

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/369850670>

Biologie générale. Notes de cours

Presentation · April 2023

DOI: 10.13140/RG.2.2.32686.79681

CITATIONS

0

READS

15,089

1 author:



[Abdeslam Ennabili](#)

Sidi Mohamed Ben Abdellah University

117 PUBLICATIONS 1,461 CITATIONS

SEE PROFILE



Université Sidi Mohamed Ben Abdellah
École Supérieure de Technologie, Fès
Département de Génie des Procédés

Biologie générale

Notes de cours

Abdeslam Ennabili

Sommaire

Sommaire	2
Liste des illustrations.....	5
Figures	5
Tableaux	7
Abréviations et acronymes	8
En guise d'introduction	9
1 Notion de cellule	11
1.1 Cellule eucaryote	11
1.2 Cellule procaryote.....	11
1.3 Acaryotes	11
2 Composition chimique de la cellule.....	14
2.1 Eau	15
2.2 Sels minéraux	16
2.3 Molécules organiques	16
2.3.1 Glucides.....	16
2.3.2 Lipides	18
2.3.3 Protides.....	19
2.3.4 Acides nucléiques.....	21
3 Techniques d'étude de la cellule	23
3.1 Microscopie	23
3.1.1 Microscope optique	23
3.1.1.1 Microscope à contraste de phase.....	24
3.1.1.2 Microscope à fond noir	25
3.1.1.3 Microscope à lumière polarisée	26
3.1.1.4 Microscope à fluorescence.....	27
3.1.2 Microscope électronique	28
3.2 Chromatographie	30
3.3 Electrophorèse	32
4 Paroi cellulaire	33
5 Membrane plasmique.....	36
5.1 Structure dynamique.....	36
5.2 Composants majeurs.....	39

5.3	Perméabilité membranaire	39
5.4	Endocytose et exocytose.....	41
6	Hyaloplasme	43
6.1	Cytosol(e)	43
6.1.1	Composition chimique	43
6.1.2	Fonctions physiologiques	44
6.2	Cytosquelette	44
6.2.1	Microtubules.....	45
6.2.2	Microfilaments	46
6.2.3	Filaments intermédiaires	47
6.2.4	Centrosomes, flagelles et cils	48
7	Noyau cellulaire	50
7.1	Enveloppe nucléaire	50
7.2	Nucléoplasme	52
7.3	Chromatine	52
7.4	Nucléole.....	54
7.5	Expression génétique	55
7.6	Mitose	58
7.7	Méiose	61
8	Morphoplasme	62
8.1	Système endomembranaire.....	62
8.1.1	Réticulum endoplasmique	62
8.1.2	Appareil de Golgi	64
8.1.3	Vacuoles	65
8.1.3.1	Vacuoles centrales	66
8.1.3.2	Lysosomes secondaires	66
8.1.3.3	Vacuoles pulsatiles.....	68
8.1.3.4	Vacuoles gazeuses	68
8.1.4	Peroxisomes.....	68
8.2	Systèmes de conversion d'énergie.....	70
8.2.1	Mitochondrie	70
8.2.2	Chloroplaste	72
9	Classification biologique	75

9.1	Nomenclature biologique	75
9.2	Règles du vivant	76
9.2.1	Fungi.....	78
9.2.2	Plantae	80
9.2.3	Animalia	83
	Références	85

Liste des illustrations

Figures

Figure 1. Arbre phylogénétique probable des êtres vivants, reconstituant l'histoire de la vie.....	10
Figure 2. Ultrastructure d'un archétype de cellule eucaryote en interphase.....	12
Figure 3. Cellule animale (à gauche) et cellule végétale (à droite)	12
Figure 4. Bactérie (<i>Escherichia coli</i>)	13
Figure 5. Virus bactériophage	13
Figure 6. Coronavirus SARS-Cov-2	14
Figure 7. Structure d'osides (pentoses)	17
Figure 8. Structure d'osides (hexoses)	17
Figure 9. Structure de diosides	18
Figure 10. Structure de polyosides non ramifiés : amylose ou amylocellulose.....	18
Figure 11. Structure de quelques acides gras mono- et polyinsaturés.....	19
Figure 12. Acides aminés, peptides.....	20
Figure 13. Structures de protéine	20
Figure 14. Nucléotide	21
Figure 15. Purines	22
Figure 16. Pyrimidines	22
Figure 17. ADN bicaténaire	23
Figure 18. Microscope monoculaire à tête interchangeable inclinée	24
Figure 19. Trajets lumineux au sein du microscope optique et formation de l'image grossie dans l'œil humain.....	25
Figure 20. Cellules foliaires de <i>Plagiomnium affine</i> (Mousse, Bryophyte)	26
Figure 21. Coupe d'un objectif à immersion, utilisé avec huile (à gauche) ou sans huile (à droite), montrant différents trajets suivis par les rayons lumineux	26
Figure 22. <i>Blastocystis hominis</i> (protozoaire parasite intestinal) : Grande cellule renfermant un bâtonnet protéique de fonction inconnue	26
Figure 23. <i>Daphnia magna</i> (Cladocère, Crustacé planctonique)	27
Figure 24. Cristaux de vitamine C.....	28
Figure 25. Cellules normales de fibroblastes de rein de singe vert d'Afrique (lignée CV-1).....	28
Figure 26. Microscope électronique à transmission.....	29
Figure 27. Schémas comparés des trajets des rayons lumineux et des électrons dans un microscope photonique et dans un microscope électronique.....	29
Figure 28. Mitochondries de <i>Blastocystis hominis</i> , présentant des crêtes allongées, ramifiées et crochues.....	30
Figure 29. Grains de pollen d'espèces entomophiles (courgette, A) et anémophiles (maïs, B)	31
Figure 30. Chromatographie sur colonne	32
Figure 31. Chromatographie échangeuse d'ions.....	32
Figure 32. Chromatographie d'affinité	32
Figure 33. Électrophorèse sur gel d'agarose (3%) de produits PCR multiplex obtenus avec différents types de toxines (1-7) de <i>Clostridium perfringens</i>	33
Figure 34. Structure de la paroi des bactéries gram positives (A) et gram négatives (B)	34
Figure 35. Structure moléculaire de la paroi cellulaire primaire	34
Figure 36. Différentes couches de la paroi cellulaire	35

Figure 37. Plasmodemes avec contact de réticula endoplasmiques dans la paroi entre les cellules calleuses de <i>Vicia faba</i>	36
Figure 38. Membrane plasmique	37
Figure 39. Membranes cellulaires classique (à gauche) et d'archaebactéries thermophiles (à droite)..	38
Figure 40. Image synthétique de la membrane cellulaire	38
Figure 41. Types et caractéristiques de pores protéiques intra-membranaires	40
Figure 42. Aquaporine.....	41
Figure 43. Echanges membranaires.....	42
Figure 44. Voies de pinocytose	43
Figure 45. Composants principaux du cytosquelette : filaments d'actine (microfilaments), microtubules et filaments intermédiaires	45
Figure 46. Organisation moléculaire des microtubules	46
Figure 47. Moteurs moléculaires associés aux microtubules	47
Figure 48. Organisation moléculaire des filaments intermédiaires	48
Figure 49. Centriole d'un leucocyte de poulet (60 000x) (à gauche) et cils d'une néphridie (organe sécréteur) de planaire (28 000x) (à droite)	49
Figure 50. Centrioles	49
Figure 51. Principe de la courbure de l'axonème flagellaire in vivo	50
Figure 52. Noyau d'une cellule pancréatique de souris adulte (11 000x)	51
Figure 53. Complexes de pores de l'enveloppe nucléaire (noyau d' <i>Allium cepa</i>)	51
Figure 54. Chromatine isolée à partir de grains d'orge (<i>Hordeum vulgare</i>).....	53
Figure 55. Unité structurale de la chromatine, nucléosome	53
Figure 56. Schéma d'un chromosome montrant ses différents éléments constitutifs.....	54
Figure 57. Ultrastructure du nucléole d'une cellule de Mammifère.....	55
Figure 58. Organisation d'un segment de chromosome eucaryo-tique typique	55
Figure 59. Voie et devenir de la synthèse protéique chez les eucaryotes.....	56
Figure 60. Structure du ribosome Exemple du ribosome 70S d' <i>Escherichia coli</i>	57
Figure 61. ARN de transfert	58
Figure 62. Mitose et division d'une cellule embryonnaire (extrémité racinaire d' <i>Aloethraskii</i>).....	59
Figure 63. Ordre des phases du cycle cellulaire	60
Figure 64. Méiose dans les cellules mères du pollen d' <i>Aloethraskii</i>	62
Figure 65. Réticulum rugueux et ribosomes dans une cellule hépatique de rat adulte.....	63
Figure 66. Réticulum endoplasmique lisse d'une cellule de glande sébacée de la bardane (<i>Arctium lappa</i>)	63
Figure 67. Dictyosome dans une cellule glandulaire de <i>Veronica beccabunga</i>	65
Figure 68. Organisation d'un dictyosome golgien	65
Figure 69. Forme vacuolaire de <i>Blastocystis</i> sp. cultivée in vitro	66
Figure 70. Lysosomes du type vacuoles autophagiques dans un neurone sympathique de grenouille .	67
Figure 71. Paramécie	68
Figure 72. Section longitudinale à travers d'une cellule ramifiée de <i>Pelodictyon clathratiforme</i> (bactérie verte).....	69
Figure 73. Peroxysome de feuille d'épinard étroitement attaché à un chloroplaste	70
Figure 74. Mitochondrie	71
Figure 75. Division d'une mitochondrie	71
Figure 76. Vue d'ensemble des processus de production d'ATP	72

Figure 77. Chloroplastes de <i>Psilotum</i> (Ptéridophyte) avec grains d'amidon	73
Figure 78. Division des chloroplastes par constriction médiane (flèches)	73
Figure 79. Schéma d'un chloroplaste	73
Figure 80. Photosystème II.....	74
Figure 81. Cycle de reproduction sexuée des basidiomycètes	79
Figure 82. Cycle de reproduction sexuée d'une fougère (Pterido-phyta).....	81
Figure 83. Cycle de reproduction sexuée d'un pin (Gymnospermae).....	82
Figure 84. Cycle de reproduction sexuée d'une renoncule (Angiospermae).....	83

Tableaux

Tableau 1. Comparaison de caractéristiques des cellules procaryotes et eucaryotes	13
Tableau 2. Abondance relative (%) d'atomes dans la matière vivante et la matière inerte.....	14
Tableau 3. Aperçu des principaux rangs taxonomiques, de leurs terminaisons normalisées ainsi que des unités taxonomiques à l'exemple de l'achillée millefeuille (<i>Achillea millefolium</i> L.).....	77
Tableau 4. Caractéristiques des cinq royaumes du monde vivant.....	77

Abréviations et acronymes

aa, acide aminé

AG, appareil de Golgi

ADN, acide désoxyribonucléique

ADNmt, ADN mitochondrial

ARN, acide ribonucléique

ARNm, ARN messenger

ARN-p, ARN-polymérase

ARNt, ARN de transfert

ATP, adénosine triphosphate

CTG, compartiment “trans” golgien

EN, enveloppe nucléaire

FADH, flavine adénine dinucléotide

FT, facteurs de transcription

LI, lysosome primaire

MC, microscope confocal

ME, microscope à épifluorescence

MEB, microscope électronique à balayage

MET, microscope électronique à transmission

MNE, membrane nucléaire externe

MNI, membrane nucléaire interne

MS, matière sèche

NADH, nicotinamide adénine dinucléotide

NOR, nucleolar organizer region

pb, paire de bases azotées

PCR, polymerase chain reaction

RE, réticulum endoplasmique

REL, réticulum endoplasmique lisse

RER, réticulum endoplasmique rugueux

ROS, reactive oxygen species

Rubisco, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase

SRP, particule de reconnaissance du signal

En guise d'introduction

Dès la fin du 18^e siècle, la science du vivant constituait l'unique et vaste objet de la **biologie**. Cette discipline s'intéresse au vivant, aussi complexe qu'il soit en termes de composition, de morphologie et d'associations possibles qu'il forme : **molécule**, **cellule**, **individu**, **population**, **biocénose** et **biome**.

Par ailleurs, des scientifiques proposent des scénarios de l'histoire évolutive des êtres vivants il y a quatre milliards d'années en impliquant trois sciences biologiques : la biologie comparative (**phylogénie moléculaire**), l'**embryologie** comparative et la **paléontologie** (Figure 1). La diversité du monde vivant n'eut pris de l'importance qu'environ deux milliards d'années avant le présent, avec l'apparition des **eucaryotes**.

Selon des aspects structuraux et fonctionnels, le monde du vivant comporte cinq Règnes : **Animalia**, **Plantae**, **Protista** (eucaryotes microscopiques ou de plusieurs mètres, à traits anatomiques et fonctionnels intermédiaires entre les plantes et les animaux), **Fungi** et **Monera (procaryotes)**. Avec l'apport de la biologie moléculaire (séquençage de l'acide ribonucléique-ARN ribosomique par exemple), trois super-Règnes ou Règnes primaires du vivant sont retenus, soient les archées ou archaebactéries (**Archaea**), les eubactéries (**Bacteria**), et les eucaryotes (**Eucarya** ou **Eukaryota**). Les similitudes sont que les archées et les eubactéries sont des procaryotes ; les archées diffèrent par le fait que leur paroi cellulaire ne contient pas de **peptidoglycane** et que la membrane cellulaire utilise des lipides liés à l'éther par opposition à l'ester.

La connaissance et la compréhension du vivant sont d'une importance capitale pour le développement de notre société, dont le niveau de santé et les habitudes alimentaires. Ces notes de cours de "Biologie générale" s'adressent aux étudiants de la filière "Agroalimentaire et Bioprocédés" de l'Ecole supérieure de Technologie, Fès, et forment, en plus des travaux pratiques, l'un des deux éléments du module M6 "Biologie-microbiologie". Vu la plage horaire allouée à cet élément de module et l'aspect de formation technique de la filière, seuls des aspects fondamentaux de la biologie sont retenus dans ce cours, à savoir la biologie cellulaire, la biologie moléculaire et la classification biologique des organismes multicellulaires.

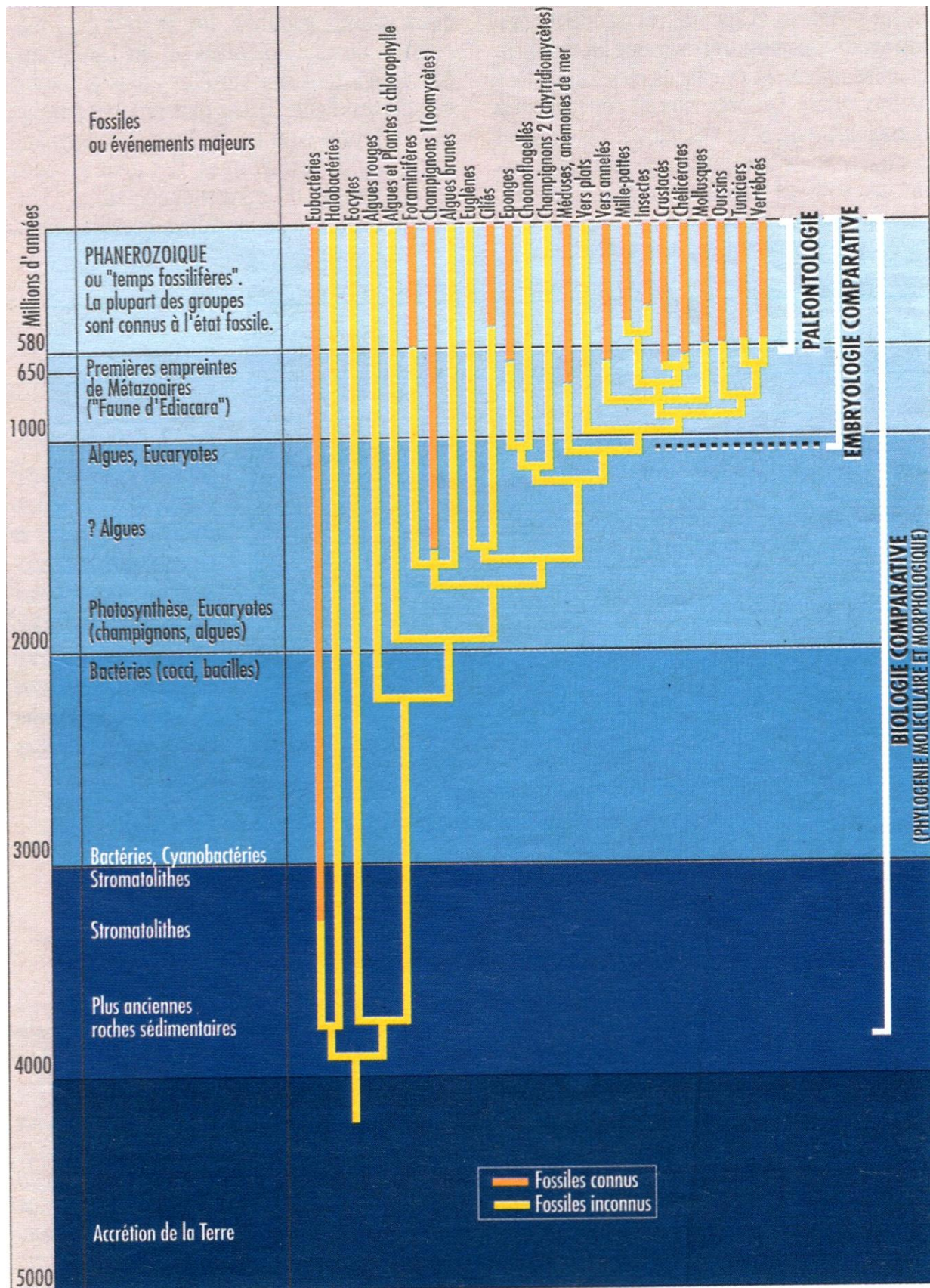


Figure 1. Arbre phylogénétique probable des êtres vivants, reconstituant l'histoire de la vie [1]

1 Notion de cellule

La **théorie cellulaire**, énoncée en 1838, considère que la cellule est "l'unité de structure et de fonction du monde vivant et que toute cellule dérive d'une cellule préexistante". Elle a été à la base de la description précise des structures cellulaires, leur diversité et leur modification au cours de la vie des cellules. La cellule peut constituer à elle seule un organisme vivant-dit **unicellulaire**-, capable de se nourrir, croître et se reproduire, comme elle peut s'associer à d'autres pour former un organisme **multi-** ou **pluricellulaire**.

Sa taille est très variable, à partir de 1 μm pour les cellules procaryotes jusqu'à 0.1 mm pour les eucaryotes. Deux grands types de cellule peuvent être distingués, la cellule eucaryote ayant un noyau bien individualisé et la cellule procaryote sans vrai noyau.

1.1 Cellule eucaryote

Ayant la plus grande taille et se divisant par **mitose** et **méiose**, ce type de cellule présente une organisation plus complexe : membrane plasmique assurant l'échange avec le milieu extérieur, organites cellulaires, cyto- ou cytomoto-squelette, **noyau** en échange perpétuel avec le cytoplasme *via* une membrane nucléaire... (Figure 2, Tableau 1). De forme géométrique, la cellule végétale est aussi caractérisée par la présence de la paroi pecto-cellulosique, d'une seule grande vacuole et des plastes. La cellule animale a une forme circulaire, sans paroi squelettique et comporte plusieurs vacuoles (Figure 3).

1.2 Cellule procaryote

La cellule procaryote se divise par **scissiparité** et présente des structures plus simples, en comparaison avec la cellule eucaryote : membrane plasmique riche en systèmes enzymatiques, absence de noyau et d'organites cellulaires à l'exception de replis de la membrane plasmique et de ribosomes, à paroi constituée de peptidoglycanes, présence de nucléoïde et de plasmides... (Figure 4, Tableau 1).

1.3 Acaryotes

Ils correspondent aux **virus**, constitués par de courtes molécules d'ADN ou d'ARN protégées généralement par la capside, une enveloppe de nature protéique ou lipoprotéique (Figure 5, Figure 6). Ils sont privés de cytoplasme et, par suite, sont incapables de répliquer ou de transcrire leur matériel génétique ou d'accomplir les fonctions métaboliques nécessaires. Ils utilisent pour cette fin les constituants d'une **cellule hôte**.

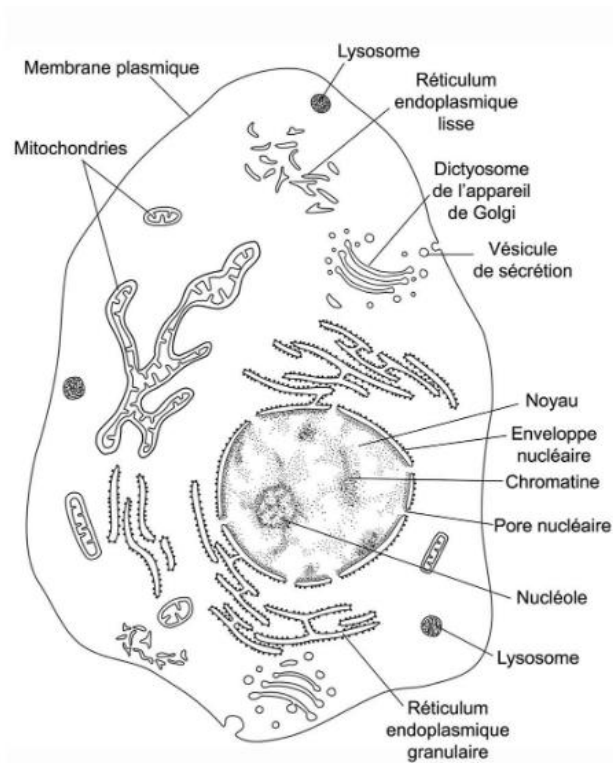


Figure 2. Ultrastructure d'un archétype de cellule eucaryote en interphase
[2]

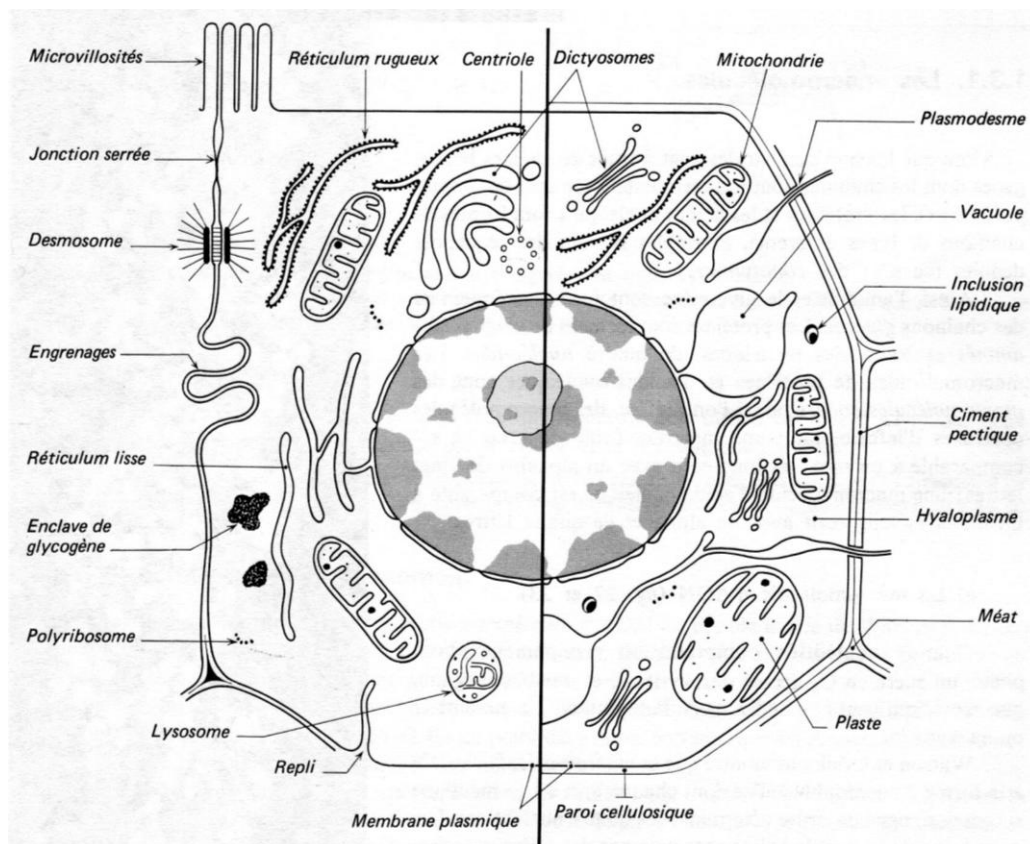


Figure 3. Cellule animale (à gauche) et cellule végétale (à droite)
Sur le noyau : enveloppe nucléaire avec pores, nucléoplasme avec euchromatine, amas de métachromatine, nucléole [3]

