pigments (dont la chlorophylle) permettent de capturer l'énergie lumineuse, ce qui permet la réalisation d'une chaîne d'oxydoréduction débutant par la réduction du dioxygène en eau et s'achevant par la formation de coenzymes réduits. Le déroulement de la chaîne photosynthétique est couplé à un transfert de protons, ce qui permet (comme dans les mitochondries) une production d'ATP au niveau des complexes ATP synthase.

L'ATP et les coenzymes réduits sont utilisés dans un deuxième temps lors d'un ensemble de réactions se déroulant dans la matrice du chloroplaste : le cycle de Calvin. L'action de l'enzyme Rubisco (Ribulose-biphosphate carboxylase oxygénase) permet l'incorporation du CO₂ dans la matière organique, ce qui aboutit à la formation de trioses-phosphates.

Les trioses-phosphates formés sont exportés vers le cytosol, ou stockés de manière temporaire sous forme de glucose au sein de molécules d'amidon.

4. D'autres compartiments cellulaires, à rôles spécifiques

a. Peroxisomes (cellules animales et végétales)

Ce sont des organites à simple membrane, présentant en général une structure cristalline protéique, qui interviennent dans des mécanismes réactionnels utilisant du peroxyde d'hydrogène H₂O₂. *Nous citerons un de leurs rôles dans les cellules végétales dans l'étude de la photorespiration (cours Photosynthèse).*

b. Vacuole (cellules végétales)

La vacuole est de grande taille dans la CPP. Il s'agit d'un organite à simple membrane (le tonoplasme), qui remplit de nombreux rôles :

- Rôle **mécanique** : la vacuole contient une solution aqueuse, qui exerce une pression (la pression de turgescence) sur la paroi pectocellulosique. Cette pression permet le port dressé des végétaux herbacés, la croissance des jeunes cellules (à paroi élastique), ainsi que d'autres rôles (ex : ouverture – fermeture des stomates *cf BCPST2*).
- **Stockage** de molécules : soit temporaire (molécules issues de la photosynthèse, pendant la journée), soit à plus long terme (saccharose dans les tubercules de betterave, dans la canne à sucre...). Ce stockage dans la vacuole permet de ne pas modifier la pression osmotique du cytoplasme.
- « Élimination » du cytoplasme des molécules **toxiques**.

La taille de la vacuole est variable selon les cellules végétales.

B. Une nécessaire coopération des compartiments dans le fonctionnement cellulaire

1. Une approche expérimentale : les travaux de Palade (1953)

Palade (1953) a mis en évidence le flux de matière au sein de la CAP, en utilisant une méthode **pulse-chase**. Une telle méthode comporte deux parties successives :

- Un **pulse** : incubation des cellules en présence d'une molécule marquée. Ici, il s'agit de Leucine (acide aminé) marqué radioactivement au tritium ³H. cette première période est brève, de l'ordre de quelques minutes ici.
- Une **chase** : transfert des cellules dans un milieu non marqué.

Le pulse-chase peut être réalisé in vivo (injection intraveineuse de leucine tritiée) ou in vitro, sur des tranches de pancréas. Dans tous les cas, une coupe ultrafine est ensuite réalisée, et la localisation de la leucine tritiée est repérée par **autoradiographie**.

La radioactivité est d'abord présente dans le réticulum, puis passe dans l'appareil de Golgi et enfin les grains de zymogène.

Ceci correspond à l'incorporation de l'acide aminé marqué dans des protéines, au niveau du réticulum. Les protéines synthétisées migrent ensuite dans l'appareil de Golgi, puis sont triés et concentrés dans des vésicules du réseau trans-Golgien, aboutissant aux grains de zymogènes (vésicules de sécrétion). Cette expérience démontre donc la présence d'un flux orienté de protéines au sein de la cellule acineuse pancréatique, et la coopération entre plusieurs compartiments pour la synthèse des protéines sécrétées :

- Cytosol : synthèse protéique *sensu stricto*
- Réticulum : première glycosylation et structure 3D
- Golgi : maturation
- Vésicules de sécrétion : exocytose
(+ vésicules de entre RE et Golgi et à la sortie du Golgi, dans le réseau trans-Golgien)

2. Intérêts et contraintes de la compartimentation cellulaire

La coopération entre les compartiments représente une contrainte, dans le sens où elle nécessite la mise en place de mécanismes, parfois coûteux en énergie pour la cellule :

- Flux de vésicules
- Echanges de matière par des flux transmembranaires
- Contrôle des échanges : contrôles au niveau des pores nucléaires, de l'adressage des protéines, etc.

Cette compartimentation permet toutefois l'obtention de cellules de grandes tailles et au fonctionnement complexe :

- Les réactifs sont concentrés dans des petits volumes, ce qui permet l'accélération des réactions.
- La spécialisation chimique (ex : pH des lysosomes) et protéique (ex : hydrolases dans les lysosomes) favorise là aussi les réactions spécifiques des compartiments.
- Réalisation de réactions « opposées » dans différents compartiments : synthèses et dégradations, par exemple.
- Mise en place de gradients utilisables (ex : gradient de protons de la membrane mitochondriale interne et de la membrane des thylakoïdes).
- Protection du matériel génétique.