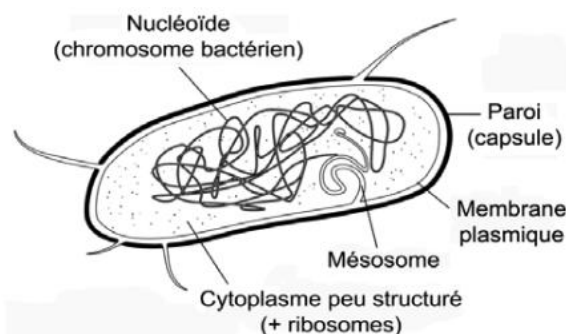


Figure 4. Bactérie (*Escherichia coli*)
[2]

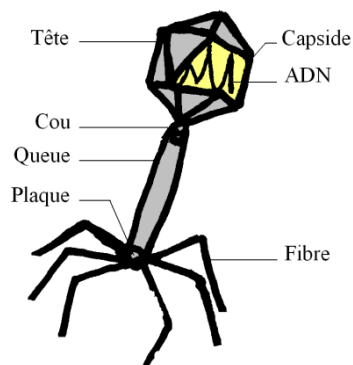


Figure 5. Virus bactériophage
[4]

Tableau 1. Comparaison de caractéristiques des cellules procaryotes et eucaryotes
[6]

	Procaryotes	Eucaryotes
Règnes	Monera (Bacteria, Cyanobacteria)	Protista, Fungi, Animalia, Plantae
Taille des cellules	1-10E-6 m	10-1000E-6 m
Organismes	presque toujours unicellulaire	en majorité pluricellulaire, différenciation cellulaire
Motilité	non mobile ou avec flagelle de protéine	mobile avec des cils ou flagelles à microtubules
Cytosquelette (microtubules et micro-filaments)	absent	présent
Mode de reproduction	scissiparité	mitose et méiose
Parois cellulaires	à base de sucres et peptides	à base de cellulose ou chitine, absente chez les animaux
Compartmentation intracellulaire	absente à l'exception de quelques membranes photosynthétiques chez les Cyanobactéries	présente
Système membranaire endo-cellulaire	absent	présent (Réticulum endoplasmique rugueux, Golgi, lysosomes...)
Organites à double membrane	non limités par une membrane	mitochondries, chloroplastes
Ribosomes	70S*	80S
Métabolisme	anaérobie, aérobie	aérobie
Photosystèmes	à la surface de la membrane plasmique	dans les chloroplastes
Chaîne respiratoires	à la surface de la membrane plasmique	dans les mitochondries
Système génétique	Unique	multiple, issus d'endosymbiose
Organisation génétique	boucle d'ADN libre	ADN organisé en chromosomes au sein d'un noyau
Nucléoles	Absents	présents
ADN	0.75-5E+6 pb**, ADN sans histone	1.5E+7-1.5E+11 pb, ADN avec histones liées
Gènes	généralement sans introns***	la plupart des gènes ont des introns

*Svedberg, unité de mesure du taux de sédimentation par ultracentrifugation de 1E-13 seconde à 20°C dans l'eau. ** paire de bases. *** portions de gènes copiées dans l'ARN, puis éliminées, sans fonction apparente dans de multiples situations

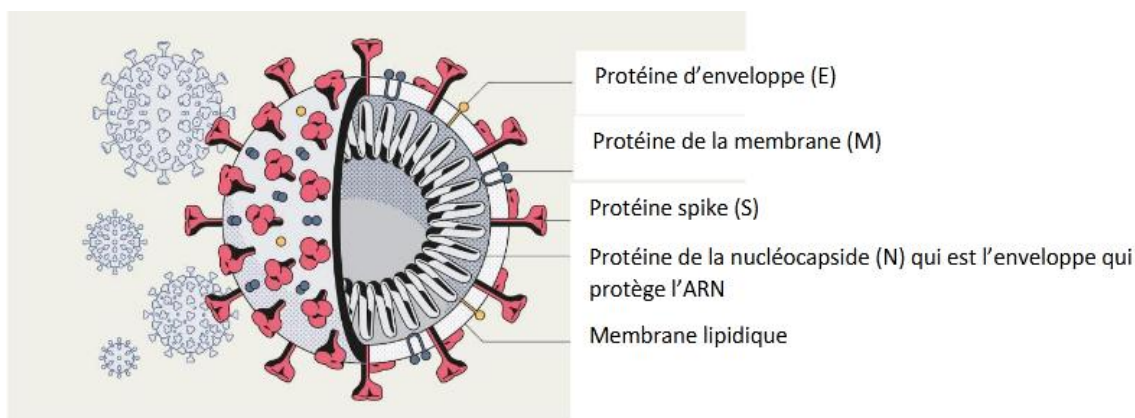


Figure 6. Coronavirus SARS-Cov-2
[5]

2 Composition chimique de la cellule

Parmi les 92 éléments naturels stables connus dans l'univers, seize se rencontrent chez le vivant, et une dizaine d'autres peuvent s'y manifester fortuitement. A des proportions variables, tous les éléments de la **matière vivante** existent dans la **matière inerte**. Le carbone est remarquablement beaucoup plus abondant dans le vivant que dans le monde inerte (Tableau 2).

Tableau 2. Abondance relative (%) d'atomes dans la matière vivante et la matière inerte
[7]

Élément	Croûte terrestre	Atmosphère terrestre (air)	Océans	Homme	Végétaux
H	0.22	.	66	61	47.9
O	47	21	33	24.1	21.9
C	0.19	0.0015	0.0014	12.6	27.9
N	.	78	.	1.4	1.1
Mg	2.2	.	0.033	0.008	0.13
Si	28	.	.	.	.
Fe	4.5	.	.	.	.
S	.	.	0.017	0.05	0.1
Al	8	.	.	.	.
Ca	3.5	.	0.006	0.24	0.25
Na	2.5	.	0.28	0.03	.
Ti	0.46	.	.	.	.
P	.	.	.	0.25	0.1
K	.	.	0.006	0.06	0.5
Cl	.	.	0.33	0.03	.
Ar	.	0.45	.	.	.

Les éléments majeurs composant la matière vivante sont le **carbone**, l'**oxygène** et l'**hydrogène** (formant à eux trois en moyenne 92%) et l'azote (5%). Le soufre, le phosphore, le chlore, le sodium, le potassium, le calcium et le magnésium forment ensemble 2.6%. Le phosphore est considéré aussi comme élément majeur vu qu'il rentre dans la composition des nucléosides phosphate, comme l'adénosine triphosphate (ATP).

La **matière sèche** (MS), issue de la matière vivante, est composée de **molécules organiques** et **minérales**. Toutes les molécules contenant du carbone sont qualifiées d'organiques, mettent en jeu des liaisons covalentes et servent de molécules structurales (protéines, glucides, lipides, acides nucléiques...), exception faite pour le dioxyde de carbone (CO_2) et les ions hydrogénocarbonate ou bicarbonate (HCO_3^-) et carbonate (CO_3^{2-}). Le carbone représente plus de 50% MS ; l'hydrogène et l'oxygène demeurent toutefois les éléments les plus abondants de la **matière fraîche**, dû à la forte teneur en eau de la matière vivante.

Le reste correspond bien aux minéraux ou molécules inorganiques, peu abondantes, ne contenant pas de carbone, unies par des liaisons ioniques et impliquées dans des processus physiologiques ou dans certaines réactions enzymatiques. Leur masse représente 2 à 3% de celle des divers organismes ; mais beaucoup de sels minéraux sont dissous dans l'eau, notamment dans les liquides organiques ou biologiques.

2.1 Eau

L'eau est le constituant le plus abondant de la matière vivante et varie relativement d'un être vivant à un autre, d'un organe à un autre ; sa proportion est caractéristique pour une espèce ou un organe donné : 80-95% (végétaux), 60-80% (animaux), 95.5% (lentille d'eau), 95% (laitue), 65% (Homme), 52% (roseau commun), 25% (os)... Grâce à ses propriétés physiques et chimiques, l'eau est un excellent **solvant** des sels minéraux et de nombreuses substances organiques, et est indispensable aux transformations de matière et d'énergie au sein des organismes vivants. Il est à noter que les réactions chimiques au niveau de la cellule se déroulent en phase aqueuse.

La molécule d'eau (H_2O) est une **molécule polaire**, comportant des liaisons covalentes polaires (O-H). Les molécules, dites parfois **hydrophiles**, se dissolvent d'autant mieux dans l'eau (solvant) qu'elles sont très polaires et forment de nombreuses liaisons hydrogène. Alors que les **molécules apolaires**, ou **hydrophobes**, sont repoussées par l'eau (ou non solubles dans l'eau). La diffusion de l'eau solvant à travers une **membrane**

hémiperméable (membrane cytoplasmique par exemple) se fait du compartiment le plus concentré vers le compartiment le moins concentré, soit le **phénomène d'osmose**. Il en résulte une égalisation des concentrations de part et d'autre de la membrane par dilution du compartiment concentré.

2.2 Sels minéraux

Deux groupes de composants minéraux peuvent être distingués en fonction de leurs quantités dans la matière vivante, relativement élevées (sels minéraux ou **macroéléments** : calcium, sodium, magnésium, phosphore et potassium) ou en faibles (**oligoéléments** ou éléments traces : fer, zinc, fluor, cuivre, iode, manganèse, cobalt, sélénium, vanadium, molybdène, chrome...).

Les sels minéraux en solution (anions ou cations) déterminent, en plus des autres substances dissoutes, une certaine concentration des liquides des organismes. Leurs rôles sont multiples et sont impliqués dans les équilibres hydriques et acido-basiques, la formation des os, les réactions métaboliques.... Une carence en sels minéraux peut entraîner des faiblesses cardiaque (K^+) et physique (Mg^{2+}), l'hypotension (Na^+), l'anémie (Fe^+ , Fe^{2+}), le rachitisme (Ca^{2+}), un retard de croissance (Zn^{2+}), une déficience intellectuelle (I)... chez l'Homme, et un ralentissement de la croissance (P), le dépérissement et la chute et des feuilles (N, Mn, Mg)... chez les végétaux.

2.3 Molécules organiques

Ce sont des molécules constituées d'un squelette carboné sur lequel se greffent d'autres atomes comme l'hydrogène, l'oxygène, l'azote et le phosphore ... Elles sont classées en 4 grands groupes : glucides, protéines, lipides et acides nucléiques.

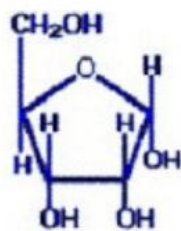
2.3.1 Glucides

Les glucides, appelés aussi sucres, sont des corps organiques relativement simples, dits **ternaires**, composés de trois éléments chimiques, C, H et O selon la formule brute $(CH_2O)_n$. Ils participent dans la constitution de la matière vivante (acides nucléiques, paroi squelettique...), jouent un rôle dans la communication ou reconnaissance cellulaire et servent essentiellement de réserves.

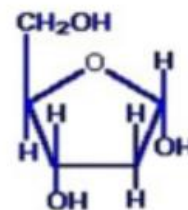
Les plus simples sont les **oses** ou **monosaccharides** [pentoses (Figure 7) : ribose, désoxyribose... ; hexoses (Figure 8) : glucose, lévulose, galactose...]. Ils sont des réducteurs, solubles dans l'eau, et par suite, directement absorbables et utilisables par les organismes. Les

diosides ou **disaccharides** (saccharose, lactose, maltose...) proviennent de l'union de deux molécules d'oses. Les diosides (Figure 9) sont solubles dans l'eau, mais ils sont préalablement hydrolysés en oses avant leur utilisation par l'organisme.

Les **polyosides** (Figure 10) ou **polysaccharides** (amidon, glycogène, cellulose, amylocellulose...) sont des macromolécules résultant de l'assemblage d'un grand nombre de molécules d'oses. Selon l'arrangement des atomes, on distingue plusieurs isomères qui n'ont pas les mêmes propriétés. Le groupe carbonyle (C=O) peut être une fonction aldéhyde située au niveau du carbone 1 (aldose) ou une fonction cétone au niveau du C2 (cétose).



Ribose

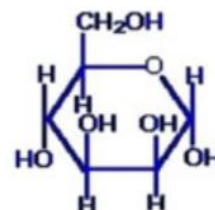


2-Désoxyribose

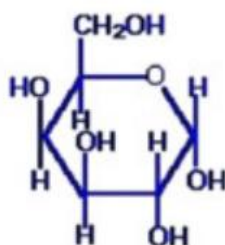
Figure 7. Structure d'osides (pentoses)
[8]



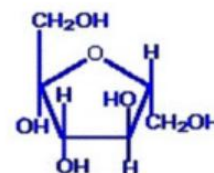
Glucose



Mannose



Galactose



Fructose

Figure 8. Structure d'osides (hexoses)
[8]

2.3.2 Lipides

Les lipides ou corps gras (graisses, beurres, huiles) sont des substances **ternaires** comme la plupart des glucides, de formule générale $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{COOH}$; des lipides complexes contiennent parfois du phosphore ou de l'azote. Ils sont insolubles dans l'eau (hydrophobes ou amphiphiles) et solubles dans des solvants organiques apolaires tels l'alcool, le benzène, l'éther, le chloroforme...

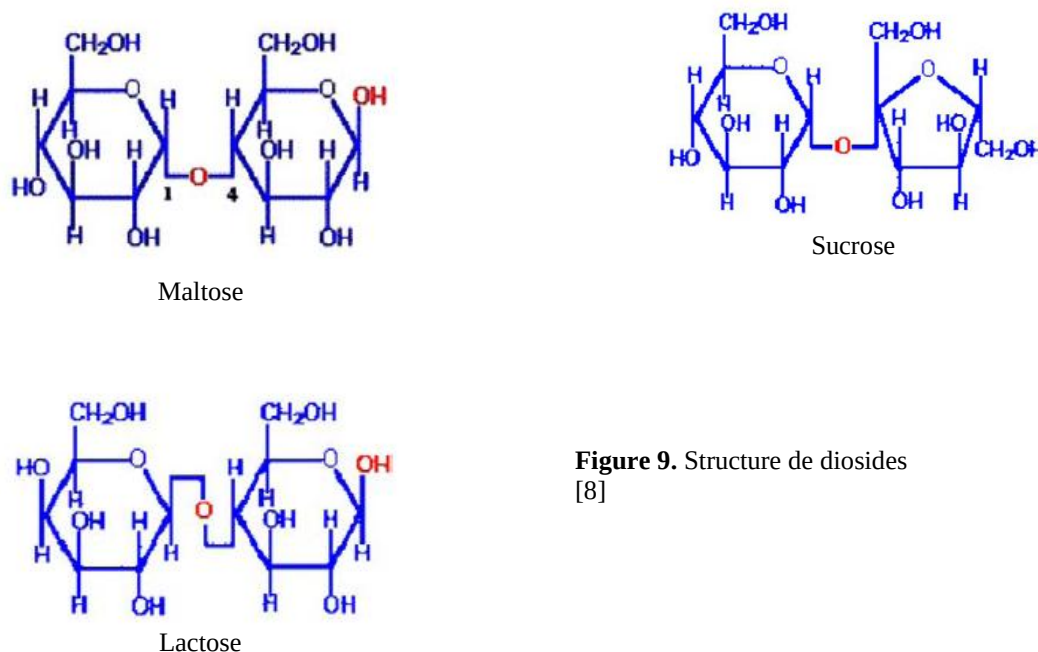


Figure 9. Structure de diosides [8]

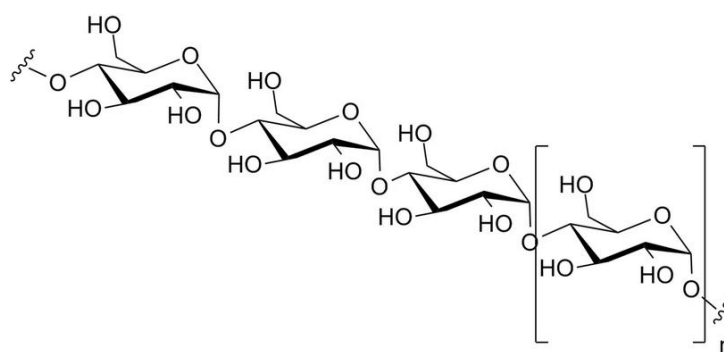


Figure 10. Structure de polyosides non ramifiés : amylose ou amylocellulose
Constitué de glucoses liés par des liaisons alpha 1,4 glycosidiques [9]

Ils sont formés d'esters (ayant le groupe $\text{O}=\text{C}-\text{O}$), résultant de la combinaison d'un acide organique (acide gras) avec un alcool. Les principaux acides gras formant les lipides sont l'acide butyrique ($\text{C}_3\text{H}_7\text{COOH}$), l'acide palmitique ($\text{C}_{15}\text{H}_{31}\text{COOH}$), l'acide stéarique ($\text{C}_{17}\text{H}_{35}\text{COOH}$) et l'acide oléique ($\text{C}_{17}\text{H}_{33}\text{COOH}$).

Les acides gras sont formés d'une longue chaîne carbonée à nombre pair de carbones et portant une fonction acide au niveau du carbone 1 ; ils peuvent être saturés, ayant des atomes de carbone saturés en hydrogène (ne comportent que des liaisons simples) ou insaturés, comportant une ou plusieurs doubles liaisons C=C (Figure 11).

Selon la nature de l'alcool qui estérifie ces acides gras, on distingue les glycérides et les stérides, dont les alcools sont le glycérol et le stérol dans le même ordre. Pour les lipides complexes, les acides gras et les alcools sont associés à d'autres composés azotés et phosphorés (lécithines, myéline...).

Les lipides sont généralement peu abondants (1-2%) dans la matière vivante, en tant que substances de réserves (notamment les glycérides), de constitution (membranes) en association avec les protides (stérides) ou comme source d'énergie pour la cellule.

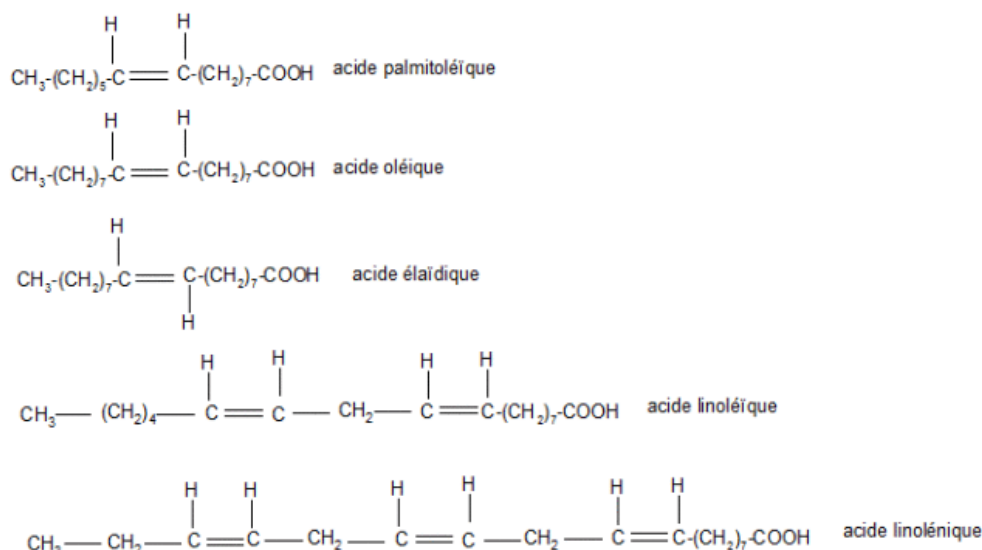


Figure 11. Structure de quelques acides gras mono- et polyinsaturés
Une double liaison peut avoir deux configurations chimiques différentes, *cis* et *trans* [10]

2.3.3 Protides

Les protides sont des composés **quaternaires**, à base de C, H, O et N, avec toujours un peu de soufre, de phosphore et de quelques autres éléments. Solubles dans l'eau, les **aminoacides** ou **acides aminés** sont les constituants de base des protides ; leur molécule présente une fonction acide organique ($-\text{COOH}$) et une fonction amine ($-\text{NH}_2$) (Figure 12).

Deux molécules d'acides aminés sont en effet associées l'une à l'autre par une liaison peptidique covalente (CO-NH), par élimination d'une molécule d'eau entre le groupement acide d'une molécule et le groupement amine de l'autre molécule (**dipeptide**) (Figure 12). Les **polypeptides** correspondent à des chaînes d'acides aminées, dites séquences primaires.

Dans les protides, encore appelés **protéines**, des liaisons supplémentaires s'établissent soit entre les différents acides aminés de la chaîne, qui se replie sur elle-même dans l'espace, soit entre deux chaînes différentes, donnant une structure secondaire, tertiaire puis quaternaire ayant une fonction propre à elle (Figure 13). Ces liaisons augmentent la solidité des molécules protidiques en leur conférant des formes et caractéristiques variées (en fibrilles allongées, en hélice, en peloton).

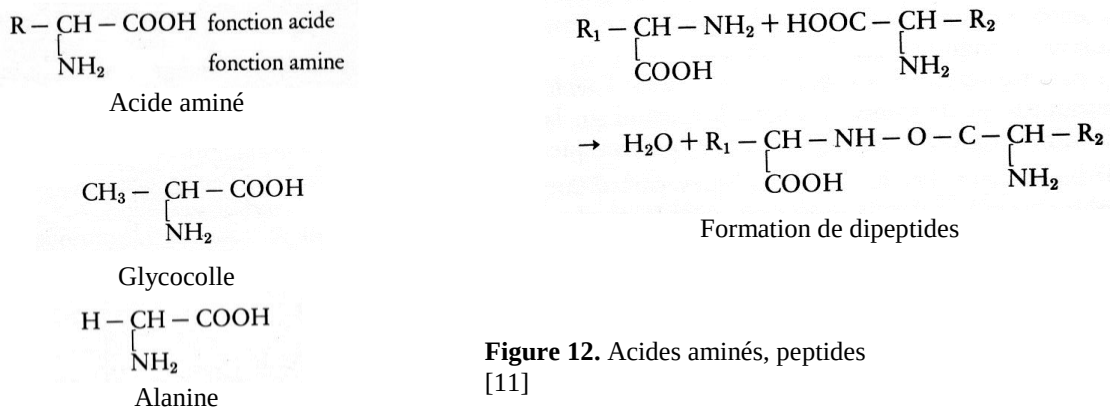


Figure 12. Acides aminés, peptides
[11]

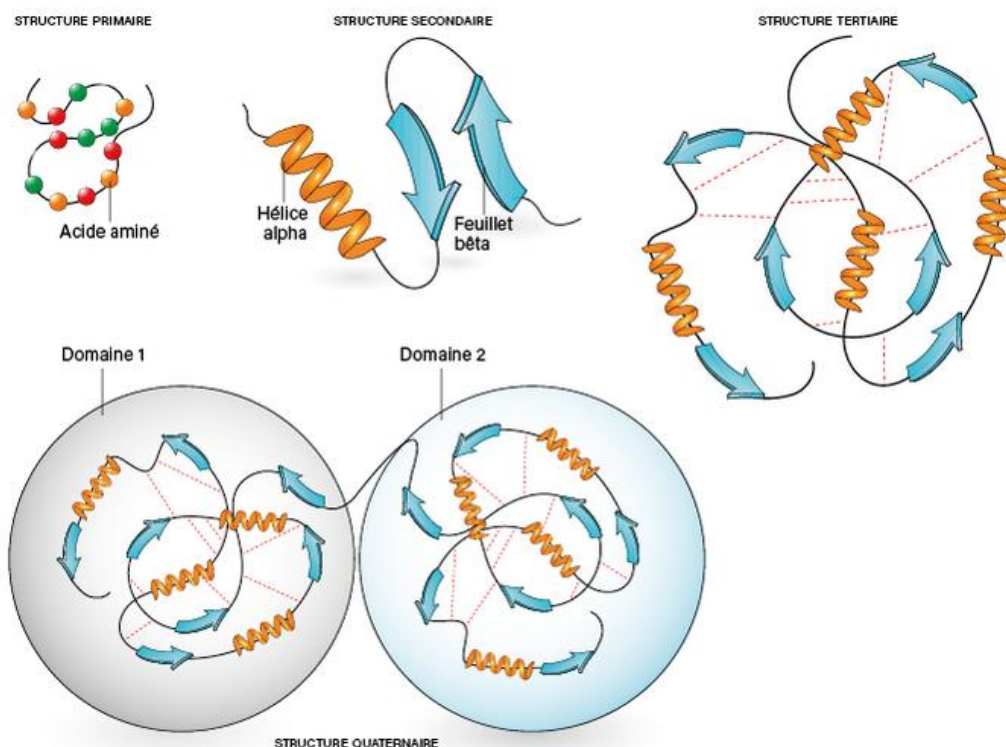


Figure 13. Structures de protéine
[12]

Chaque espèce vivante est capable d'édifier ses protides caractéristiques à partir de 20 éléments seulement (aminoacides naturels) ; mais leur nombre total, le nombre de molécules de chacun d'eux, leur place, leur agencement donnent une infinité de possibilités.

Deux principaux types de protéines peuvent être distingués, **holoprotéines** dont l'hydrolyse (hydratation) fournit uniquement des acides aminés (albumines, globulines), et **hétéroprotéines** fournissant en plus des acides aminés des substances non protéiques (hémoglobine, nucléoprotéines). Les protides sont plus abondants dans la matière vivante (15-20%). Les hétéroprotéines jouent un rôle essentiel dans la vie (enzymes...), la structure (membranes, cytosquelette...) la reproduction des cellules et la transmission des caractères héréditaires.

2.3.4 Acides nucléiques

Les acides nucléiques sont des macromolécules ou polymères de **nucléotides**. Il existe deux d'acides nucléiques, l'ADN (**acide désoxyribonucléique-ADN**) et les ARN (**acides ribonucléiques**) permettant respectivement le codage et l'expression de l'information génétique chez les êtres vivants. Le **génome** correspond à la totalité de l'information génétique caractéristique d'une espèce, en termes de structure et de fonctionnement, et transmissible aux générations de cellules ou d'individus avec une variabilité relative.

Les nucléotides sont des monomères de l'ADN et des ARN, composés d'un **nucléoside** associé à un, deux ou trois phosphates par une liaison phosphoester, dits monophosphate, diphosphate ou triphosphate dans le même ordre (Figure 14).

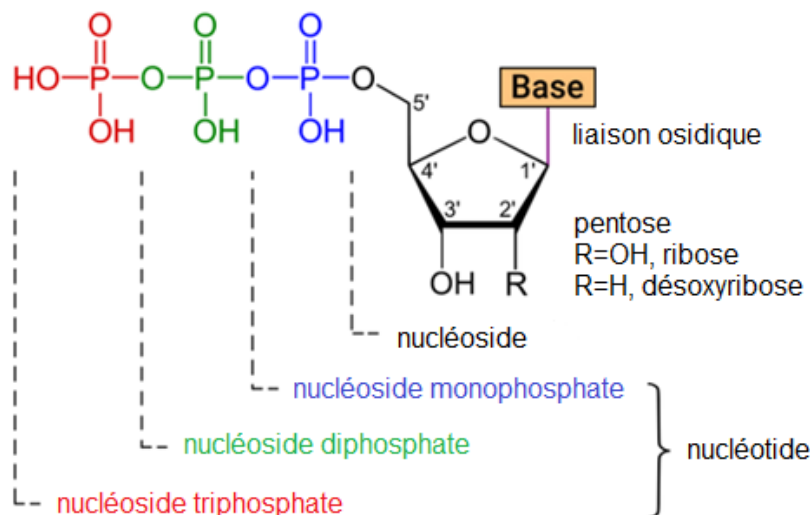


Figure 14. Nucléotide
[13 modifiée]

Un nucléoside est constitué d'une base azotée (nucléobase), correspondant à une **purine** (adénine, guanine ; Figure 15) ou à une **pyrimidine** (cytosine, thymine, uracile ; Figure 16), et d'un pentose (ribose dans l'ARN et désoxyribose dans l'ADN) grâce à une

liaison N-glycosidique ou N-osidique entre le Carbone 1 du pentose et la base azotée. La thymine et l'uracile sont spécifiques respectivement de l'ADN et des ARN. Les nucléosides sont nommés en fonction des bases azotées impliquées : ribonucléosides dans les ARN (adénosine, guanosine, cytosine, uridine) et désoxyribonucléosides dans l'ADN (désoxyadénosine, désoxyguanosine, désoxycytosine, thymidine).

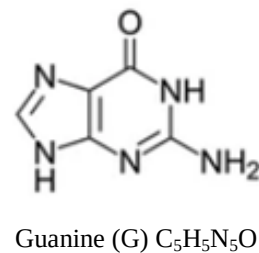
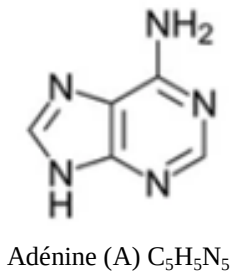


Figure 15. Purines
[14 modifiée]

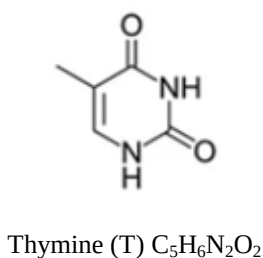
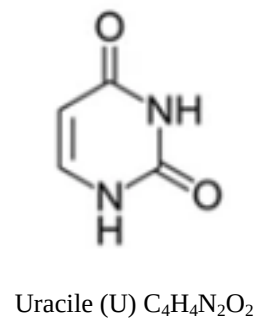
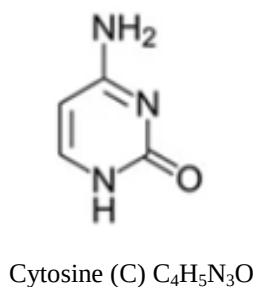


Figure 16. Pyrimidines
[14 modifiée]

La structure primaire ou monocaténaire de l'ADN correspond à une longue chaîne polynucléotidique orientée dans le sens de l'extrémité 5' (groupe phosphate) vers l'extrémité 3' (fonction OH). La chaîne double ou bicaténaire de l'ADN correspond à une structure secondaire formée de deux chaînes nucléotidiques à directions opposées (5'-3' et 3'-5') (Figure 17). Les ARN sont des macromolécules monocaténaires, parfois bicaténaires extracellulaires (génome de certains virus) ou intracellulaires (ARN ribosomal).

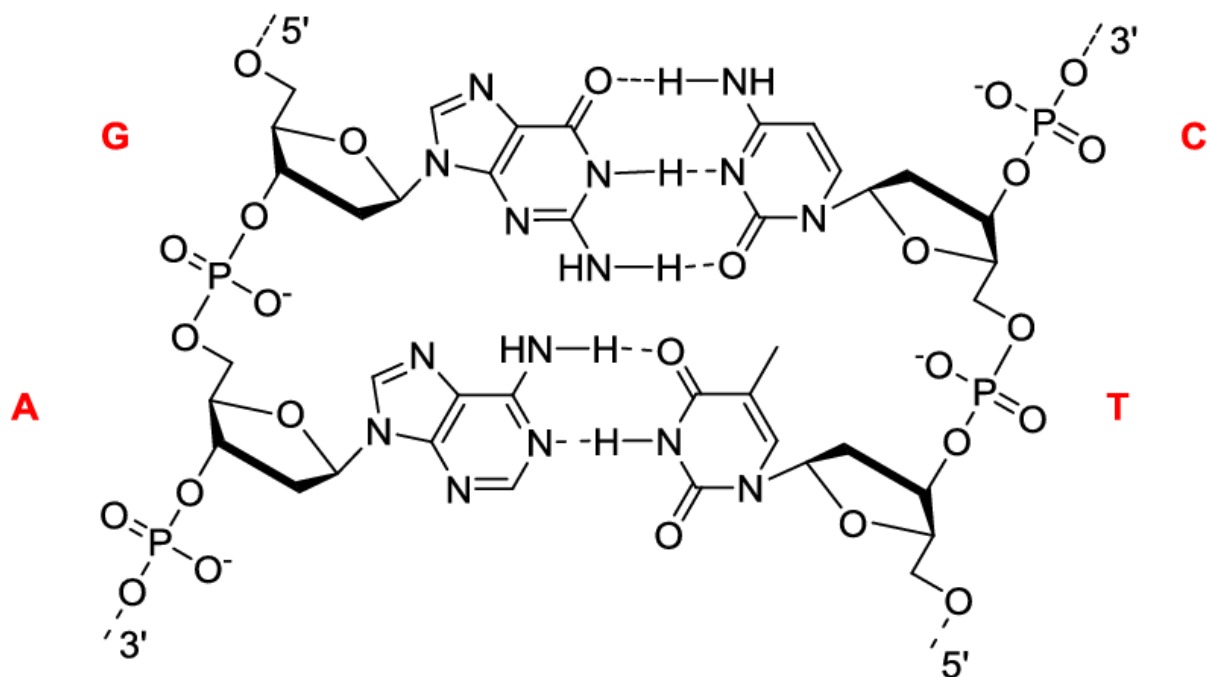


Figure 17. ADN bicaténaire
Guanine (G)≡Cytosine(C) ; Adénine (A)=Thymine (T) [15]

3 Techniques d'étude de la cellule

3.1 Microscopie

Nécessitant des échantillons de très faible épaisseur, les microscopes photonique et électronique permettent d'obtenir des images d'objets suite à la transmission respective de la lumière et des faisceaux d'électrons. L'échantillon à observer est fixé pour conserver la structure des cellules et coloré pour absorber davantage de lumière que le milieu ambiant.

3.1.1 Microscope optique

Le microscope optique, photonique ou à lumière (Figure 18), comporte une partie optique composé d'un objectif et d'un oculaire correspondant à des systèmes de lentilles donnant successivement l'**image réelle** grossie de l'objet et l'**image virtuelle** de cette dernière (Figure 19). L'image finale de l'objet est observable par l'œil humain ou captée par un appareil photographique (Figure 20).

La puissance d'un microscope correspond au produit du grandissement de l'objectif et de la puissance de l'oculaire. Le microscope est caractérisé par le **pouvoir séparateur** (d) comme étant la distance minimale séparant deux points du plan objet dont le microscope donne des images distinctes ; son estimation est donnée par l'Équation 1:

$$d = \frac{0.6 \lambda}{n \sin \alpha}$$

Équation 1 [17]

où n , indice de réfraction du milieu situé entre l'objet et la lentille objectif ; α , demi-angle d'ouverture de l'objectif ; λ , longueur d'onde de la lumière utilisée (0.4 à 0.8 μm en cas de lumière naturelle) ; $n \sin \alpha$, ouverture numérique de la lentille.

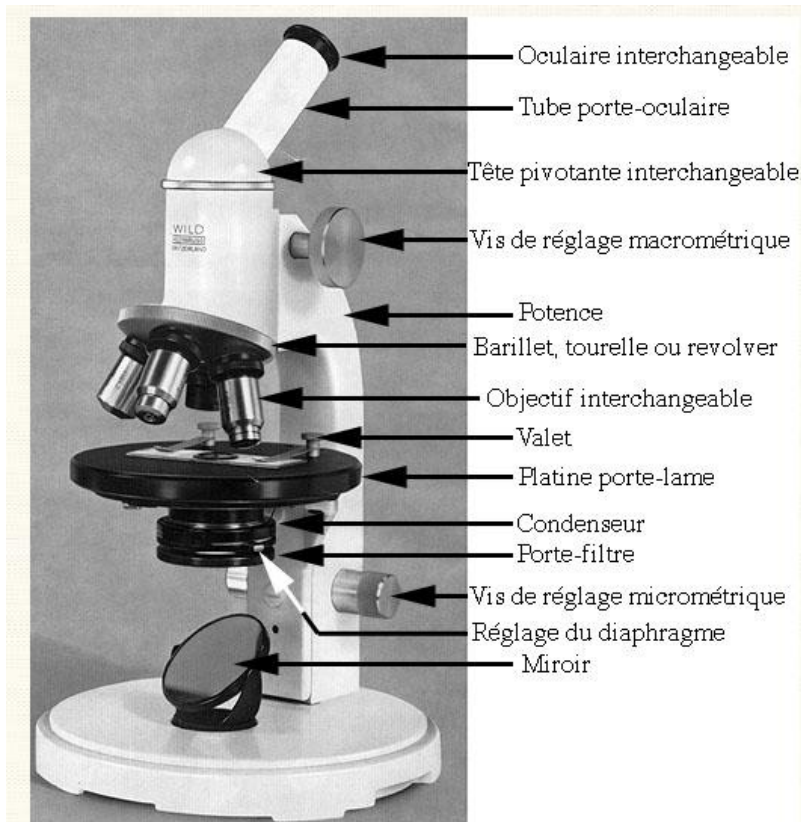


Figure 18. Microscope monoculaire à tête interchangeable inclinée [16]

Le pouvoir séparateur ou pouvoir de résolution du microscope photonique est théoriquement compris entre 0.2 et 0.3 μm . En utilisant l'huile à immersion ($n=1.52$) à la place de l'air ($n=1$, entre la lentille et l'objet), l'ouverture numérique peut être significativement augmentée (Figure 21). Plusieurs améliorations ont été apportées au microscope photonique en mettant au point un certains de variantes ayant des principes et des champs d'application spécifiques.

3.1.1.1 Microscope à contraste de phase

Dans ce microscope, appelé aussi microscope à interférence différentielle, la lumière traverse les parties de l'échantillon ayant différents indices de réfraction et épaisseurs. Les rayons lumineux qui passent à travers une zone d'indice de réfraction et d'épaisseur plus élevés, subiront un retard de phase plus important que ceux traversant une zone d'indice de

réfraction et d'épaisseur plus faibles. Ces déphasages sont indétectables à l'œil humain normal, et à l'aide d'un dispositif optique (plaques de phase), sont convertis en changements dans l'amplitude de la lumière, observables comme des différences de contraste de l'image (Figure 22). Ce type de microscope est utilisé pour observer les cellules vivantes, les protozoaires, les diatomées, les kystes...

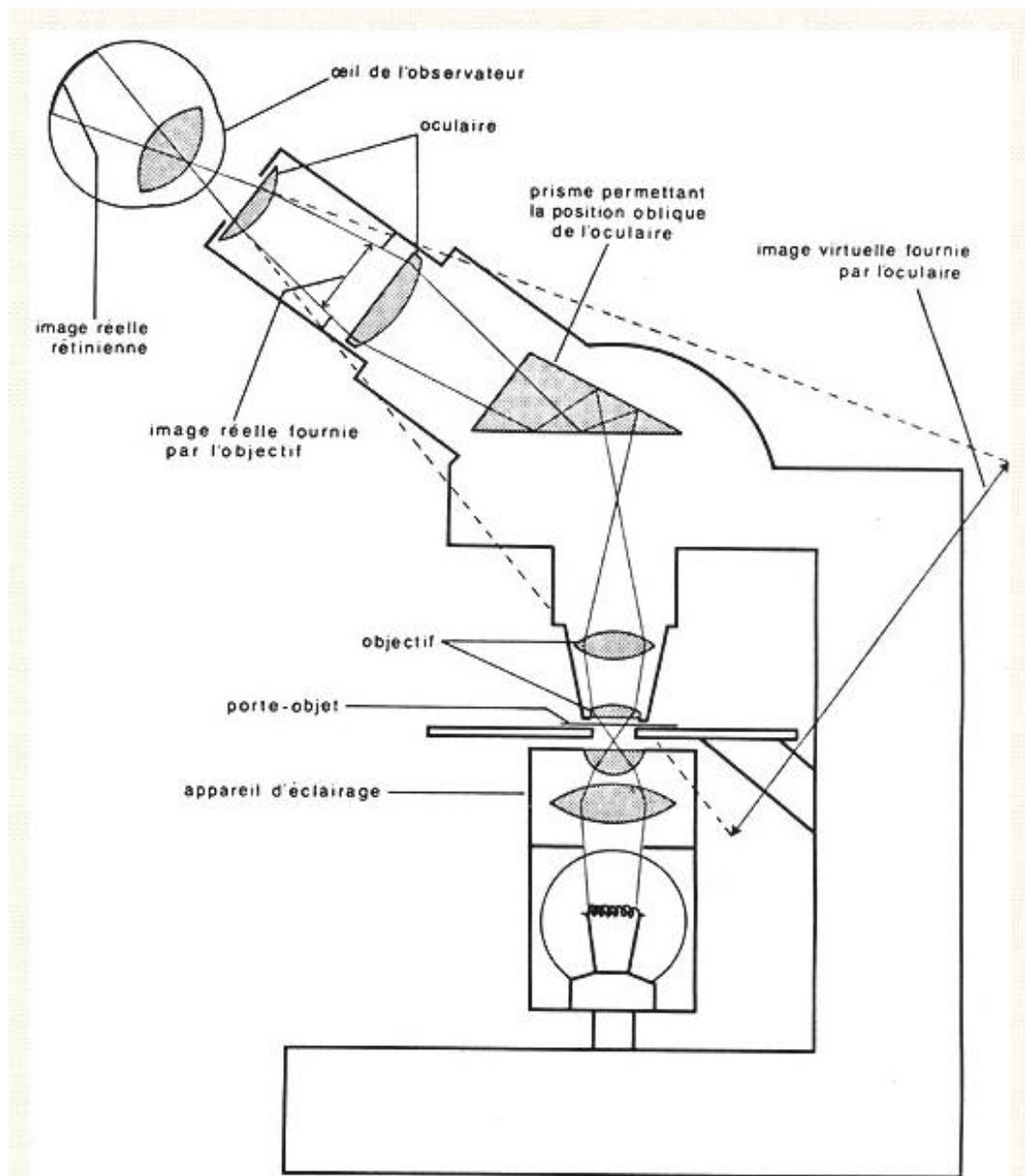


Figure 19. Trajets lumineux au sein du microscope optique et formation de l'image grossie dans l'œil humain [16]

3.1.1.2 Microscope à fond noir

C'est un microscope optique possédant un disque supplémentaire opaque sous la lentille du condenseur qui bloque la lumière provenant de la source pour ne pas atteindre

l'objectif. Il utilise uniquement la lumière diffusée ou diffractée par l'échantillon pour produire une image lumineuse avec un champ sombre autour de l'échantillon (Figure 23). Ce microscope est utilisé pour observer la motilité microbienne, les spirochètes, les organites internes...

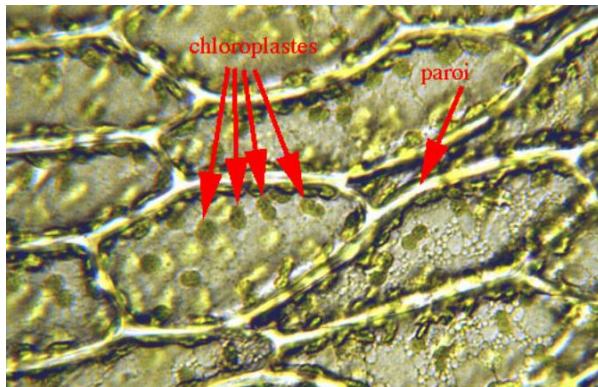


Figure 20. Cellules foliaires de *Plagiomnium affine* (Mousse, Bryophyte)
Microscope optique, Grossissement=160x [17]

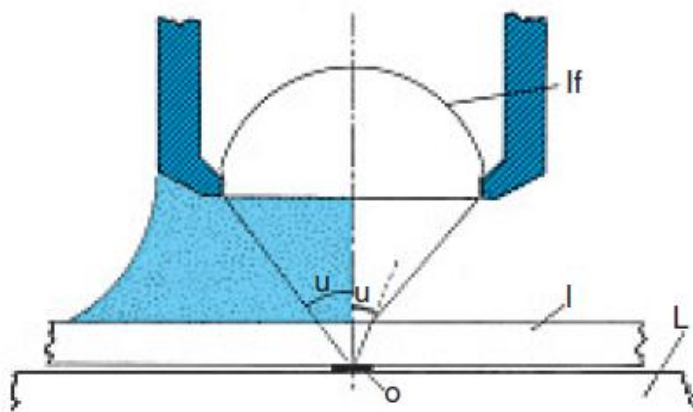


Figure 21. Coupe d'un objectif à immersion, utilisé avec huile (à gauche) ou sans huile (à droite), montrant différents trajets suivis par les rayons lumineux
L, lame ; l, lamelle ; Lf, lentille frontale ; o, objet ; u, angle d'ouverture [18]

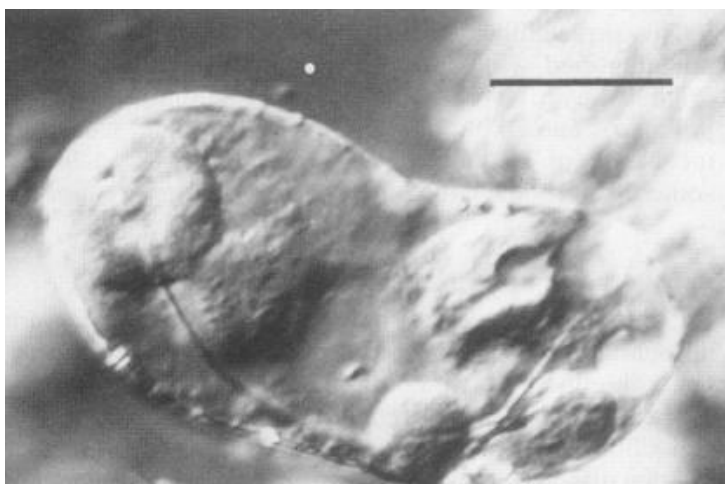


Figure 22. *Blastocystis hominis* (protozoaire parasite intestinal) : Grande cellule renfermant un bâtonnet protéique de fonction inconnue
Microscope à contraste de phase, Barre= 10µm [23]

3.1.1.3 Microscope à lumière polarisée

Il utilise la lumière polarisée, convertie *via* un polariseur à partir de la lumière naturelle normale, pour éclairer un échantillon anisotrope (substance ayant plusieurs indices

de réfraction). Lorsque les ondes lumineuses polarisées frappent un tel échantillon, la biréfringence (double réflexion) se produit en générant deux vagues, des ondes ordinaires et extraordinaires, qui sont perpendiculaires les unes aux autres. Un analyseur combine ces deux ondes et passe à travers la lentille oculaire pour développer une image élargie et contrastée (Figure 24). Le microscope polarisant sert pour l'étude des roches, les minéraux, les structures internes de plantes transparentes, les diatomées, les protozoaires...



Figure 23. *Daphnia magna* (Cladocère, Crustacé planctonique)
Microscope à fond noir, taille réelle de 1.5-5 mm
[19]

3.1.1.4 Microscope à fluorescence

Le microscope à fluorescence ou à rayons UV (100-400 nm) est un microscope optique qui utilise la fluorescence (propriété d'émettre une lumière d'une longueur d'onde supérieure à la longueur d'onde de la lumière d'éclairement) ou la phosphorescence (propriété d'une matière qui continue à émettre de la lumière après avoir été éclairée) pour générer une image élargie d'un échantillon. Il existe des constituants naturels ayant la propriété de fluorescence, dite primaire, tels des préparations à base de plantes ou de minéraux. L'utilisation des fluorochromes spécifiques de certains constituants de la matière vivante correspond à une fluorescence artificielle ou secondaire.