II. La cellule bactérienne

Les Bactéries sont des procaryotes, c'est-à-dire des cellules sans noyau (tout comme les Archées)

A. Une structure cellulaire « simple »

1. Un génome cytoplasmique

Le génome bactérien n'est pas dans un compartiment. Cytosolique, il est toutefois regroupé dans une zone centrale de la bactérie, formant le nucléoïde.

Ce génome est constitué d'un unique chromosome, formé d'une molécule d'ADN circulaire. Il s'agit du génome principal.

Ce génome est en général plus petit que celui des cellules eucaryotes, de 600 kb à quelques Mb. Par exemple et pour comparer :

- *Escherichia coli* : 4 600 kb (portant 4300 gènes environ)
- *Saccharomyces cerevisiae* (levure ; eucaryote unicellulaire) : 13 Mb (16 chromosomes à l'état haploïde)
- *Homo sapiens* : 3 Gb (23 chromosomes à l'état haploïde)

Les bactéries peuvent aussi posséder un génome accessoire, sous la forme de plasmides, qui sont des petits ADN circulaires de quelques kb à quelques centaines de kb. Ces plasmides portent des gènes qui ne sont pas nécessaires à la bactérie en temps normal, mais peuvent intervenir dans des phénomènes de résistance aux antibiotiques, dans le transfert horizontal d'une information génétique d'une bactérie à une autre (mécanisme de conjugaison bactérienne), etc.

2. Peu ou pas de compartimentation

L'ultrastructure des bactéries montre une absence de compartimentation : On n'observe pas d'organites.

Toutefois, on peut noter quelques situations de compartimentation :

- Les cyanobactéries possèdent des thylakoïdes, ce qui permet la réalisation de la chaîne photosynthétique et la mise en place d'un gradient de protons.
- Les bactéries Gram (-) (voir ci-dessous) présentent un espace périplasmique entre la membrane plasmique et la membrane externe, qui peut être le lieu de réactions spécifiques.

B. Membrane(s) et paroi

Comme toute cellule, les bactéries sont délimitées par une membrane plasmique formée d'une bicouche lipidique et protéique.

Les bactéries présentent une paroi extracellulaire, qui diffère selon les bactéries. Cette différence entre les parois est la base de la classification de Gram, qui distingue les bactéries selon leur capacité à retenir le colorant employé (Gram +) ou non (Gram -).

1. Un point commun : la présence de peptidoglycanes

La paroi bactérienne est composée de fibres de peptidoglycanes.

Un peptidoglycane est une longue chaîne osidiques (de dérivés aminés du glucose) reliés en $\beta(1\rightarrow4)$, sur laquelle sont branchés de courts peptides (en général 4 acides aminés, dont certains peuvent être de la série D !), qui permettent l'association des peptidoglycanes et ainsi la formation d'un réseau tridimensionnel.

Remarque : la pénicilline, premier antibiotique découvert (en 1928), cible la synthèse des peptidoglycanes, d'où une action spécifiquement antibactérienne.

2. La paroi des bactéries Gram positives

La paroi des bactéries Gram (+) est formée d'une épaisse (15 à 80 nm) couche de peptidoglycanes, ancrée à la membrane plasmique par des acides téichoïques

3. La paroi des bactéries Gram négatives

La paroi des bactéries Gram (-) est composée de deux couches concentriques :

- Une fine couche de peptidoglycanes, qui ne sont pas reliés à la membrane.
- Une membrane externe, formée d'une bicouche phospholipidique, de nombreuses protéines (dont des porines, qui permettent le passage des petites molécules) et de lipopolysaccharides (longue chaîne osidique associée à un lipide membranaire spécifique).

III. Le cytosquelette

Le cytosquelette forme l'architecture interne de la cellule. Il est composé de plusieurs types de filaments protéiques allongés formés par polymérisation de sous-unités.

A. Trois catégories de fibres dans les cellules eucaryotes

On distingue trois catégories de fibres cytosquelettiques, sur la base de leur structure protéique et de leur diamètre.

1. Les microfilaments d'actine

L'actine est le plus fin des filaments (5-9 nm).

L'actine filamenteuse est formée par la polymérisation de sous-unités globulaires ; on obtient un microfilament orienté, sur lequel des organites (ou vésicules) peuvent se déplacer grâce à des myosines (myosine V).

Les microfilaments se forment par auto-assemblage (monomères associés à de l'ATP).

On trouve l'actine en particulier en position sous-membranaire : elle forme une partie importante du cytosquelette sous-membranaire (qui est associé à la membrane par des protéines transmembranaires). L'actine permet en particulier la formation des microvillosités.