Il existe différents types de microscopes à fluorescence, dont le microscope à épifluorescence (ME) et le microscope confocal (MC). Dans le ME, la lumière excitante et la lumière émise empruntent le même chemin et passent à travers une lentille objective. Ce microscope peut être utilisé pour étudier les cellules vivantes et les organites cellulaires, des protéines, des antigènes et des immunoglobulines spécifiques.



Figure 24. Cristaux de vitamine C
Microscope à lumière polarisée, taille
d'environ 150 μm [20]

Appelé aussi microscope à balayage laser confocal, le MC emploie la lumière laser pour l'éclairage et se concentre sur un endroit spécifique de l'échantillon en utilisant une ouverture confocale et un miroir oscillant. Il utilise sélectivement la lumière émise du point focalisé ; toutes les autres lumières d'arrière-plan sont bloquées. L'image à 2-D ou 3-D est obtenue après conversion de lumière en signal électrique, analysé à son tour par un logiciel informatique (Figure 25). Ce type de microscope est utilisé pour détecter les cellules fongiques dans les raclures cornéennes, les maladies des yeux cornéennes...

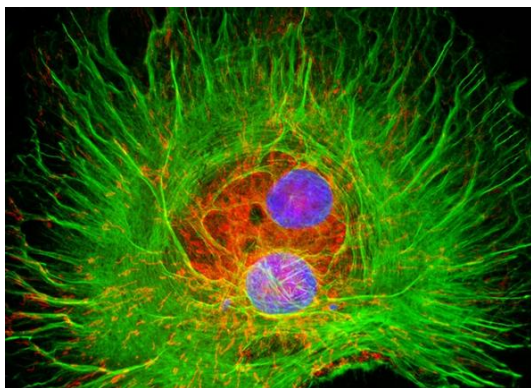


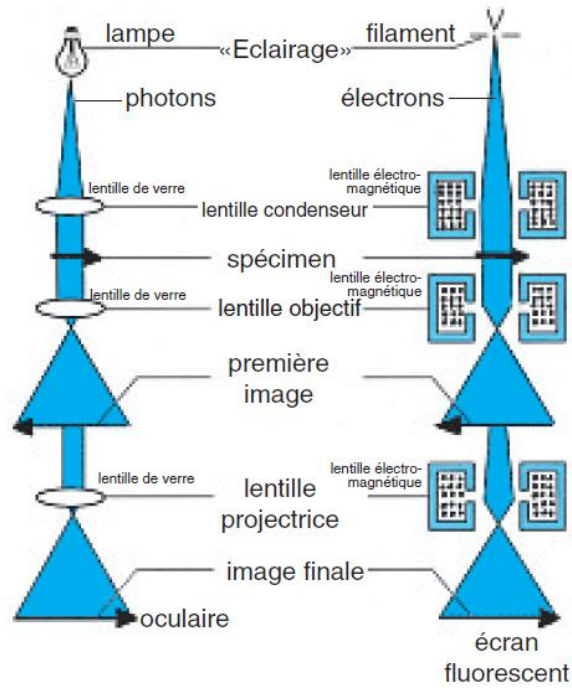
Figure 25. Cellules normales de fibroblastes de rein de singe vert d'Afrique (lignée CV-1)
Microscope à fluorescence, taille de 20-30 μm * 5 à 10 μm [21]

3.1.2 Microscope électronique

Le microscope électronique utilise des électrons accélérés avec une longueur d'onde d'environ 100 mille fois plus courte que la lumière visible (12.3 pm à 10kV, 2.5pm à 200kV) ; Figure 26. Dans ce microscope, les lentilles en verre, utilisées dans le microscope photonique, sont remplacées par des lentilles électromagnétiques (Figure 27). Le microscope électronique sert pour l'étude de la structure des virus, des bactéries, la morphologie des organites cellulaires, l'analyse de la structure atomique, la cristallographie...



Figure 26. Microscope électronique à transmission
Résolution maximale=1.4 Å [22]



Microscope photonique Microscope électronique

Figure 27. Schémas comparés des trajets des rayons lumineux et des électrons dans un microscope photonique et dans un microscope électronique [18]

Le faisceau d'électrons passe à travers l'échantillon et interagit avec ses composants. Les électrons, dispersés en fonction de l'indice de réfraction ou de l'épaisseur de l'échantillon, sont collectés à travers des lentilles électromagnétiques objectives et oculaires, détectés et transformés en images hautement agrandies par des lentilles magnétiques. Vu la très courte longueur d'onde des électrons, ce microscope produit une image à très haute résolution avec un grossissement jusqu'à 10 millions de fois. L'échantillon allant jusqu'à 0.2 nm peut être clairement visualisé à l'aide d'un microscope électronique.

Les microscopes électroniques les plus couramment utilisés sont le microscope électronique à transmission (MET) et le microscope électronique à balayage (MEB). Le MET utilise des électrons transmis pour développer une image élargie d'échantillons très minces (<100 nm). Les électrons émis traversent des lentilles électromagnétiques objectives et oculaires et sont projetées sur un écran fluorescent, où se forme une image élargie est développée (Figure 28). Les images sont de type 2D, en noir et blanc, avec une très haute résolution et un grossissement de 2 à 50 mille fois.

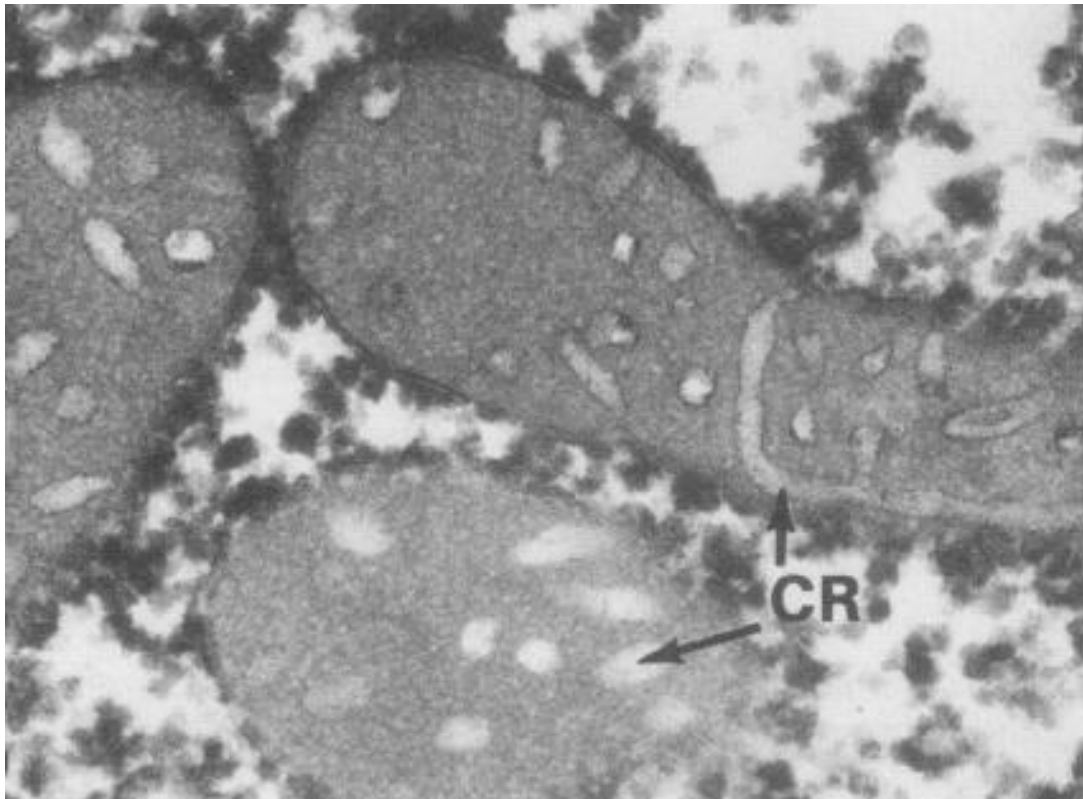


Figure 28. Mitochondries de *Blastocystis hominis*, présentant des crêtes allongées, ramifiées et crochues
MET, Grossissement=46 500x ; **CR**, crêtes [23 modifiée]

Le MEB contient des instruments de détection supplémentaires comme des détecteurs d'électrons (émis, rétrodiffusés et diffractés) et des détecteurs de rayons X. Il scanne l'échantillon et développe une image 3D hautement amplifiée, reflétant les caractéristiques morphologiques de l'échantillon (Figure 29).

D'autres combinaisons de principes de la microscopie électronique ont permis aussi de mettre au point le microscope électronique de réflexion (technique de diffraction, d'imagerie et de spectroscopie), le MET et MEB, le microscope à tunnelisation et à balayage (balayage et projection des atomes et des molécules à la surface des échantillons sous forme d'images 3D).

3.2 Chromatographie

La chromatographie est une technique biophysique importante qui permet la séparation, l'identification et la purification des composants d'un mélange pour une analyse qualitative et quantitative. Elle consiste en trois composants : **phase stationnaire** (solide ou couche liquide adsorbée sur un support solide), **phase mobile** (liquide ou gaz) et molécules séparées. Si la phase mobile est liquide, elle est appelée chromatographie liquide (CL), utilisée en particulier pour les échantillons thermiquement instables et non volatils ; si elle est

gazeuse, elle est appelée chromatographie en phase gazeuse (CG), appliquée aux gaz et aux mélanges de liquides volatils et de matières solides.

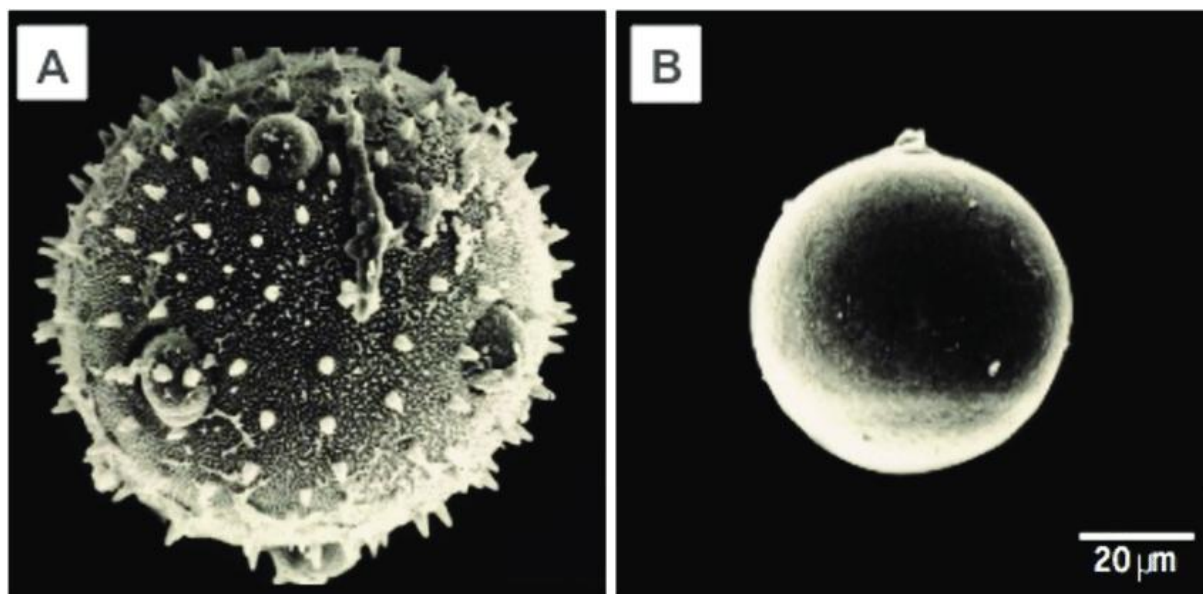


Figure 29. Grains de pollen d'espèces entomophiles (courgette, **A**) et anémophiles (maïs, **B**)
MEB [24]

Selon la nature des phases utilisées et le principe mis en jeu, plusieurs types de chromatographies peuvent être distingués, à savoir la chromatographie sur colonne (Figure 30), échangeuse d'ions (Figure 31), d'affinité (Figure 32), d'interaction hydrophobe...Le type d'interaction entre la phase stationnaire, la phase mobile et les substances contenues dans le mélange conditionne l'efficacité de séparation des molécules les unes des autres. Les méthodes de chromatographie basées sur la partition sont très efficaces pour la séparation et l'identification de petites molécules telles que les acides aminés, les glucides et les acides gras. Cependant, les chromatographies d'affinité et d'échange d'ions sont plus efficaces dans la séparation des macromolécules comme les acides nucléiques et les protéines.

Les protéines peuvent ainsi être purifiées en fonction de caractéristiques telles la taille et la forme, la charge totale, les groupes hydrophobes présents à la surface et la capacité de liaison avec la phase stationnaire. Sur une colonne (phase stationnaire), l'échantillon à séparer d'abord, puis le tampon de lavage (phase mobile) sont appliqués. Leur écoulement à travers le matériau intérieur de la colonne posé sur un support en fibre de verre est assuré. Les échantillons sont accumulés au fond de l'appareil de manière dépendante du temps et du volume.

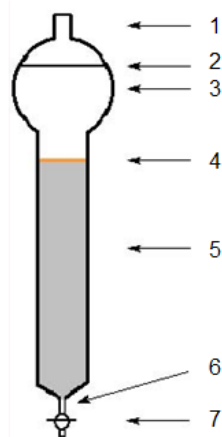


Figure 30. Chromatographie sur colonne

1, joint de verre dépoli ; 2, niveau de solvant ; 3, ampoule de solvant ; 4, sable (pour protéger la surface du gel de silice) ; 5, colonne (gel de silice) ; 6, coton (pour empêcher le gel de silice de s'échapper) ; 7, robinet [25 modifiée]

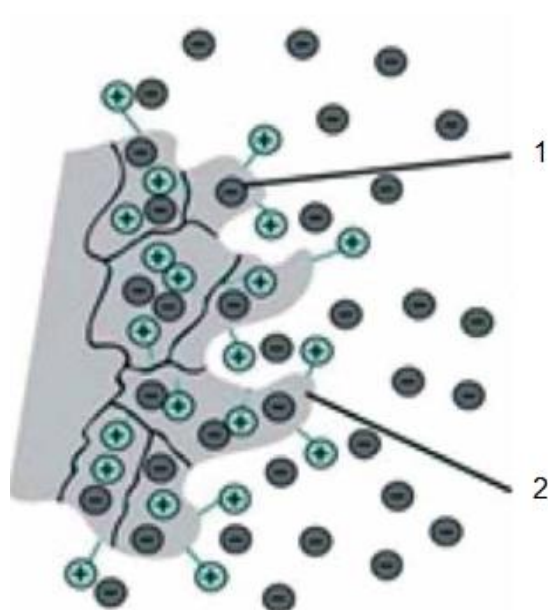


Figure 31. Chromatographie échangeuse d'ions

1, les cations se lient à la phase stationnaire ; 2, résine échangeuse d'anions [26 modifiée]



Figure 32. Chromatographie d'affinité [26]

3.3 Electrophorèse

L'électrophorèse est une technique de laboratoire permettant la séparation des molécules d'ADN, d'ARN ou de protéines en fonction de leur taille et de leur charge électrique. Elle consiste en une séparation de particules chargées (ions) sous l'influence d'un champ électrique. Un système électrophorétique est composé principalement d'**électrodes** (anode et cathode), d'une **matrice** (gel ou autre) et d'un **électrolyte** (milieu conducteur). La réalisation de l'électrophorèse dépend d'un certain nombre de paramètres tels la tension et la puissance du courant électrique, la force ionique, le pH, la viscosité de la matrice, la température...

Soumises à un courant électrique, les molécules, ayant nécessairement une charge, se déplacent à travers la matrice qui sert de support de migration. Les petites molécules migrent plus rapidement que les grosses molécules. Pour déterminer la taille des molécules dans un échantillon, des étalons de tailles connues sont séparés sur la même matrice puis comparés à l'échantillon (Figure 33).

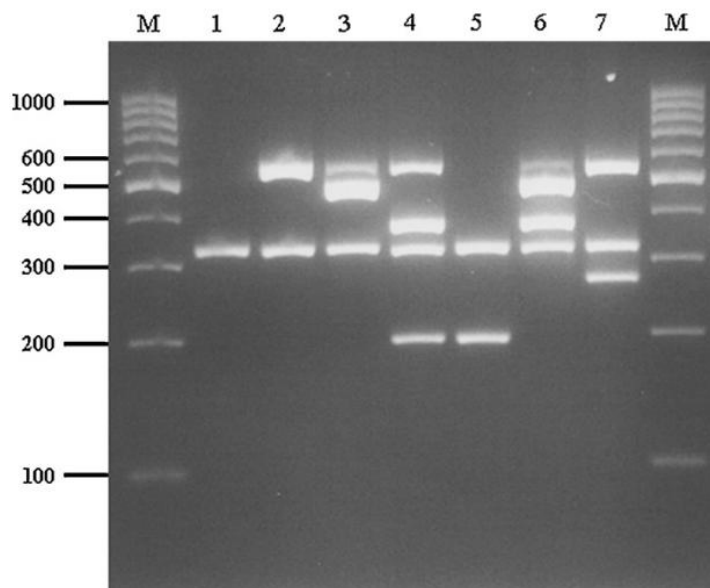


Figure 33. Électrophorèse sur gel d'agarose (3%) de produits PCR multiplex obtenus avec différents types de toxines (1-7) de *Clostridium perfringens*
M; marqueur de taille (pb)
[27 modifiée]

Les groupes phosphate dans la structure de l'ADN et de l'ARN confèrent de manière assez fiable à ces macromolécules la nature de **polyanions**. A pH neutre ou alcalin, ces derniers migrent vers l'électrode chargée positivement (anode). Toutefois, les protéines sont des **ampholytes** (portant à la fois les fonctions acide et base). Elles portent à la fois des groupes positifs et négatifs, et la charge résultante de la protéine est positive ou négative selon le pH du milieu (tampon électrophorétique). La majorité des protéines animales naturelles ont un point isoélectrique dans la gamme faiblement acide (pH de 5 à 6). A environ 8.5, légèrement alcalin, les protéines sont des polyanions et migrent alors de la cathode vers l'anode.

4 Paroi cellulaire

La paroi cellulaire se trouve chez les plantes et certains procaryotes, algues, moisissures visqueuses, moisissures aquatiques et champignons. Elle fournit à la cellule vivante une protection mécanique et un environnement chimiquement tamponné, permet la circulation et la distribution de l'eau, des minéraux et d'autres petites molécules nutritives, stocke des molécules régulatrices détectant la présence de microbes pathogènes...

La paroi cellulaire végétale, paroi pectocellulosique, paroi cellulosique ou paroi squelettique recouvre la membrane plasmique et est principalement composée de cellulose, hémicellulose, pectine, glycoprotéines riches en hydroxyproline, enzymes, lignine et/ou subérine. Les parois cellulaires des algues sont similaires à celles des plantes et beaucoup contiennent des polysaccharides (cellulose et glycoprotéines) spécifiques. La présence de certains polysaccharides sert pour la taxonomie des algues. Les diatomées forment leurs parois cellulaires en utilisant de la silice, en particulier l'acide orthosilicique.

A l'opposé des plantes et des algues, les parois cellulaires fongiques contiennent du glucosamine et de la chitine et manquent entièrement de cellulose. Les parois cellulaires bactériennes sont caractérisées par la présence de peptidoglycane, alors absent chez celles d'Archaea, formées de composés peptidiques, de saccharides et/ou une glycoprotéine. Il existe deux types différents de paroi cellulaire chez les bactéries, Gram positif et Gram négatif (Figure 34).

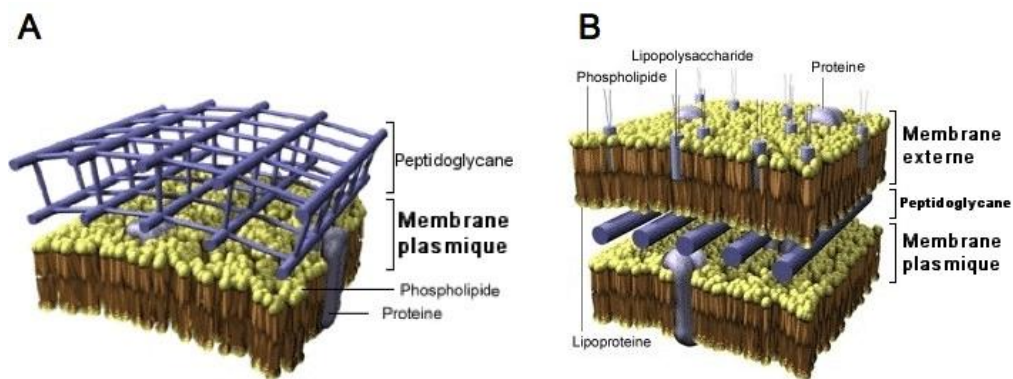


Figure 34. Structure de la paroi des bactéries gram positives (A) et gram négatives (B) [28]

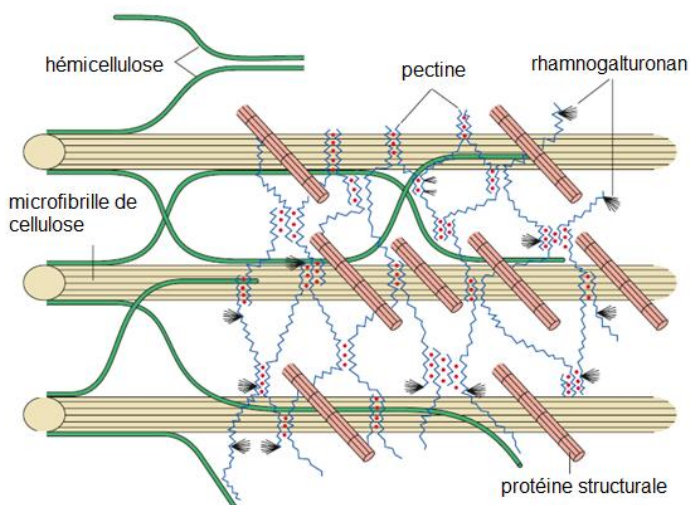


Figure 35. Structure moléculaire de la paroi cellulaire primaire
Liaisons via des ions Ca^{2+} en rouge [30 modifiée]

Toutes les parois cellulaires sont constituées de deux couches, la **lamelle médiane** et la **paroi cellulaire primaire** (Figure 35) ; une couche supplémentaire, dite **paroi secondaire**, est générée par de nombreuses cellules (Figure 36). Très riche en pectine, la lamelle médiane sert de jonction entre les parois primaires des cellules adjacentes. A base de cellulose, la paroi primaire est une couche mince, flexible et extensible, qui se forme lors de la croissance cellulaire. Les parois primaires minces jouent un rôle structural de soutien par pression de turgescence contre la paroi cellulaire, lorsque les vacuoles à l'intérieur de la cellule sont remplies d'eau.

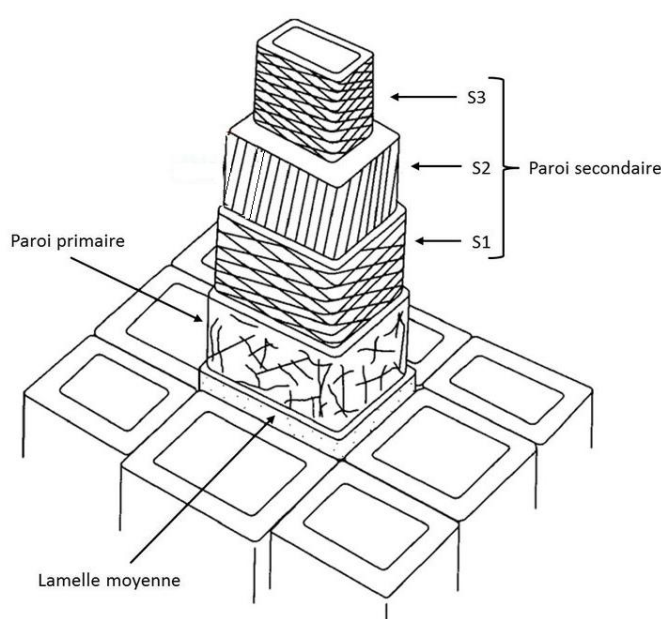


Figure 36. Différentes couches de la paroi cellulaire
[29 modifiée]

La paroi cellulaire secondaire est une couche épaisse formée à l'intérieur de la paroi cellulaire primaire après la croissance de la cellule. Elle se compose principalement de cellulose, polysaccharides, lignine et glycoprotéine. Parfois, trois couches peuvent être distinguées (S1, S2 et S3 ; Figure 36) ; la direction des microfibrilles de cellulose et la teneur en lignine diffèrent d'une couche à l'autre.

La paroi cellulaire est traversée par des **plasmodesmes**, canaux permettant une communication moléculaire directe (passage de sels, sucres et acides aminés) entre les cellules végétales adjacentes. Les réticula endoplasmiques de ces dernières sont reliés par un mince tube membraneux au milieu des plasmodesmes (Figure 37). Des oligosaccharides spécifiques de la paroi cellulaire assurent aussi des fonctions de régulation dans la cellule végétale, à savoir l'induction à produire des antibiotiques, la croissance des racines, la formation de tiges et la production de fleurs.

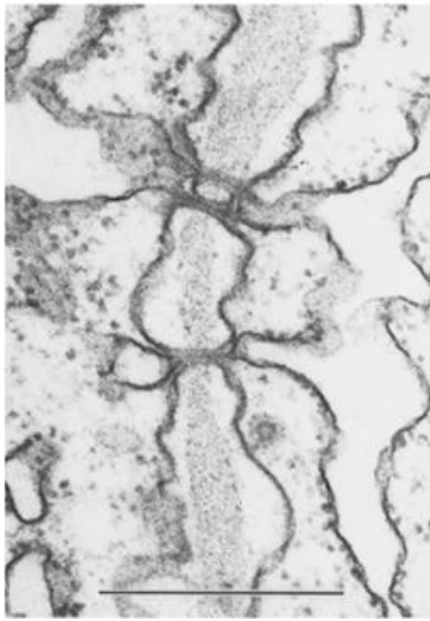


Figure 37. Plasmodemes avec contact de réticula endoplasmiques dans la paroi entre les cellules calleuses de *Vicia faba*
Barre, 0.5 μm [30 modifiée]

5 Membrane plasmique

La membrane plasmique, dite aussi membrane cellulaire, membrane cytoplasmique ou plasmalemm, est une membrane biologique de très faible épaisseur (75-90 Å) qui délimite la cellule. Elle a une structure similaire aux membranes des organites cellulaires et du système endomembranaire de la cellule.

Elle assure des échanges sélectifs de composés minéraux, organiques ou de particules de grande taille avec le milieu extracellulaire en mettant en jeu des protéiques transmembranaires, et sert de support de nombreuses activités catalytiques particulièrement dans les cellules photo-autotrophes et les membranes mitochondriales internes. La communication de la cellule s'effectue aussi *via* la membrane plasmique en impliquant des protéines en tant que récepteurs de signaux extérieurs que la cellule traduit en une réponse physiologique spécifique.

5.1 Structure dynamique

Observée au microscope électronique, la membrane plasmique montre deux feuillets sombres, formant la **bicouche phospholipidique** visqueuse, séparées par un feuillet clair (Figure 38). Chaque molécule de phospholipide comprend une “tête” hydrophile (groupement phosphate) tournée vers l'extérieur et une “queue” (chaîne hydrocarbonée de glycérol et acides gras) hydrophobe tournée vers l'intérieur. Ces deux couches sont liées entre elles par des liaisons faibles entre les queues des molécules de lipides. Chez les archaebactéries hyper-

thermophiles, les deux couches de lipides sont soudées par des liaisons fortes. Elles ne forment ainsi qu'une seule couche lipidique plus rigide (Figure 39).

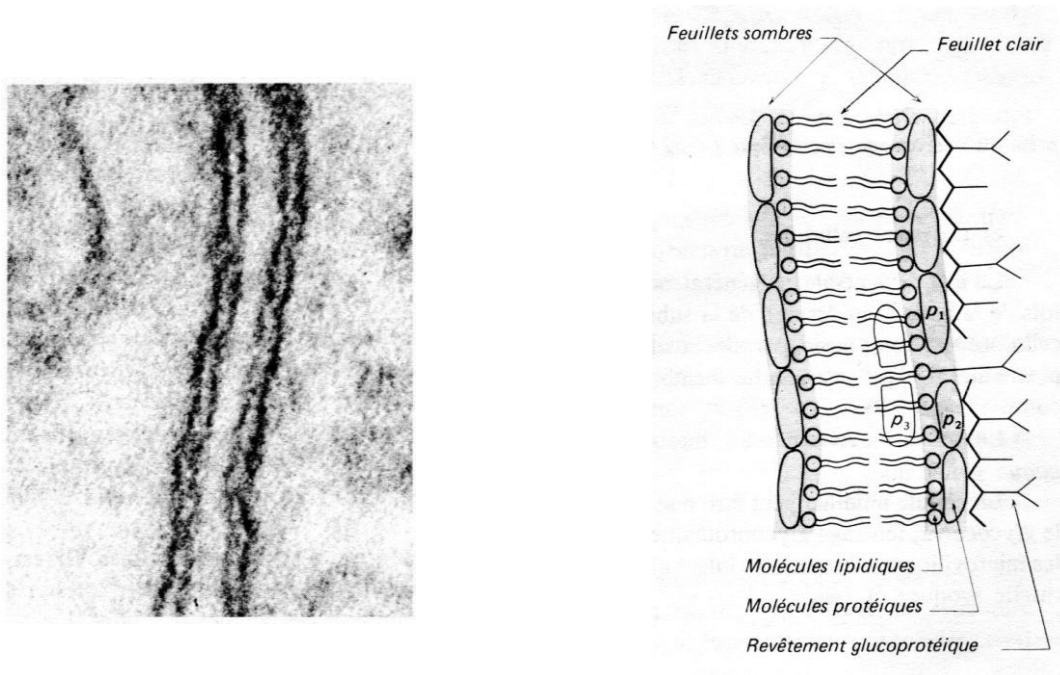


Figure 38. Membrane plasmique

A gauche, deux membranes vues au microscope électronique (260 000x) ; une mince couche de substance interstitielle les sépare

A droite, structure moléculaire schématique ; p_1 , protéine de structure ou enzyme ; p_2 , récepteur sensible à l'action d'une substance spécifique (hormone, neurotransmetteur, médicament...) ; p_3 , délimite et contrôle un "tunnel ionique" responsable de la perméabilité membranaire [3]

La bicouche lipidique est entrecoupée de protéines membranaires portant du côté extracellulaire des chaînes ramifiées ou non de glycanes, formant des glycoprotéines (Figure 40). Les chaînes glycanes peuvent s'associer avec des macromolécules de lipides, donnant des glycolipides tournés vers l'extérieur. Du côté cytoplasmique, les lipides et les protéines ne sont pas glycosylés.

La répartition inégale des lipides entre les deux monocouches de la membrane plasmique, exception faite pour le cholestérol, et l'arrangement irrégulier des protéines confèrent au système membranaire une double asymétrie, structurale et de la charge globale de chaque feuillet. D'autant plus, les lipides et les protéines ont l'habilité de se déplacer latéralement dans le plan de la bicouche membranaire. La rotation des lipides dans la membrane et leur basculement d'un feuillet membranaire à l'autre (phénomène dit de *flip-flop*) sont possibles.

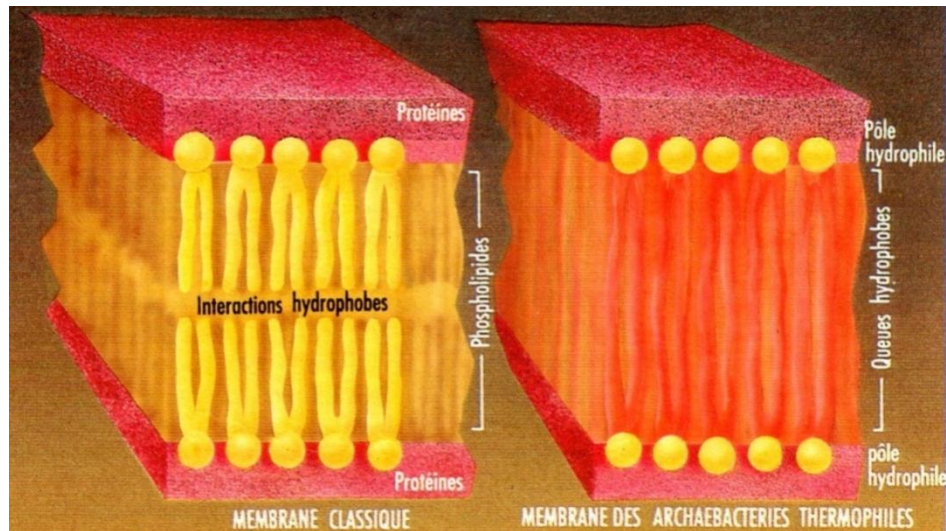


Figure 39. Membranes cellulaires classique (à gauche) et d'archaebactéries thermophiles (à droite) [32]

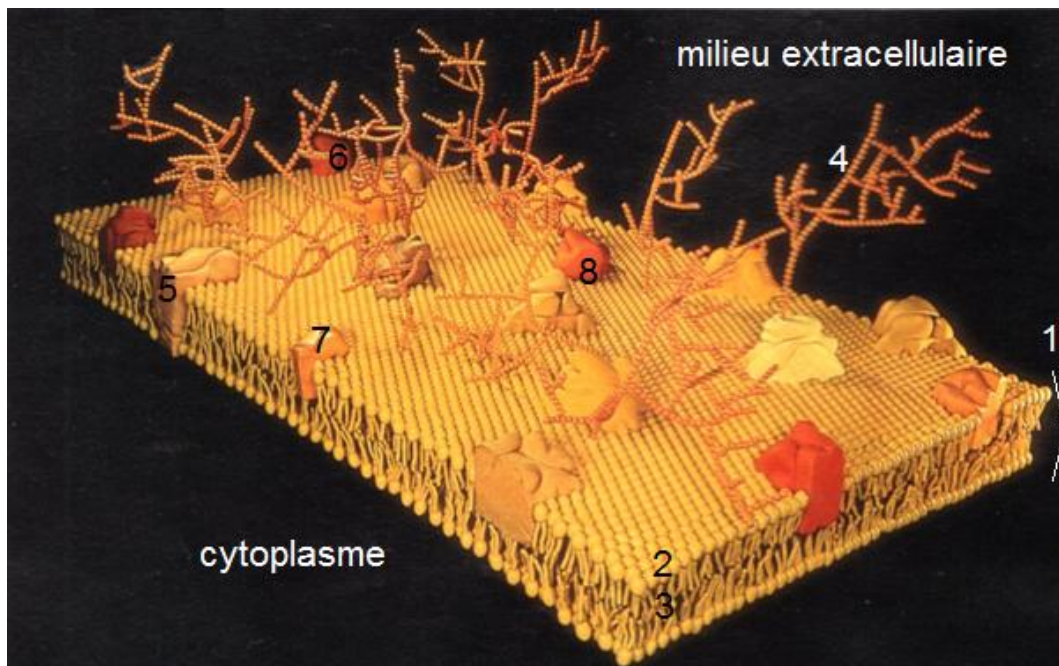


Figure 40. Image synthétique de la membrane cellulaire
 1, bicouche phospholipidique ; 2, têtes hydrophiles ; 3, chaînes hydrophobes ; 4, glycoprotéine ; 5, protéine transmembranaire ; 6, protéine canal de transport ; 7, protéine périphérique ; 8, protéine de surface [31 modifiée]

L'asymétrie membranaire est plus prononcée chez les glucides (glycolipides et glycoprotéines) dans la mesure où ils forment une matrice du côté extracellulaire ou tournée vers l'intérieur des organites cellulaires, formant le **glycolemme** ou **glycocalyx**. Cette mobilité de composantes de la membrane plasmique conditionne sa fluidité et dépend d'un certain nombre de facteurs, dont la température, leur taux respectifs et celui du cholestérol, la longueur des chaînes carbonées des acides gras et leur saturation...

5.2 Composants majeurs

Excepté le cholestérol se trouvant dans des cellules animales, les membranes biologiques contiennent une phase lipidique constituée d'un nombre relativement limité de phospholipides et de glycolipides. Il existe deux types de phospholipides, les sphingophospholipides constitués avec de la sphingosine (sérine + acide gras), un acide gras, un phosphate et un alcool azoté, et les glycérophospholipides formés de deux acides gras, une molécule de glycérol-3-phosphate et un alcool azoté. Le cholestérol est composé d'un noyau stéroïde (quatre cycles carbonés) hydrophobe portant un groupe alcool hydrophile. Il constitue de 30 à 45% des lipides membranaires.

Les constituants protéiques (protéines et glycoprotéiques) représentent environ 60% de la membrane plasmique et ont une diversité de structure à l'origine d'un certain nombre de fonctionnalités spécifiques de la cellule. Enchâssées ou non dans la bicouche lipidique, les protéines membranaires assurent plusieurs fonctions, dont des échanges intercellulaires, l'accrochage des cellules, la reconnaissance de substances diverses... (Figure 38, Figure 40). Les protéines transmembranaires sont stables, tandis que les protéines superficielles, intra- ou extracellulaires dépendent de liaisons hydrogènes, pouvant être défaits en fonction du milieu environnant.

Les glucides membranaires sont portés par les lipides (glycolipides) ou les protéines (glycoprotéines). Les glycoprotéines (Figure 40), majoritairement présentes dans la membrane plasmique, sont des protéines portant un ou plusieurs groupements oligosides, correspondant à des hétérosides fixés à la chaîne polypeptidique par des liaisons N-glycosidiques ou O-glycosidiques selon la nature de l'acide aminé (aa) impliqué. Les glycolipides sont des associations de simples hexoses ou d'oligosaccharides avec des fonctions hydroxyles de glycéroglycolipides ou de sphingolipides.

5.3 Perméabilité membranaire

La perméabilité de la membrane biologique aux molécules dissoutes dépend de leur lipo-solubilité, leur taille, leur charge électrique... Toutefois, la membrane cellulaire présente une barrière à la diffusion des ions et des molécules à masse moléculaire supérieure à 150 Da. Il existe trois types de pores protéiques intra-membranaires qui assurent le passage sélectif de ces molécules de grandes tailles :

- ✓ **Transporteurs actifs primaires**, appelés aussi pompes, correspondant à des enzymes qui utilisent l'énergie provenant de l'ATP et de la lumière pour faire traverser la

membrane à des ions (en général des cations) et des solutés contre des gradients de concentration de part et d'autres des compartiments limités par la membrane, pouvant augmenter 100 000 fois.

- ✓ **Transporteurs secondaires**, dits aussi facilitateurs, fournissant des voies de transfert passif des solutés à travers les membranes le long de leurs propres gradients de concentration d'un compartiment à concentration élevée à un compartiment à faible concentration. Chaque modification conformationnelle d'une protéine transporteur déplace un nombre limité de solutés à travers la membrane. Ils peuvent mobiliser des substrats contre leur gradient de concentration si cette mobilisation est couplée au transport d'un autre soluté le long d'un gradient électrochimique (pompes).
- ✓ **Transporteurs passifs**, ou canaux, sont des pores présentant une spécificité ionique qui s'ouvrent et se ferment de façon transitoire sous l'action d'un mécanisme de régulation, ou des pores ouvertes de façon constante ou constitutive.

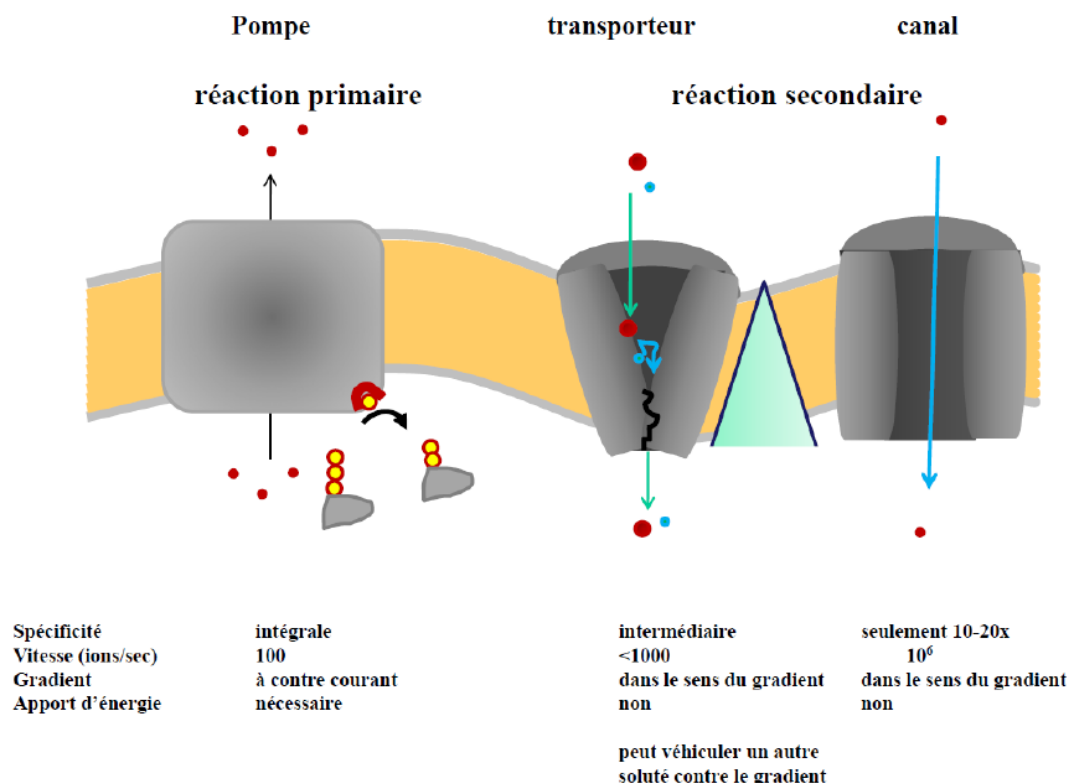


Figure 41. Types et caractéristiques de pores protéiques intra-membranaires [34]

L'énergie nécessaire pour les transports passifs, ayant pour origine une "force" physique extérieure (différences de concentration, de pression hydrostatique ou de potentiel électrochimique), est fournie par un mécanisme non-membranaire. Tandis que l'énergie

nécessaire pour les transports actifs est fournie par un mécanisme membranaire. Les modifications conformationnelles des transporteurs et des pompes limitent énormément le débit de migration de chaque ion. Le passage de l'eau et des ions à travers les membranes cellulaires est assuré par certains canaux fonctionnant conjointement avec les pompes et les transporteurs membranaires.

Ainsi, la perméabilité des membranes biologiques aux molécules d'eau est assurée par les **aquaporines** (Figure 42), correspondant à des pores formés de petites protéines membranaires, en réponse active aux gradients osmotiques. Vu l'ouverture étroite des aquaporines, leur densité est très haute au niveau de la surface des cellules. Par interactions stériques et électroniques, le passage sélectif des molécules d'eau est facilité. Il est à signaler qu'il existe des types d'aquaporines qui peuvent transporter alternativement des molécules hydrophobes telles que le glycérol, voire impliquées dans le transport des gaz, des ions et d'autres solutés, dans l'adhésion intercellulaire et l'interaction des protéines extracellulaires.

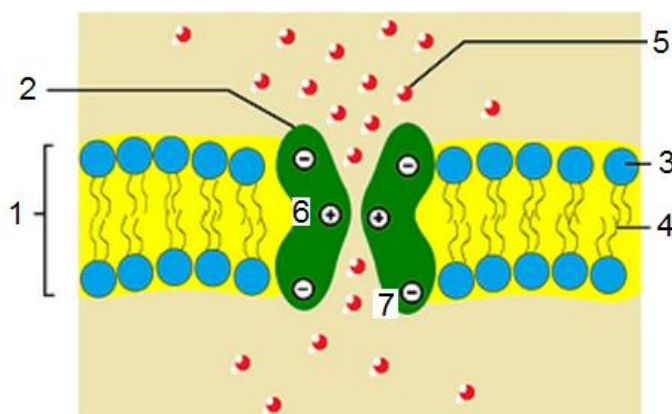


Figure 42. Aquaporine
1, membrane plasmique ; **2**, monomère d'aquaporine ; **3**, têtes hydrophiles ; **4**, queues hydrophobes ; **5**, molécule d'eau ; **6**, charge positive de l'arginine faisant basculer l'orientation de la molécule d'eau ; **7**, charge négative [33 modifiée]

5.4 Endocytose et exocytose

L'endocytose et l'exocytose sont des voies d'échanges transmembranaires de substances (nutriments, toxines...) ne pouvant pas traverser librement le plasmalemm, en impliquant des **vésicules** (Figure 43). Une vésicule est un petit organe creux en forme de sac, formée à base de composants de la membrane cellulaire et ayant un rôle de stockage et de transport des substances dans la cellule. L'endocytose et l'exocytose correspondent au transport de vésicules vers l'intérieur et l'extérieur de la cellule dans le même ordre.

Lors de l'exocytose, le contenu à faire sortir de la cellule se trouve dans une vésicule à l'intérieur de la cellule, qui après fusion avec la membrane cellulaire, s'ouvre dans le milieu extracellulaire (Figure 43, A). L'exocytose est plus abondante chez les cellules nerveuses,

permettant la libération des neurotransmetteurs dans la fente synaptique. Elle se produit aussi pour l'élimination de déchets et la libération d'hormones, enzymes...

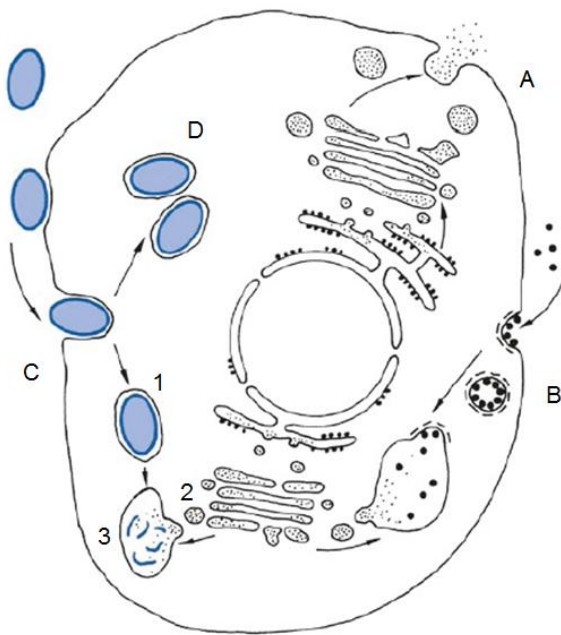


Figure 43. Echanges membranaires
A, exocytose ; **B**, endocytose ;
C, phagocytose ; **D**, endocytobiose.
1, phagosome ; **2**, lysosome primaire ;
3, vacuole digestive [30 modifiée]

L'endocytose correspond à une déformation de la membrane cellulaire du côté interne pour envelopper les substances à faire pénétrer dans la cellule sous forme de vésicules. Selon la nature du contenu à faire entrer dans la cellule et le mécanisme mis en jeu, deux types d'endocytose peuvent être distingués, la **phagocytose** et la **pinocytose**.

La phagocytose est connue chez les cellules mobiles comme les macrophages et les polynucléaires neutrophiles. Faisant partie du système de défense de la cellule, elle est déclenchée par un récepteur de reconnaissance et le contenu à faire entrer dans la cellule (grosse molécule, organite ou cellule) est fixé, englobé par des pseudopodes membranaires, fusionné et transporté dans le cytoplasme vers les **lysosomes** (Figure 43, C). Les **phagosomes**, vésicules formées à la suite de la phagocytose ou cellule proie, peuvent fusionner avec les **lysosomes primaires** (LI) pour former des **vacuoles digestives**, où le contenu vésiculaire est dégradé. Les cellules proie peuvent former des **endocytobioses** stables dans la cellule hôte en tant que symbiote ou parasite, pouvant se multiplier en son sein (Figure 43, D).