2. Les microtubules

Les microtubules, qui forment des tubes creux de grande taille (24 nm de diamètre) rayonnent à partir d'un centre organisateur des microtubules (COMT) (le centriole dans les cellules animales).

Les microtubules sont formés de 13 protofilaments d' $\alpha\beta$ -tubuline. Orientés (pôle -, stable, vers le centrosome, pôle +, dynamique, vers la périphérie), ils forment une part importante du cytosquelette, avec un rôle fondamental dans la dynamique intracellulaire.

Les microtubules se forment par auto-assemblage (monomères associés à du GTP).

Remarque : Pour l'actine comme pour les microtubules, on parle couramment de « polymérisation » ou « dépolymérisation », mais ces termes sont impropres dans la mesure où on n'a pas ici de structures liées par des liaisons covalentes mais par des liaisons faibles.

3. Les filaments intermédiaires

Les autres filaments ne sont pas orientés, et formés par l'association de protéines filamenteuses (contre des monomères globulaires pour l'actine et les microtubules). Ils sont rigides, et interviennent donc la rigidité et la forme de la cellule.

Parmi les filaments intermédiaires, on trouve par exemple :

- Les cytot kératines, qui permettent le maintien global de l'ultrastructure de la cellule ;
- Les lamines, qui forment la lamina nucléaire, et ainsi permettent la structuration de l'enveloppe nucléaire.

4. Bilan : dynamismes et structurations cellulaires

a. Des structures plus ou moins dynamiques

Les filaments intermédiaires sont dans l'ensemble stable. Les lamines nucléaires, toutefois, sont phosphorylées pendant la prophase des divisions cellulaires, ce qui induit leur désassemblage et ainsi la dislocation de l'enveloppe nucléaire ; leur phosphorylation pendant la télophase permet de reformer le noyau.

Les microfilaments d'actine et les microtubules sont très souvent dynamiques, ce qui permet des déformations cellulaires et intervient dans des mouvements intracellulaires.

La croissance des microfilaments d'actine consomme de l'ATP, alors que la croissance des microtubules consomme du GTP.

Il existe toutefois des microfilaments d'actines stables (au niveau des microvillosités par exemple) et des microtubules stables (au niveau des cils et flagelles par exemple).

b. Cytosquelette et mouvements intracellulaires

L'actine et les microtubules partagent le fait d'être orientés, avec une extrémité (-), stable, et une extrémité (+), dynamique.

Cette polarité permet le déplacement de protéines motrices, consommant de l'ATP :

- Les myosines peuvent se déplacer sur les microfilaments d'actine.
- Dans certaines cellules végétales, comme la cellule du parenchyme palissadique, des myosines associées à certaines organites (chloroplastes, noyau) permettent de réaliser le mouvement de cytose : ce mouvement circulaire autour de la vaste vacuole centrale permet un brassage du cytosol et d'alterner l'exposition des chloroplastes à la lumière.
- Les kinésines peuvent se déplacer de l'extrémité (-) vers l'extrémité (+) des microtubules, ce qui permet un mouvement de vésicules vers la périphérie de la cellule (ex : exocytoses).
- Les dynéines peuvent se déplacer de l'extrémité (+) vers l'extrémité (-) des microtubules, ce qui permet un mouvement de vésicules vers le noyau (ex : endocytoses).

B. Le cytosquelette bactérien

Chez les procaryotes des protéines homologues ont été identifiées qui participent à des fonctions proches de celles des eucaryotes :

- La protéine **FtsZ** (*Filamentous temperature sensitive Z*) est un homologue de la tubuline et se rencontre dans presque toutes les bactéries.
- La protéine **MreB** est un homologue de l'actine capable de se polymériser ; elle forme une structure filamenteuse sous la membrane plasmique comme le réseau d'actine cortical des eucaryotes.
- La protéine **crescentine** est un homologue des constituants des filaments intermédiaires.

IV. Des cellules parcourues de flux

C. Trois types de flux

La compartimentation cellulaire, en particulier chez les cellules eucaryotes, implique la réalisation de flux au sein de ces cellules.

On peut distinguer trois grands types de flux :

- Des flux de **matière** (matière organique, eau, ions) :
 - Entrée et sortie de matière de la cellule ;
 - Passe de matière d'un compartiment à un autre.
- Des flux **d'énergie** :
 - Sortie d'ATP des mitochondries (*remarque : pas de sortie d'ATP des chloroplastes*) ;
 - Diffusion d'ATP au sein de la cellule.
- Des flux **d'information** :
 - Sortie des ARNm du noyau vers le cytosol ;
 - Réception d'informations extracellulaires (hormones, neurotransmetteurs) ;
 - Voies de transduction intracellulaire (ex : AMPc, Ca²⁺).

D. Les flux traduisent une coopération fonctionnelle entre les compartiments

A l'échelle de l'entérocyte ou de la cellule du parenchyme palissadique, les flux de matière, d'énergie et d'information permettent une coopération entre les compartiments, et ainsi la réalisation des fonctions cellulaires.