La pinocytose concerne certains solutés et liquides ne pouvant pas être absorbés par diffusion. Le contenu à faire entrer dans la cellule est enclavé dans une vésicule suite à une invagination qui se creuse dans la membrane cellulaire (Figure 43, B). Les voies de pinocytose diffèrent selon les protéines et les médiateurs impliqués, soient la pinocytose

indépendante de la clathrine, regroupant plusieurs voies impliquant des enzymes et protéines telles les cavéolines, la tyrosine kinase, les pinocytoses Arf6 ou flotilline dépendant... et la pinocytose dépendant de la clathrine (Figure 44). L'endocytose dépendante de la clathrine sert pour des fins d'assimilation (fer ou cholestérol) des cellules eucaryotes, ou de détoxification du milieu extracellulaire. Les protéines nouvellement internalisées par ces voies d'endocytose multiples, ayant atteint l'**endosome** précoce ou de tri, sont adressées vers la dégradation lysosomale ou vers la membrane plasmique pour recyclage.

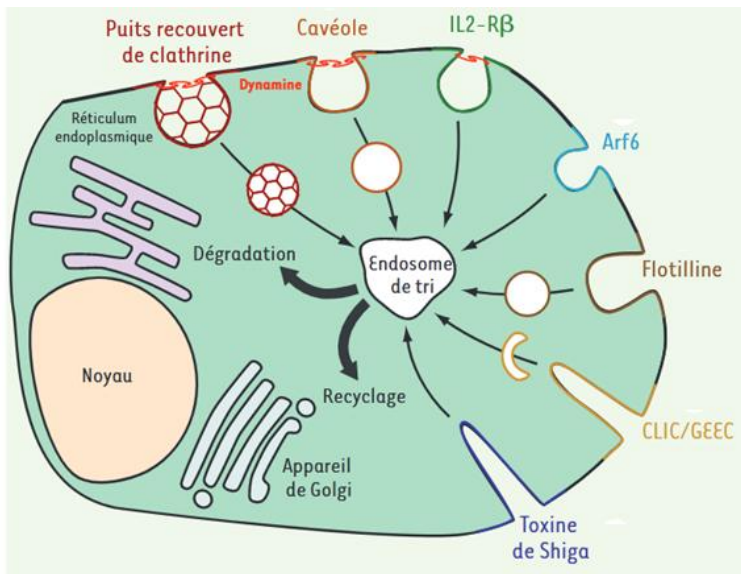


Figure 44. Voies de pinocytose [35 modifiée]

6 Hyaloplasme

Le hyaloplasme, dit aussi **cytosol(e)** ou **hydroplasme**, est la phase liquide du cytoplasme, correspondant à une substance visqueuse où baignent les organites cellulaires. Mais le terme “cytosol” est souvent réservé pour désigner l’hyaloplasme sans **cytosquelette** (système de microfilaments d'actine, de filaments intermédiaires et de microtubules). En d'autres termes, le cytoplasme des cellules eucaryotes est composé du cytosol, du cytosquelette et du **morphoplasme** (ensemble des organites cellulaires sans le noyau). L'ADN baigne dans le hyaloplasme chez les procaryotes, alors qu'il en est séparé par la membrane nucléaire chez les eucaryotes.

6.1 Cytosol(e)

6.1.1 Composition chimique

Ayant un pH plus ou moins neutre chez la cellule animale et légèrement acide dans la cellule végétale, le cytosol présente une viscosité 4 fois supérieure à celle de l'eau. Après

fixation, le cytosol apparaît granuleux en microscopie électronique, et ne contient que des substances solubles. Il comprend majoritairement de l'eau, en plus des ions inorganiques (K^+ , Na^+ , Cl^- , Mg^{2+} , Ca^{2+} ...), des gaz dissous (CO_2 , O_2 ...), des enzymes, catalysant un grand nombre de réactions chimiques entre la membrane nucléaire et la membrane cytoplasmique...

L'eau du cytosol est liée à la constitution de macromolécules, associée par liaison électrostatique aux groupes polaires de macromolécules ou libre. La majorité des molécules non protéiques dans le cytosol sont petites (masse moléculaire <300 Da) et interviennent dans le métabolisme cellulaire ou elles en sont les produits (métabolites). Les molécules de taille moyenne correspondent aux glucides, lipides, acides aminés, nucléotides et métabolites divers. On y trouve aussi des macromolécules hydrosolubles telles les protéines, polysaccharides, glycoprotéines, acides nucléiques...

6.1.2 Fonctions physiologiques

Le cytosol présente des rôles physiologiques vitaux pour la cellule en termes de réserves de matériaux et d'énergie, de régulation des conditions métaboliques ... Il régule le pH intra- et extracellulaire du fait de la grande quantité d'eau et d'ions disponibles, et constitue une réserve de macromolécules nécessaires à la construction des édifices macromoléculaires. Il comporte des particules de glycogène et d'inclusions lipidiques, dépourvues de membrane, en tant que formes de stock respectives de sucres et de lipides polymérisés (glycogène et triglycérides en particulier). Il permet aussi la transmission des signaux reçus par la membrane plasmique vers les organites cellulaires, dont le noyau.

Le cytosol est aussi le site de synthèse et de transit des molécules structurales de la cellule et des substances sécrétées. En fonction de l'état physiologique de la cellule, il intervient dans l'anabolisme et le catabolisme des glucides (exemple de dépolymérisation du glycogène en oses, dégradés à leur tour dans une chaîne de réactions enzymatiques), des acides aminés, des acides gras et des nucléotides. Il est le lieu de la glycolyse, série de dix réactions d'oxydoréduction catalysées chacune par une enzyme spécifique en milieu anaérobie, qui transforme une molécule de glucose d'abord en deux trioses. Ces derniers sont ensuite oxydés en deux molécules d'acide pyruvique avec synthèse de deux molécules d'ATP et réduction de deux enzymes nicotinamide adénine dinucléotide (NAD) en $2 NADH + 2H^+$.

6.2 Cytosquelette

Sans équivalent chez les procaryotes, le cytosquelette ou "squelette cellulaire" des eucaryotes consiste en un réseau de filaments protéiques de trois types, **microfilaments**

d'actine, filaments intermédiaires (à base de kératine, vimentine...) et **microtubules** de tubuline (Figure 45). Il est impliqué dans l'architecture (soutien de la membrane plasmique, forme globale de la cellule et positionnement correct des organites) et la motilité (déplacement intracellulaire d'organites et des chromosomes en division, et déplacement de cellules isolées) de la cellule. Faute de cytosquelette, les mouvements intracellulaires et les processus d'endo- et d'exocytose sont alors absents dans les cellules procaryotes.

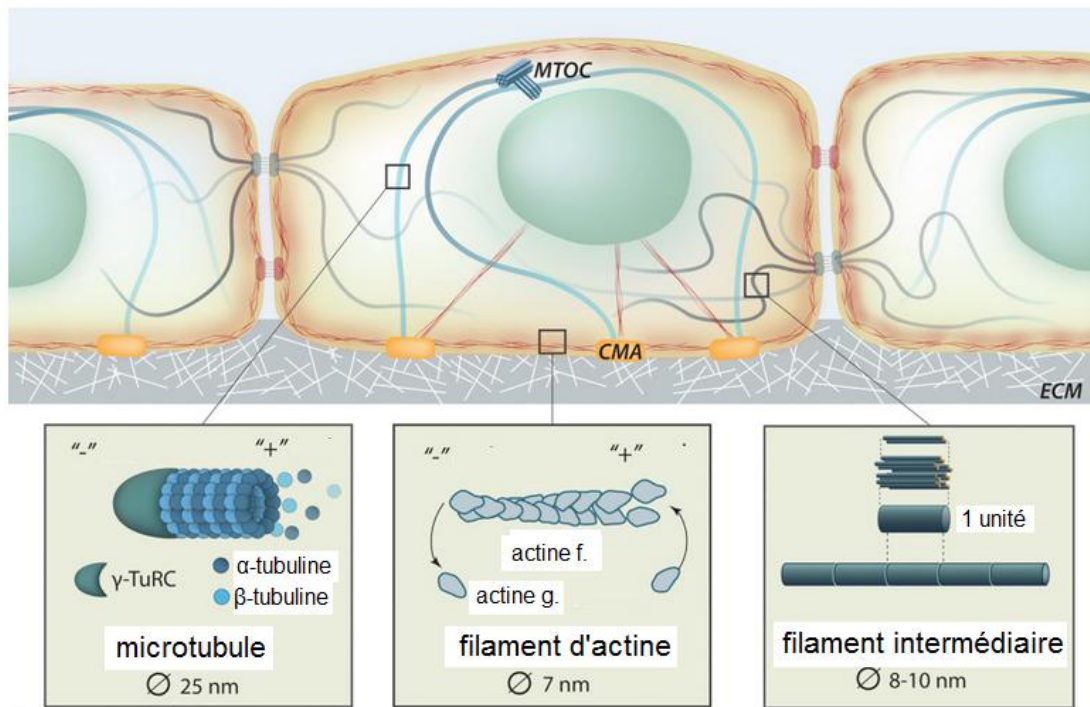


Figure 45. Composants principaux du cytosquelette : filaments d'actine (microfilaments), microtubules et filaments intermédiaires
actine f., actine filamenteuse ; **actine g.**, actine globuleuse (monomère) ; **CMA**, protéine de contrôle (Chaperone-mediated autophagy) ; **ECM**, matrice extracellulaire ; **MTOC**, centre organisateur de microtubules (centrosome) [36 modifiée]

6.2.1 Microtubules

Les microtubules sont les plus grands des trois types de fibres cytosquelettiques, avec un diamètre d'environ 25 nm. Un microtubule est composé de protéines de **tubuline** disposées pour former un tube creux en forme de paille, et chaque protéine de tubuline se compose de deux sous-unités, l' **α -tubuline** et la **β -tubuline** (Figure 25, Figure 45). Un protofilament, et par suite les microtubules, ont une structure polarisée c.-à-d. à deux extrémités structurellement différentes, l'une est constituée par une sous-unité α et l'autre par une sous-unité β . Les protofilaments se disposent parallèlement les uns aux autres, avec la même orientation, pour former les microtubules (Figure 46). Les protofilaments voisins sont légèrement décalés les uns par rapport aux autres. La vitesse de polymérisation in vitro des

microtubules est stimulée par le nucléoside triphosphate GTP. Les microtubules sont des structures dynamiques ; ils peuvent croître et rétrécir rapidement par l'ajout ou la suppression de protéines de tubuline.

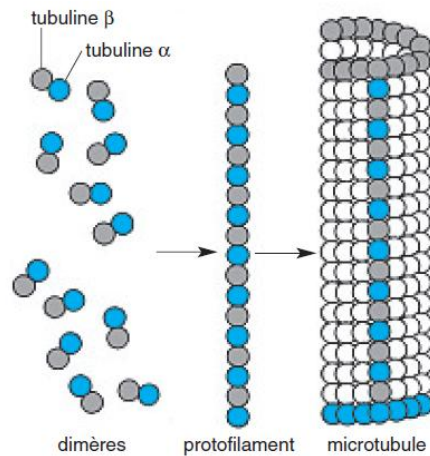


Figure 46. Organisation moléculaire des microtubules
[18]

Dans une cellule, les microtubules jouent un rôle structurel important, aidant la cellule à résister aux forces de compression, comme ils fournissent des rôles fonctionnels multiples, à savoir la constitution des pistes intracellulaires pour des protéines motrices, l'assemblage en une structure appelée fuseau permettant la séparation des chromosomes lors de la division cellulaire...

6.2.2 Microfilaments

Les microfilaments sont les plus étroits (diamètre d'environ 7 nm) des trois types de fibres protéiques du cytosquelette (Figure 45). L'**actine**, protéine globulaire connue depuis longtemps en tant que l'une des deux protéines majeures des fibres musculaires striées, est le constituant élémentaire des microfilaments, ressemblant à une double hélice à extrémités structurellement différentes. En solution, elle est capable de s'associer spontanément en de longs filaments de plusieurs centaines de monomères, dits l'actine F ou l'actine fibreuse.

Comme les microtubules, les filaments d'actine remplissent des rôles structurels et fonctionnels de la cellule. Dans la division cellulaire animale, un anneau composé d'actine et de myosine pince la cellule pour générer deux nouvelles cellules filles. Les filaments d'actine peuvent également servir d'autoroutes à l'intérieur de la cellule pour le transport de cargaisons, y compris des vésicules contenant des protéines et même des organites. Ils peuvent s'assembler et se désassembler rapidement, propriété leur permettant de jouer un rôle important dans la motilité cellulaire.

Un grand nombre de protéines peuvent s'associer aux microfilaments, modifiant ainsi leurs propriétés et leur conférant des fonctions diversifiées, à savoir la consolidation, la formation de faisceaux plus ou moins serrés, la réticulation ou le rassemblement (α -actinine, fimbrine, villine), la stabilisation en formant un manchon autour d'eux (tropomyosine), la fragmentation (gelsoline), le coiffage d'une extrémité en empêchant la polymérisation ou la dépolymérisation (vinculine), le glissement (myosine), l'accrochage aux membranes (taline), le transport de vésicules... (Figure 47).

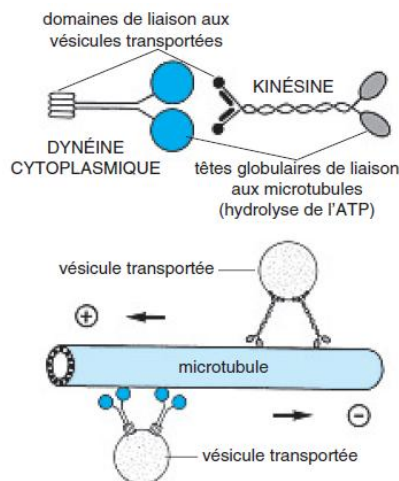


Figure 47. Moteurs moléculaires associés aux microtubules [18]

6.2.3 Filaments intermédiaires

Les filaments intermédiaires (diamètre moyen de 8 à 10 nm) sont spécifiques des cellules animales et composés de plusieurs brins de protéines fibreuses et non globulaires enroulées ensemble. Les monomères s'associent pour former des dimères, en respectant la même polarité. Dans les tétramères, les dimères sont légèrement décalés et leurs polarités sont opposées. Les tétramères de 70 nm de long, s'alignent parallèlement les uns aux autres, pour former des fibres de 10 nm de diamètre environ, contenant 8 câbles élémentaires de tétramères (Figure 48).

Les filaments intermédiaires sont disponibles dans un certain nombre de variétés différentes, chacune composée d'un type de protéine différent. Une protéine qui forme des filaments intermédiaires est la **kératine** (40-70 kDa), une protéine fibreuse spécifique des cellules épithéliales et des dérivés épidermiques (phanères : cheveux, ongles...). il importe aussi de citer à ce propos d'autres protéines telles la vimentine (55 kDa) spécifique des cellules d'origine mésenchymateuse (fibroblastes, adipocytes, cellules endothéliales), la desmine (53 kDa), spécifique des cellules musculaires lisses, cardiaques ou striées, les protéines des neurofilaments (70-210 kDa) spécifiques des neurones, la protéine dite

fibrillaire gliale acide (48 kDa) spécifique de certaines cellules gliales du système nerveux, et les lamines nucléaires (65- 70 kDa) dans la lamina du noyau de toutes les cellules animales.

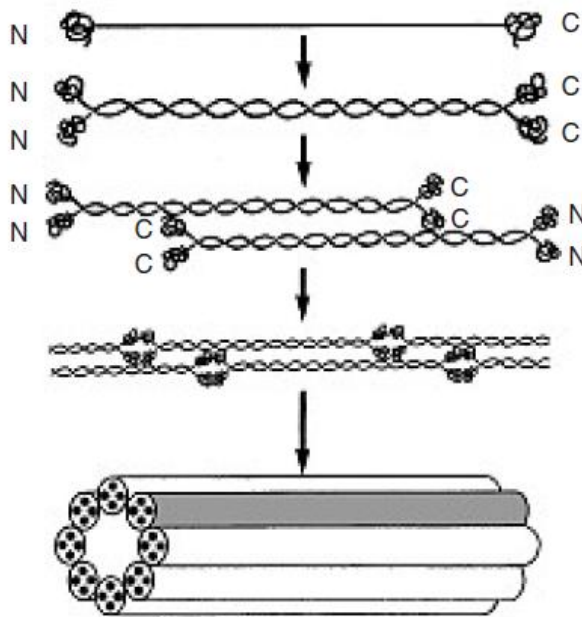


Figure 48. Organisation moléculaire des filaments intermédiaires
Les monomères sont des molécules fibreuses portant des extrémités N et C globulaires [18]

Contrairement aux filaments d'actine, qui peuvent se développer et se désassembler rapidement, les filaments intermédiaires sont chimiquement et structuralement très stables et ne présentent pas les aspects dynamiques. Leur autoassemblage ne nécessite aucun apport d'énergie chimique. Ils sont plus permanents et jouent un rôle essentiellement structurel dans la cellule. Ils sont spécialisés pour porter des tensions, le maintien de la forme de la cellule, et l'ancrage du noyau et d'autres organites en place.

6.2.4 Centrosomes, flagelles et cils

Les microtubules sont également des composants clés de trois structures cellulaires eucaryotes plus spécialisées : flagelles, cils et centrosomes. Les procaryotes ont également des flagelles, mais celles des eucaryotes ont le même rôle et une structure très différente.

Les **centrioles** sont des structures cylindriques d'environ 0.5 μm de long et 0.2 μm de diamètre, avec une symétrie caractéristique d'ordre 9 (Figure 49, Figure 50). Ils sont constitués de neuf triplets parallèles de courts microtubules, formés chacun de trois microtubules accolés parallèlement les uns aux autres et partageant deux à deux trois protofilaments (ponts tangentiels) ; seul le microtubule le plus interne est entier. L'assemblage particulier d'une paire de centrioles sous un nuage de matériel amorphe, dit matériel péricentriolaire, forme un centrosome ou centre cellulaire organisateur des microtubules.

Chez la cellule animale, il existe généralement deux centrioles toujours en position orthogonale près du noyau. Chez les végétaux, l'existence des centrioles est exceptionnelle.

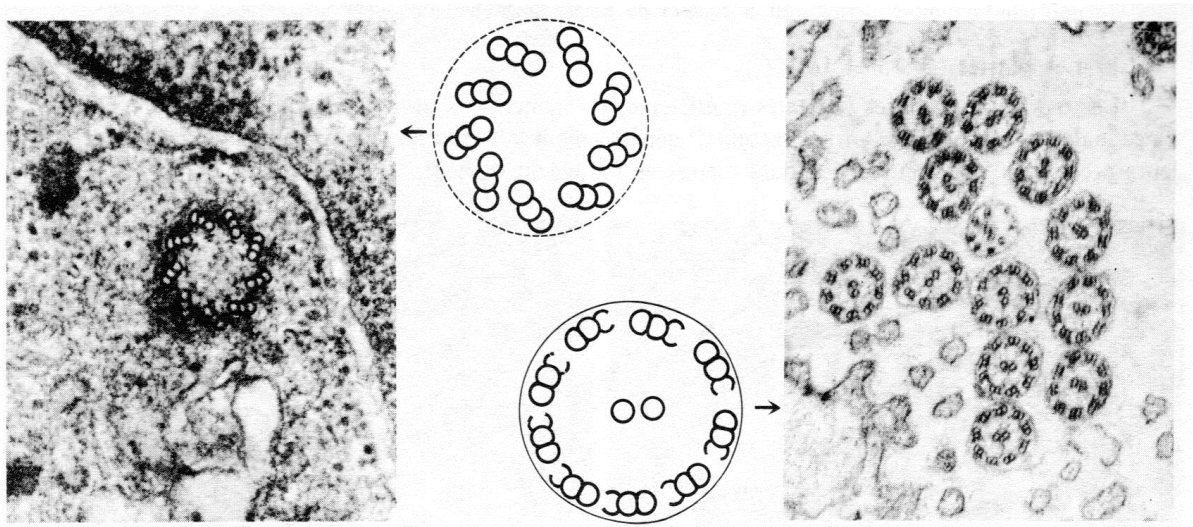


Figure 49. Centriole d'un leucocyte de poulet (60 000x) (à gauche) et cils d'une néphridie (organe sécréteur) de planaire (28 000x) (à droite)
[3]

Les cils ($0.25 \times 5-10 \mu\text{m}$) et les flagelles ($0.25 \times \text{jusqu'à } 200 \mu\text{m}$) sont de fines structures digitiformes, souples et mobiles, portées par la surface des cellules. Malgré leur différence de longueur et de nombre, les flagelles et les cils mobiles partagent un schéma structural commun. Dans la plupart des flagelles et des cils mobiles, il y a neuf paires de microtubules disposées en cercle, constituant l'**axonème**, ainsi que deux microtubules supplémentaires au centre de l'anneau (Figure 49, Figure 50).

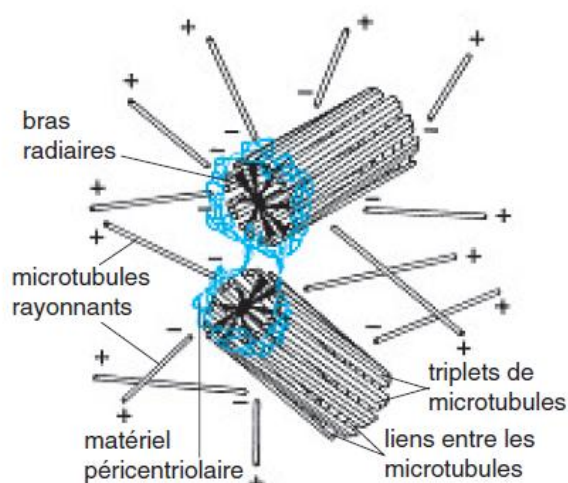


Figure 50. Centrioles

Les triplets ne sont pas parallèles à l'axe du cylindre, mais légèrement inclinés, ce qui donne une structure légèrement gauchie. Microscopie électronique 67 500x [18 modifiée]

Dans les flagelles et les cils mobiles, les protéines motrices appelées **dynéines** se déplacent le long des microtubules, générant une force qui fait battre le flagelle ou le cil. Les

connexions structurelles entre les paires de microtubules et la coordination du mouvement de la dynéine permettent des battements réguliers (Figure 51). À la base des cils et des flagelles se trouvent des corpuscules basaux ou **cinétosomes**, ayant une taille et une organisation très voisines de celles des centrioles, à base de microtubules.

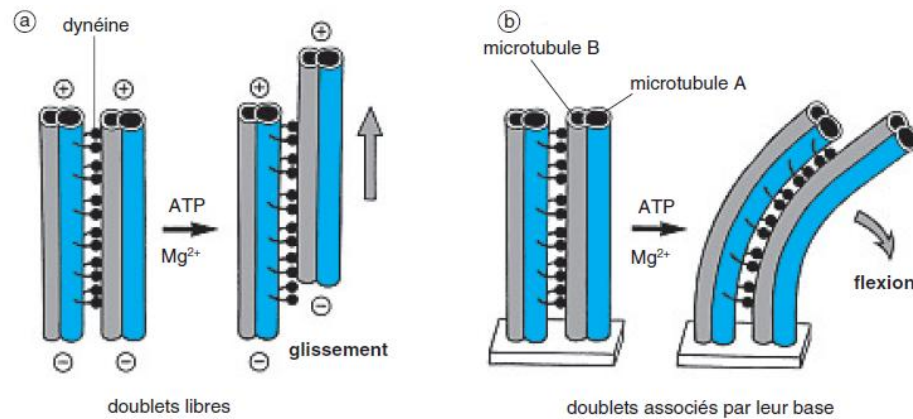


Figure 51. Principe de la courbure de l'axonème flagellaire *in vivo*

(a) glissement de deux doublets de microtubules adjacents, *in vitro* ; les têtes de dynéine se déplacent de l'extrémité (+) vers l'extrémité (-) grâce à l'hydrolyse de l'ATP. (b) courbure des deux doublets fixés par leur extrémité (-) au sein de l'axonème, *in vivo* ; le mouvement des têtes de dynéine provoque ici la flexion de l'ensemble [18]

7 Noyau cellulaire

Le noyau cellulaire est un organe à double membrane, d'environ 5 à 7 µm de taille, de forme variable, dynamique et largement compartimenté (Figure 52). Il comporte le matériel génétique sous forme de chromatine, où se déroulent des fonctions génomiques particulières, telles la réplication, la transcription, l'épissage et la réparation de l'ADN.

À côté des **cellules mononuclées**, il existe des cas où la cellule ne contient pas de noyau, dite **cellule anucléée** (hématie) ou comporte plus d'un noyau, appelée **cellule polynucléée** (cellule musculaire striée squelettique). Parfois des cellules à noyau polylobé sont qualifiées de **polynucléaires** (granulocytes). Selon les types cellulaires et leurs états de différenciation, le **rapport nucléocytoplasmique** (NC), en tant que rapport du volume nucléaire à celui du cytoplasme, est d'environ 1/4 ou 1/6. En cas d'hypertrophie nucléaire, le NC tend à augmenter ; il s'approche de l'unité chez les cellules cancéreuses.

7.1 Enveloppe nucléaire

Constitué majoritairement à base de protéines, l'enveloppe nucléaire (EN) est une double membrane hautement organisée et multifonctionnelle, qui sépare le matériel génétique de la cellule du cytoplasme environnant. Elle est composée d'une membrane nucléaire interne

(MNI) et d'une membrane nucléaire externe (MNE), avec un espace inter-membranaire ou péri-nucléaire d'environ 50 nm. La MNE est structurellement en continuité avec les membranes du réticulum endoplasmique rugueux ou granulaire (RER), l'une des composants du système endomembranaire de la cellule (Figure 52). La communication entre le nucléoplasme et le cytoplasme est assurée *via* des pores, couvrant environ le tiers de la membrane nucléaire (2 000 à 6 000 pores par noyau) ; Figure 53.

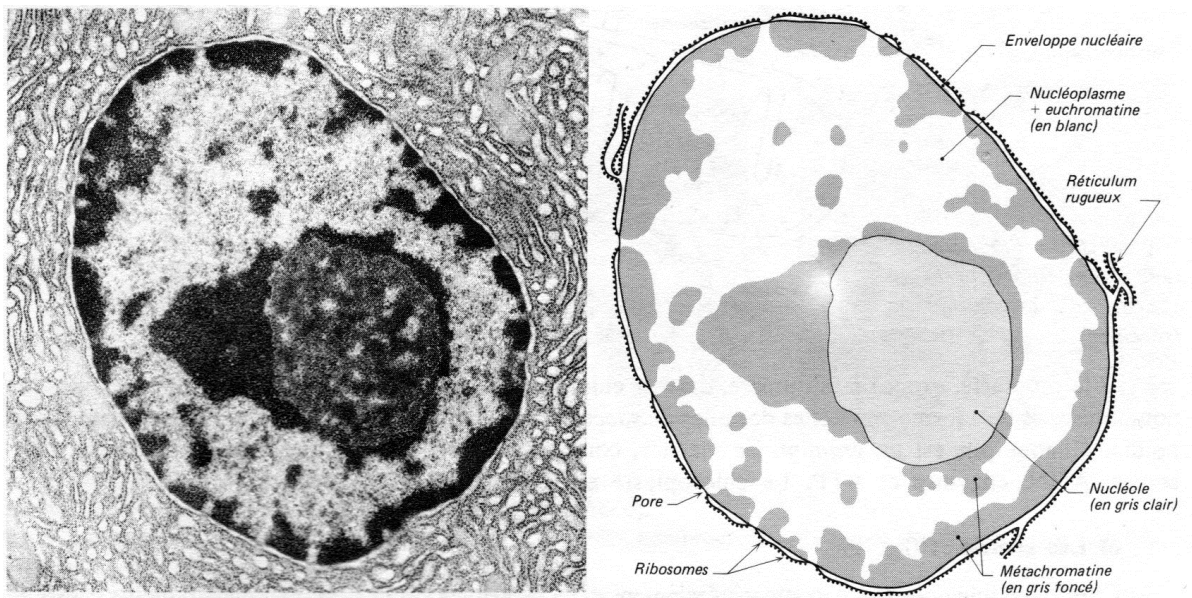


Figure 52. Noyau d'une cellule pancréatique de souris adulte (11 000x)
[3]

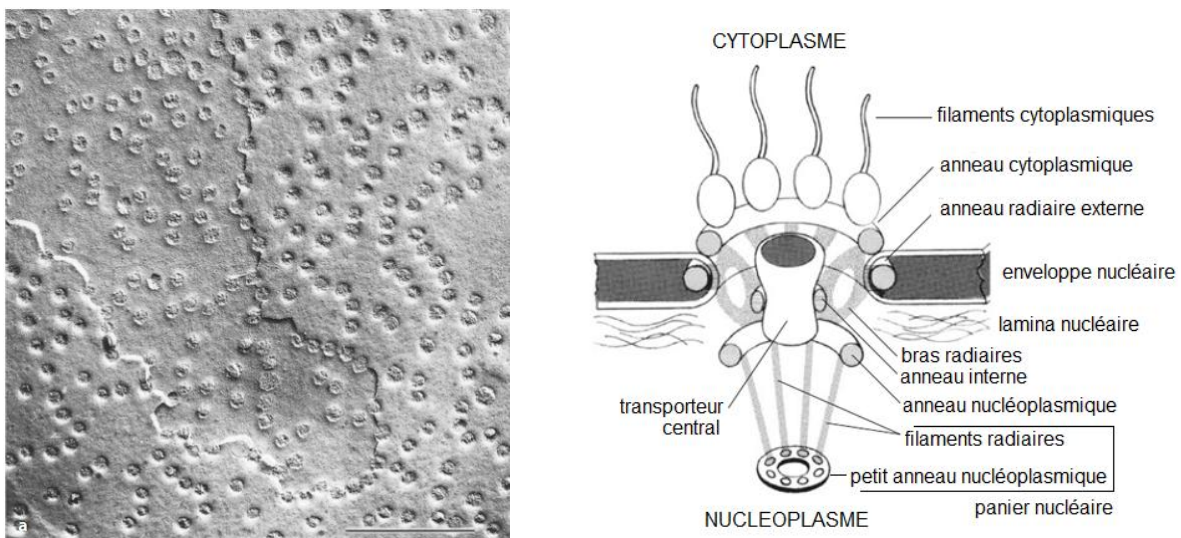


Figure 53. Complexes de pores de l'enveloppe nucléaire (noyau d'*Allium cepa*)
Enveloppe nucléaire (à gauche, barre d'échelle 1 μ m) ; Modèle de structure fine d'un complexe poreux (à droite)
[30 modifiée]

Le pore nucléaire correspond à une fusion des MNE et MNI, et consiste en une structure appelée **complexe poreux**, composé à son tour de sous-unités protéiques selon une symétrie d'ordre 8. Deux anneaux de taille identique encadrent le pore de part et d'autre de l'EN, et sont connectés au transporteur central par 8 bras radiaires. Du côté nucléoplasme, un panier nucléaire prolonge le complexe poreux et est formé d'un troisième anneau nucléoplasmique, à diamètre inférieur, et de filaments radiaires (Figure 53). Les zones entre les rayons sont scellées avec un matériau amorphe. L'anneau de rayon cytoplasmique porte huit particules à partir desquelles des filaments font saillie dans le cytoplasme.

La MNI est recouverte du côté nucléoplasmique d'une couche protéique de 10 à 20-80 nm d'épaisseur, appelée **lamina nucléaire** (Figure 53). Elle est constituée de filaments intermédiaires réticulés à base de trois protéines, dites **lamines nucléaires** : A (70 kDa), B (67 kDa) et C (60 kDa).

7.2 Nucléoplasme

Le nucléoplasme, dit parfois **centroplasma** ou **caryoplasme**, est une matrice gélatineuse, homogène et transparente, où baignent la chromatine et le nucléole. Il comporte la grande part de l'information génétique sous forme d'ADN bicaténaire, pouvant atteindre chez la cellule humaine environ 2 m de longueur, soient environ 5 cm de brin d'ADN par chromosome. Le nucléoplasme contient aussi des protéines, des enzymes, des ions et des formes de réserves lipidiques, glucidique, de nucléotides et d'énergie en relation avec la synthèse de l'ADN et de l'ARN.

7.3 Chromatine

La chromatine correspond à l'aspect du matériel génétique de la cellule hors division (Figure 54). Elle est formée principalement d'assemblages d'ADN, d'ARN et plus de 50% de protéines **histones** et non-histones. Il existe deux types de chromatine :

- ✓ l'**euchromatine**, formée de fibres de 11 nm de diamètre, moins condensée, claire et dispersée pendant l'interphase ;
- ✓ et l'**hétérochromatine** ou **métachromatine**, plus dense, très opaque aux électrons, et située à proximité de l'EN et en agrégats au centre du noyau (Figure 52).

Le **nucléosome** est l'unité structurale de base de la chromatine, lui donnant à fort grossissement un aspect granuleux. Il est constitué d'un ADN de 147 paires de bases azotées-

pb (ADN nucléosomal) enroulé autour d'un octamère de quatre histones centrales, H2A, H2B, H3 et H4 (Figure 55). Dans la structure primaire de la chromatine, les nucléosomes sont assemblés à la manière d'un "collier de perles" au moyen de connecteurs internucléosomiques associant l'ADN et l'histone H1. Les modifications (dont la méthylation, l'acétylation et la phosphorylation) et le positionnement des nucléosomes peuvent influencer les processus cellulaires comme la transcription, la réparation et la réplication de l'ADN.

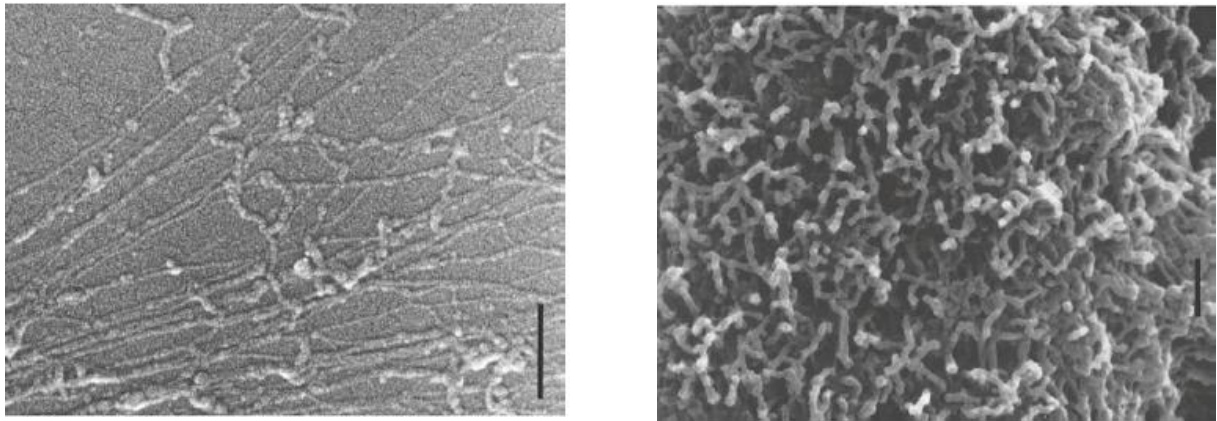


Figure 54. Chromatine isolée à partir de grains d'orge (*Hordeum vulgare*)

A gauche, chromatine après traitement à la protéinase K ; en plus de l'ADN nu, des nucléofilaments et des fibrilles de chromatine sont visibles. A droite, après un court traitement à la protéinase K, des fibrilles de chromatine apparaissent principalement sur un chromosome. (Échelles 0.2 μm.) [30 modifiée]

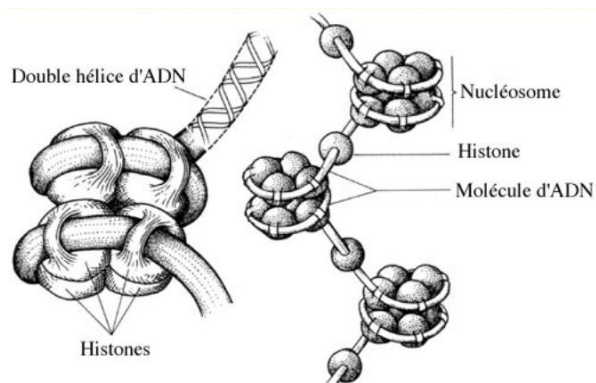


Figure 55. Unité structurale de la chromatine, nucléosome [37]

Un **chromosome** est une forme de concentration de matériel génétique lors de certaines phases de la division cellulaire, et regroupe deux **chromatides** identiques, dites chromatides sœurs (Figure 56). Les chromatides sont sous forme de chromatine, et n'apparaissent sous forme de chromosomes, à une seule ou deux chromatides, que lors des divisions cellulaires (mitose et méiose) avec une condensation maximale en métaphase. Chaque chromosome reste confiné à un sous-volume limité dans l'espace, appelé **territoire chromosomique**.

Les deux chromatides s'unissent au niveau de la constriction primaire du chromosome, ou **centromère**. Chaque chromatide est équipée aussi du **kinétochore** en tant que centre organisateur de microtubules, assurant le mouvement des chromosomes lors de la division cellulaire. Un nucléole interphasique, abritant les gènes ribosomiques, siège dans les constriction secondaires des chromosomes. Les régions extrêmes des chromosomes, ou télomères, sont des séquences d'ADN hautement répétitives et ne comportent pas de gènes, mais elles ont un rôle de stabilisation et de protection du patrimoine génétique.

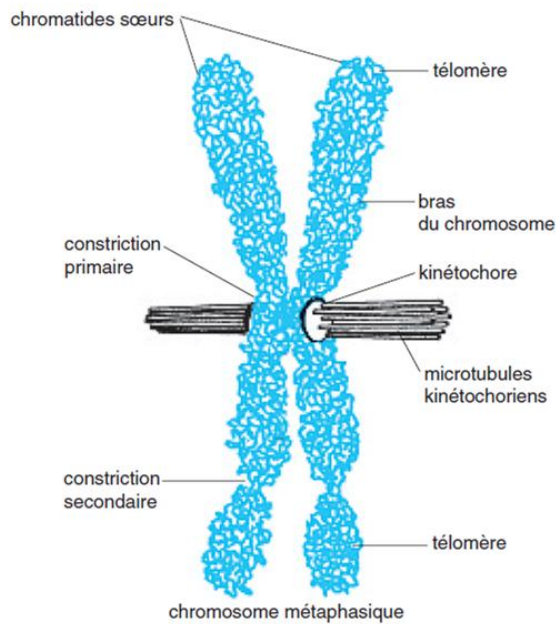


Figure 56. Schéma d'un chromosome montrant ses différents éléments constitutifs [18]

7.4 Nucléole

Le nucléole est une structure sous-nucléaire, de 1 à 2 μm de diamètre et formé de chromatine, condensée ou non, de protéines et d'**ARN ribosomiques** (ARNr) 18S et 28S. C'est le siège de synthèse des ARNr et d'assemblage des sous-unités ribosomiques, une petite de 40S (ARNr 18S + 33 protéines) et une grande de 60S (ARNr 28S, 5.8S et 5S + 49 protéines). Lors de la biogenèse des ribosomes (activation des gènes ribosomiques), le nucléole présente trois principaux composants majeurs visibles en microscopie électronique : centre fibrillaire, composant fibrillaire dense et composant granulaire (Figure 57). Les gènes ribosomiques sont regroupés dans des régions chromosomiques appelées **régions organisatrices du nucléole** (NOR).

Le nucléole, assemblé en fin de mitose, est actif pendant l'interphase et désassemblé en début de mitose. En effet, l'entourage immédiat du nucléole constitue un **compartiment périnucléolaire**, structuellement distinct et de forme irrégulière. C'est une structure

dynamique qui se désassemble pendant la mitose et se rassemble immédiatement après la télophase. Parfois l'EN ne se défait pas lors de la mitose (exemple de *Saccharomyces cerevisiae*), et par suite, le nucléole persiste pendant cette phase de division cellulaire.

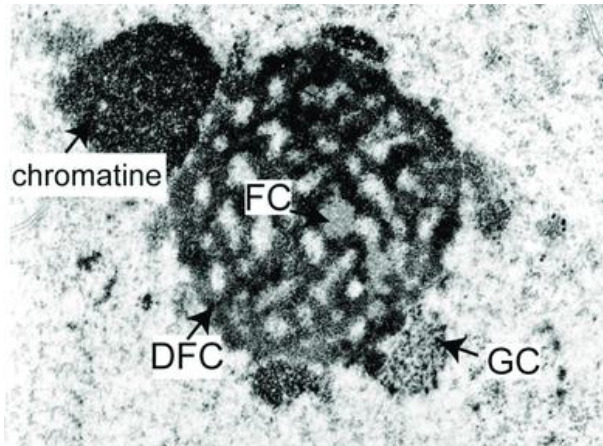


Figure 57. Ultrastructure du nucléole d'une cellule de Mammifère
Observé en microscopie électronique à transmission. DFC, composant fibrillaire dense ; FC, centre fibrillaire ; GC, composant granulaire [38 modifiée]

7.5 Expression génétique

Dite aussi l'expression des gènes ou expression génique, elle correspond à la traduction de l'**information héréditaire** au niveau d'un gène en des molécules, comme les protéines et les ARN, nécessaires pour le fonctionnement de la cellule. Les **gènes**, responsables de caractères phénotypiques ou fonctionnels, sont des enchainements de nucléotides, en tant qu'unités d'information héréditaire. Il est à signaler que la quantité d'ADN informatif est très peu importante par rapport à sa longueur totale, dû à la longueur des séquences intergéniques et des **introns** (Figure 58).

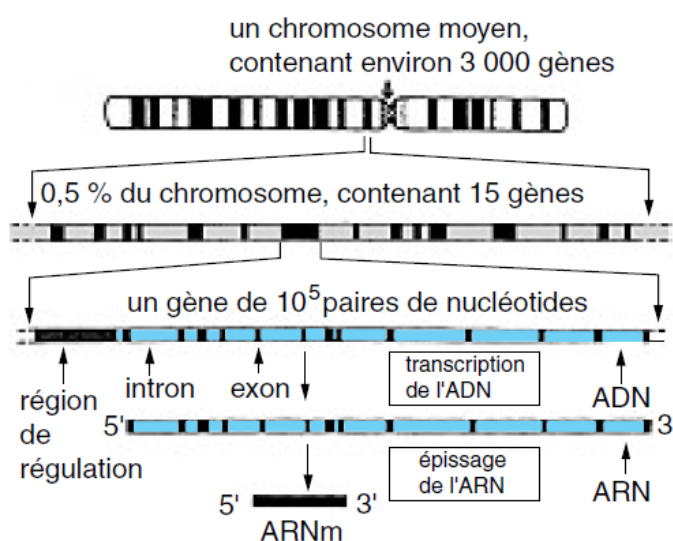


Figure 58. Organisation d'un segment de chromosome eucaryotique typique
Exemple du chromosome X humain à $1.5E+8$ pb de taille ; les 15 gènes représentés et leur organisation sont théoriques [18]

Le dogme central de la biologie moléculaire a été formulé par Francis Crick et déclare que le flux d'informations dans la cellule va de l'ADN via l'ARN aux protéines : “L'ADN fait que l'ARN fait la protéine”. Chez les eucaryotes, l'expression des gènes de protéines se fait à travers une cascade d'événements, soient la **transcription** de l'ADN, l'**épissage** de l'ARN pré-messager et la **traduction** de l'ARN messager(ARNm) ; Figure 58, Figure 59. Chaque étape de ces événements est susceptible de faire l'objet d'un contrôle, comme la synthèse protéique peut être déroutée en **transcription inverse** de l'ARNm (retraduction de l'ARN en séquences d'ADN par des virus à ARN, entre autres, ceux intégrant leur génome dans l'ADN de la cellule hôte) ou son **inactivation** (Figure 59). Dans une cellule procaryote, toutes ces opérations s'effectuent au même endroit, alors que dans une cellule eucaryote, elles se déroulent séparément dans le nucléoplasme, l'EN et le cytosol.

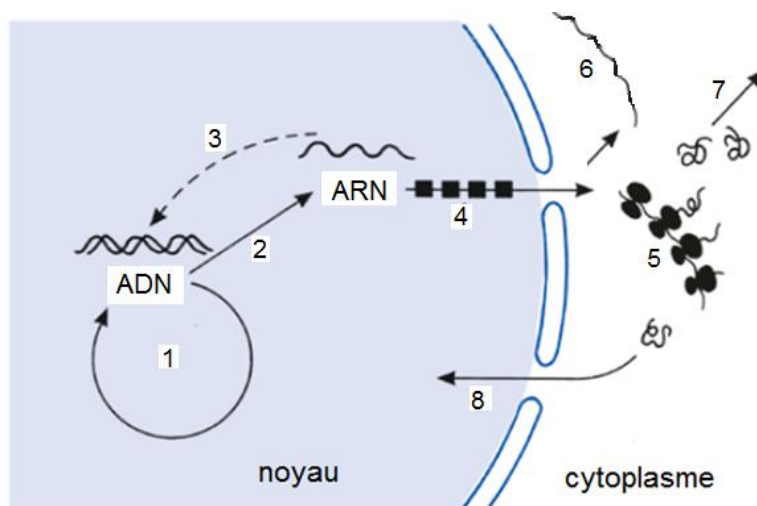


Figure 59. Voie et devenir de la synthèse protéique chez les eucaryotes

1, réplication de l'ADN (propre reproduction) ; 2, transcription (synthèse d'ARN) ; 3, transcription inverse ; 4, maturation ; 5, Traduction (synthèse des protéines sur les ribosomes) ; 6, inactivation de l'ARNm ; 7, fonction d'enzyme (métabolisme cellulaire...) ; 8, migration vers le noyau (réplication, transcription, chromatine...) [18, 30 modifiées]

Il existe trois types d'enzymes spécifiques de la transcription des grands groupes d'ARN : **ARN-polymérase** (ARN-p) I (synthétisant tous les ARNr, sauf l'ARNr 5S), ARN-p II (ARNm et petits ARN nucléaires) et ARN-p III (ARNt, ARNr 5S et l'ARN 7S). Ces ARN-p se fixent sur l'ADN au niveau d'un complexe formé avec des protéines spécifiques, appelées **facteurs de transcription** (FT) ou d'initiation (FTI, FTII et FTIII), et débutent sa transcription. Le FT quitte l'ARN-p avec le début d'élongation de l'ARN chez les procaryotes, et prend du retard chez les eucaryotes.

Un brin monocaténaire d'ARNm est synthétisé par complémentarité des bases azotées sur base d'une séquence génétique (ou gène) de l'un des brins codant de l'ADN bicaténaire.

Une séquence d'ADN transcrite de type par exemple "GATCAT" donnera une séquence d'ARNm complémentaire de type "CUAGUA", identique à celle du brin d'ADN non transcrit ou non codant. La partie de l'ADN, ayant servi pour sa transcription, reprend après sa forme initiale de double hélice après détachement de l'ARN-p. Il est à rappeler que le code génétique est universel vu qu'il s'applique pour l'ensemble des vivants.

L'épissage ou maturation de l'ARN pré-messager, nouvellement formé, se déroule dans l'EN, en se débarrassant des introns (séquences non-codantes) et en gardant des exons en tant que régions codantes (Figure 58). L'ARNm, portant l'information héréditaire, passe dans le cytosol *via* des pores nucléaires pour être transcrit grâce aux **ribosomes** (Figure 60), en une séquence d'aa, avec une certaine redondance du code génétique. En fait, chaque **codon** (série de trois bases azotées de l'ARNm) code pour un aa bien déterminé, et un même aa peut correspondre à plusieurs codons (de 1 à 6). Il est à signaler que lors de la traduction de l'ARNm en protéine, les ribosomes s'associent par deux ou plus en **polysomes**.

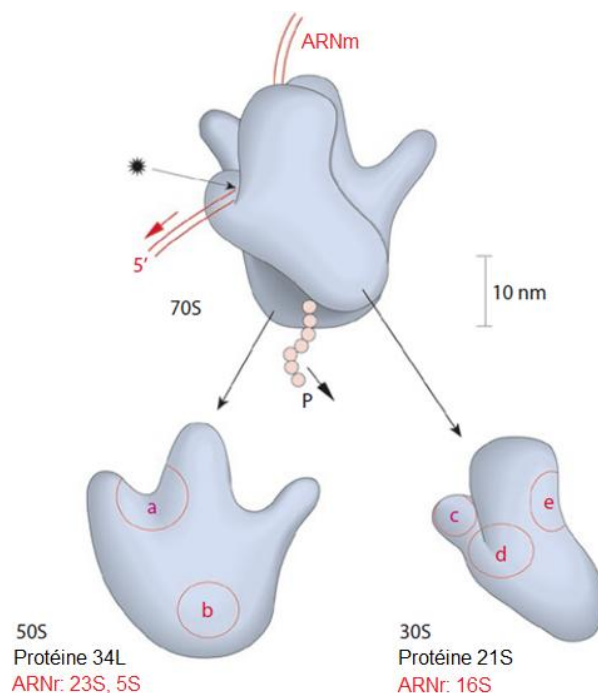


Figure 60. Structure du ribosome
Exemple du ribosome 70S d'*Escherichia coli*

Ribosome actif (en haut) ; grande et petite sous-unités ribosomales (en bas) ; lieu du processus de traduction (flèche avec un astérisque) ; **a**, synthèse polypeptidique (centre de la peptidyl-transférase) ; **b**, sortie de la chaîne polypeptidique et fixation à la matrice ; **c**, fixation de l'ARNm, reconnaissance codon-anticodon ; **d**, fixation de l'ARNt ; **e**, interaction avec les facteurs d'élongation ; **P**, chaîne polypeptidique croissante émergeant à l'extrémité inférieure de la grande sous-unité [30 modifiée]

Les **cytoribosomes** ou ribosomes cytosoliques des eucaryotes (type 80S) ont des formes de contour similaires mais sont plus grands. Le ribosome est actif en état d'appariement des 2 sous-unités ribosomales qui portent des sites fonctionnels spécifiques du processus de la synthèse polypeptidique. Les protéines ribosomales de la grande sous-unité sont désignées L1, L2..., et celles des petites S1, S2... (Figure 60).

Le ribosome se lie à l'ARNm au niveau du codon (AUG) ou **codon initiateur**, et s'arrête à l'un des trois **codons-stop** ou codon non-sens (UAA, UAG ou UGA), repérant la fin de l'information héréditaire portée par l'ARNm. Par exemple, les codons AUG, CGA et AAU codent respectivement pour la méthionine -codon initiateur-, l'alanine et l'asparagine en impliquant l'ARN de transfert (ARNt). Il existe dans le cytosol une vingtaine d'enzymes appelés **amino-acyl-ARNt-synthétases** qui catalysent la fixation des aa sur l'une des deux fonctions alcool à l'extrémité des ARNt (Figure 61) correspondants, ayant des anticodons qui s'apparient aux codons complémentaires sur le brin de l'ARNm. Le polypeptide synthétisé suite à la traduction de l'ensemble de l'information génétique contenue dans l'ARNm est libéré après détachement du ribosome.

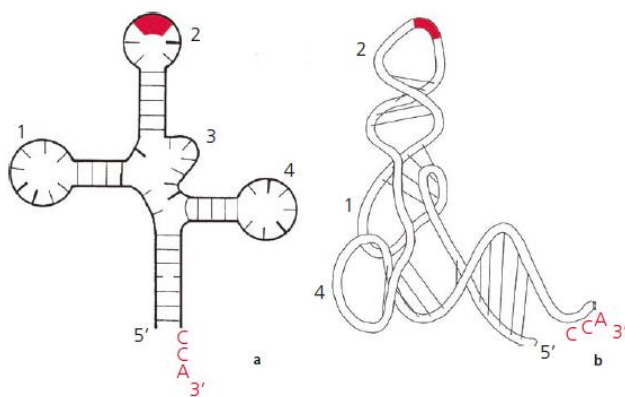


Figure 61. ARN de transfert

a, forme de trèfle avec quatre bras et trois boucles ; **b**, modèle spatial, forme en L ; **1**, boucle TΨC (ribothymidine-pseudouridine-cytidine servant de lien faible à l'ARNr 5S ou à l'ARNr 5.8S) ; **2**, boucle anticodon avec anticodon (rouge) ; **3**, boucle variable, de taille variable ou absente dans différents ARNt ; **4**, boucle DHU (dihydrouridine) ; l'acide aminé préactivé est ajouté à la séquence CCA à l'extrémité 3' ; les bases rares sont symbolisées par des lignes plus épaisses [30]

7.6 Mitose

La duplication de l'ADN chromosomique est une étape de préparation nécessaire à la division de la cellule en deux cellules filles identiques en termes d'information génétique, ou **lignée clonale**. Ce processus de division cellulaire, appelé mitose, est coordonné et spatio-temporellement régulé. Néanmoins, l'égalité génétique initiale au sein d'un **clone** peut être perdue à la suite de **mutations**. Dû au processus de différenciation, les deux cellules filles peuvent être aussi de taille inégale bien qu'elles soient génétiquement identiques. Le processus de la mitose peut être divisé en cinq phases, suivies par la division cytoplasmique ou **cytodiérèse** (Figure 62) :

- ✓ **Prophase**, phase préparatoire relativement longue et correspond à une condensation lente (spiralisation) des chromosomes en impliquant des protéines dont les histones de liaison H1, à la préparation de la formation du fuseau mitotique dans le cytoplasme tout en expulsant les grands organites cytoplasmiques, et à la désintégration de l'EN en vésicules et petites citernes.

- ✓ **Prométaphase**, coïncidant avec l'établissement de contact entre les microtubules du fuseau achromatique et les kinétochores, le déplacement des chromosomes vers l'équateur cellulaire, et la séparation partielle du matériel nucléolaire des constriction secondaires des chromosomes vers le cytoplasme.
- ✓ **Métaphase**, consistant en la condensation maximale des centromères au niveau de l'équateur cellulaire, la finalisation de la division des chromosomes répliqués et l'individualisation des chromatides.
- ✓ **Anaphase**, initiée brusquement suite à une **protéolyse**, concorde avec la fissuration des centromères et la séparation complète des chromatides (chromosomes fils) et leur migration vers les pôles du fuseau ; la cellule est temporairement **tétraploïde** (4 ensembles de chromosomes).
- ✓ **Télophase**, regroupe les sous-processus de la prophase mais dans un sens inverse (dépolymérisation des kinétochores, décondensation des chromosomes en chromatine, formation de l'EN et réapparition du nucléole, rétablissement de la synthèse des protéines...).

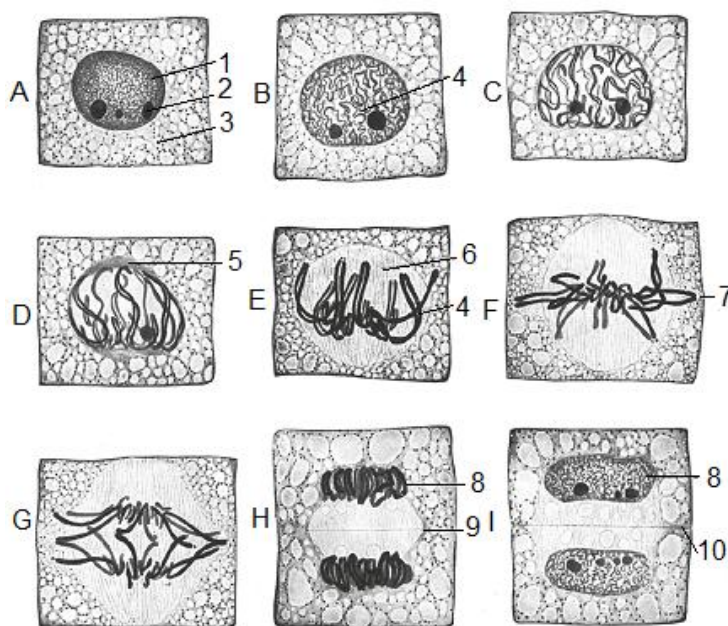


Figure 62. Mitose et division d'une cellule embryonnaire (extrémité racinaire d'*Aloethraskii*)

A, interphase ; B-D, prophase ; E, prométaphase ; F, métaphase ; G, anaphase ; H, télophase ; I, division cellulaire (1 000×). 1, noyau ; 2, nucléole ; 3, cytoplasme ; 4, chromosomes ; 5, cape polaire ; 6, fuseau achromatique ; 7, plaque équatoriale ; 8, noyaux fils ; 9, plaque cellulaire en croissance dans le phragmoplaste ; 10, plaque cellulaire, qui devient plus tard la lamelle médiane de la nouvelle paroi cellulaire [30 modifiée]

La cytodierèse ou **cytokinèse**, est une séparation physique d'une cellule en deux cellules filles lors de la division cellulaire. Elle commence à des moments variables après la ségrégation des chromosomes, c.-à-d. en parallèle avec les deux dernières phases de la mitose. Si la cytokinèse ne se produit pas du tout, la mitose engendre la formation de cellules de plus d'un noyau, appelées **syncytia**.

Dans les cellules animales et certaines cellules végétales, la cytokinèse est accomplie par la formation d'un sillon de clivage, généralement à l'équateur de la cellule, dû un "muscle" intracellulaire transitoire formé de fibres longues et fines d'actine et de myosine, appelé **anneau contractile**. Dans les cellules végétales, le mode de cytodierèse dominant repose sur l'expansion d'une plaque cellulaire équatoriale, dite **phragmoplaste** (Figure 62), structure composée d'éléments fibreux et vésiculaires. Une paire de membranes cellulaires de séparation est formée progressivement par l'intervention de microtubules qui véhiculent de petites vésicules membraneuses vers la ligne médiane. La fusion de cette plaque avec les parois latérales de la cellule mère marque la division de la cellule en deux cellules filles.

Juste après la mitose, l'**interphase** reprend à nouveau et dure beaucoup plus longtemps que toute la mitose (Figure 63). Une séquence régulière de la mitose et de l'interphase constitue un **cycle cellulaire**, soit une alternance d'une réplication et d'une ségrégation du matériel génétique. En cas de différenciation, le cycle cellulaire est arrêté immédiatement après la dernière mitose.

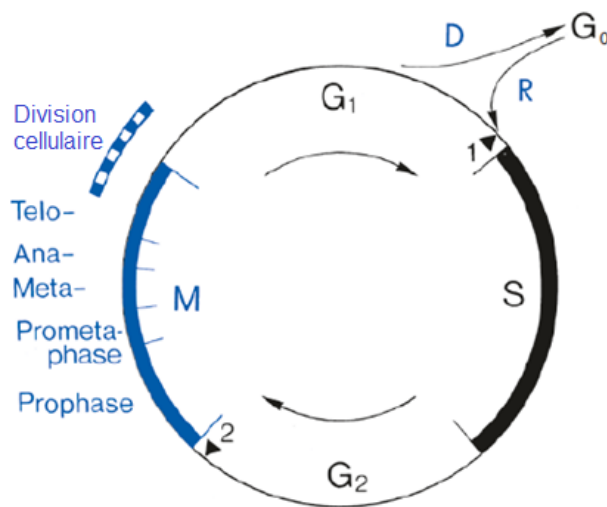


Figure 63. Ordre des phases du cycle cellulaire **M**, mitose ; **G₁**, phase de croissance post-mitotique ; **D**, différenciation en cellules tissulaires dont l'ADN reste non répliqué (**G₀**) ; **R**, réembryonnisation, par ex. lors de la régénération ; **S**, réplication de l'ADN ; **G₂**, phase pré-mitotique ; têtes de flèches **1** et **2**, points de contrôle [30 modifiée]

La réplication de l'ADN chromosomique, dite aussi synthèse du nouveau ADN, se produit lors du cycle cellulaire au cours d'une période intermédiaire d'interphase (phase S), et ce grâce au travail coordonné de plusieurs protéines en un seul complexe appelé **réplisome**. L'écart de temps entre la mitose (phase M) et la phase S est appelé phase G₁ (croissance cellulaire en particulier), et par suite, la phase G₂ (synthèse protéique intense en particulier protéines de l'appareil mitotique, préparation de la prochaine mitose) se situe entre la phase S et la mitose suivante. Cependant si le point de contrôle, situé avant le début de la phase S,

n'est pas franchi, aucune autre division nucléaire ou cellulaire n'aura lieu, et les cellules entrent alors dans la phase G_0 (différenciation en tissus ou en cellules permanentes).

7.7 Méiose

La méiose est un processus de division cellulaire qui se déroule en deux étapes ou “mitoses” successives, l'une réductionnelle I, l'autre équationnelle II, séparées par une interphase très courte voire absente. Issues d'une cellule mère **diploïde** (cellule germinale), les cellules filles sont **haploïdes** (gamètes), au nombre de quatre et ne sont ni génétiquement liées ni exactement identiques à la cellule mère. Au contraire, la **syngamie** de deux gamètes de la même espèce mais génétiquement différents, donne une cellule diploïde, appelée **zygote**, avec deux ensembles de chromosomes similaires mais non identiques.

La **méiose I** commence par une **prophase I** complexe et prolongée dans le temps, et lors de laquelle, de nombreuses sections de chromosomes homologues diploïdes réalisent des croisements (ou **chiasmata**) et échangent des portions de chromatides. Ce phénomène brassage intrachromosomique entre les allèles des paires homologues, appelé aussi **crossing-over**, est à l'origine des **chromosomes recombinés**. Plusieurs sous-processus de la prophase I peuvent être distingués (Figure 64) :

- ✓ **Leptotène**, durant laquelle, les chromosomes deviennent visibles sous forme de **chromonèmes**, localement enchevêtré en **chromomères** ; les télomères des chromosomes individuels se fixent aussi à l'EN.
- ✓ **Zygotène**, correspond à l'appariement des chromosomes homologues par paires sur toute leur longueur (ou **synapsis**) depuis les télomères vers les centromères.
- ✓ **Pachytène**, phase de recombinaison intrachromosomique et de raccourcissement et d'épaississement des chromosomes par condensation supplémentaire.
- ✓ **Diplotène**, concorde avec le désappariement et la divergence des chromosomes sauf au niveau de croisement de chromatides, et leur division en chromatides donnant des **tétrades** (chaque paire de chromosomes étant formée par quatre chromatides).
- ✓ **Diacinèse**, se référant à l'éloignement des centromères non divisés de chaque paire d'homologues et à la défaite de l'EN.

La **métaphase I** est initiée par l'alignement des paires de chromosomes homologues (quatre chromatides côte à côte) à l'équateur du fuseau. L'**anaphase I** se rapporte à la dissolution des chiasmata et à la migration des chromosomes homologues dans le fuseau de

division. Durant la **méiose II**, il n'y aucune réplication de l'ADN en interphase qui sépare les deux divisions méiotiques (**interkinésie** ou **intercinèse**). Les chromatides apparues lors de la phase pré-méiotique S et partiellement modifiées dans le pachytène par crossing-over sont séparées les unes des autres et incluses dans des noyaux reproducteurs. La méiose II ressemble à une "mitose haploïde", mais les chromatides sœurs des chromosomes individuels ne sont pas identiques en termes de composition allélique (recombinaison intrachromosomique, allèles paternels et maternels).

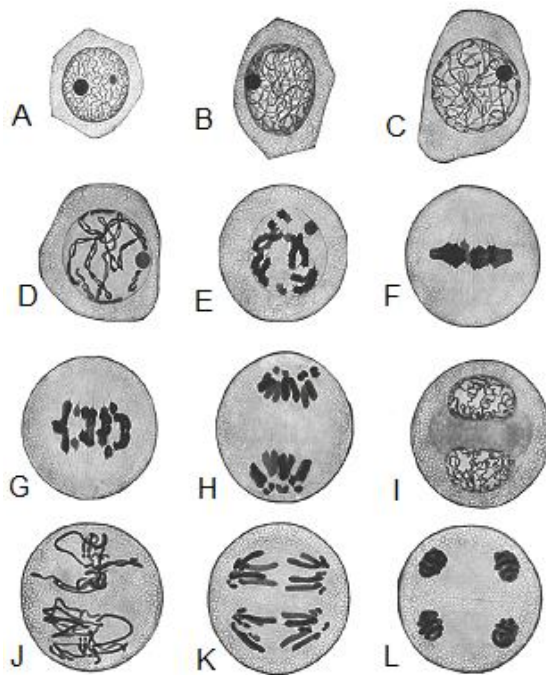


Figure 64. Méiose dans les cellules mères du pollen d'*Aloethraskii*

A-E, prophase de la méiose I : A, leptotène ; B, zygotène ; C, pachytène ; D, diplotène ; E, diacinèse. F, Métaphase I ; G, Anaphase I ; H, Télophase I ; I, Interkinésie. J-L, méiose II : formation des quatre noyaux fils (1000×) [30 modifiée]

8 Morphoplasme

8.1 Système endomembranaire

Dans les cellules eucaryotes, le système endomembranaire regroupe l'EN, le réticulum endoplasmique (RE), l'appareil de Golgi, les lysosomes, les vacuoles et la membrane plasmique, soit une série de compartiments, connectés les uns aux autres ou échangeant entre eux, qui fonctionnent ensemble pour conditionner et transporter des protéines et des molécules.

8.1.1 Réticulum endoplasmique

Le RE est le plus grand organite cellulaire de la plupart des eucaryotes. Il est formé de saccules anastomosés et communiquant entre eux, parfois groupés en séries grossièrement parallèles. En période d'activité, il présente des dilatations, appelées **citernes**. Le RE constitue aussi la MNE de EN, qui délimite en fusionnant avec la MNI, les complexes de

pores nucléaires (Figure 52, Figure 53). Une partie du RE porte de nombreux ribosomes dont les grandes sous-unités sont fixées à la face externe des saccules : c'est le RER ou **ergastoplasme** (Figure 65). Les saccules dépourvus de ribosomes forment le **réticulum endoplasmique lisse** (REL ; Figure 66).

La membrane du RE est faite de 70% protéines (principalement des enzymes et glycoprotéines) et de 30% de lipides (glycolipides et phospholipides). Le REL est plus fluide que le RER dû à la richesse relative du deuxième en cholestérol. Il existe un échange entre le RER et le REL en fonction des besoins métaboliques de la cellule ; plus les cellules sont en activités de synthèse et/ou de sécrétion, plus cet échange est intense. La cavité du RE, dont les citernes, comporte une solution aqueuse composée principalement d'ions, holoprotéines, glycoprotéines et lipoprotéines, et ce dépend du type cellulaire et de son état physiologique : immunoglobulines (plasmocytes), procollagène et hydrolases (fibroblastes), proinsuline (cellules β du pancréas), albumine et glycoprotéines plasmatiques (cellules hépatiques), ...

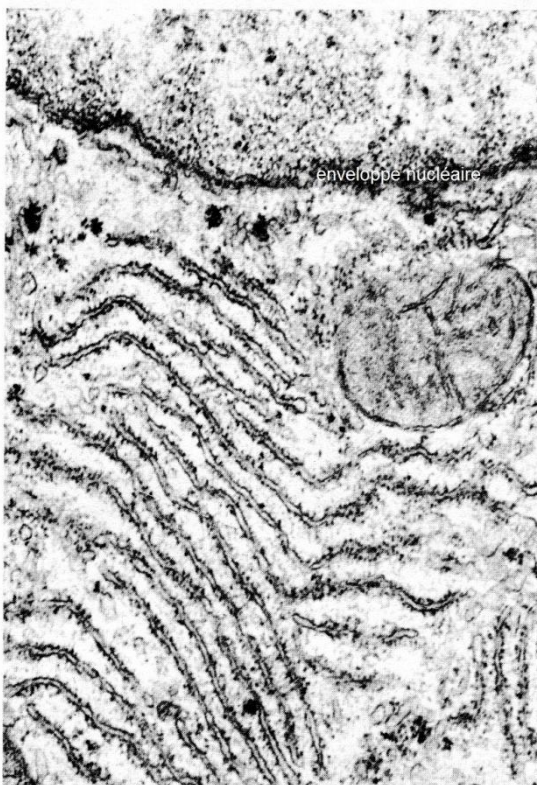


Figure 65. Réticulum rugueux et ribosomes dans une cellule hépatique de rat adulte
45 000x [3 modifiée]

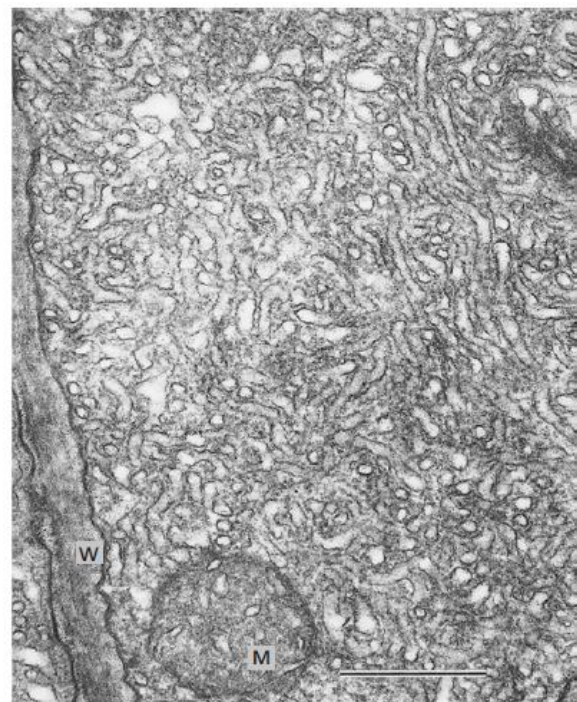


Figure 66. Réticulum endoplasmique lisse d'une cellule de glande sébacée de la bardane (*Arctium lappa*)
Sections transversales et longitudinales à travers les saccules contournés et ramifiés. **M**, mitochondrie ; **W**, paroi cellulaire. Barre d'échelle=0.5 μ m [30]

Le RE assure le renouvellement des constituants cellulaires en produisant les dictyosomes, les bicouches lipidiques de la cellule...Le RER est le siège du début de la

glycosylation et de la synthèse des protéines au niveau des ribosomes ; la plupart de ces protéines vont dans les citernes, où leur conformation peut être modifiée. Des vésicules de conditionnement servent pour leur transport à diverses destinations pour des fins structurales ou métaboliques au moyen du **peptide signal** (courte chaîne peptidique), ayant un rôle important dans le ciblage et la translocation des protéines, et une **particule de reconnaissance du signal-SRP** (association de protéines, ARN et GTP). Le REL joue un rôle important dans la synthèse des lipides (phospholipides, cholestérol lipoprotéines...), la détoxification de produits chimiques ... et des fonctions particulières telles la sécrétion d'HCl au niveau des cellules de l'estomac, la dégradation des drogues liposolubles par les hépatocytes et le stockage du calcium intracellulaire (cellules des muscles striés).

8.1.2 Appareil de Golgi

Egalement appelé **complexe de Golgi** ou **corps de Golgi** (AG), il est un ensemble d'organites appelés **dictyosomes** qui se composent de saccules lisses aux bords épaissis ou citernes aplaties et empilées, et accompagnés de vésicules isolés (Figure 67). Le nombre d'AG par cellule est fonction du type cellulaire, allant d'un ou plusieurs à des centaines dans le cas des cellules végétales. L'AG est constitué de trois compartiments de forme et de composition chimique différentes, "cis" (citernes les plus proches du RE), médian (citernes du milieu) et "trans" (citernes les plus éloignées du RE), soit une **polarisation structurale et biochimique** (Figure 68). Les vésicules périphériques font communiquer les saccules entre eux ; celles des faces "cis" et "trans" assurent la transition de molécules de part et d'autre de l'AG. La membrane de l'AG est constituée de plus de lipides (35-40%) et de moins de protéines (60-65%) en comparaison avec le RE.

L'AG est responsable du tri, du transport, de la modification et de l'emballage des protéines synthétisées par le RER, des glycoprotéines, de certains glycolipides et d'une grande partie du matériau de la paroi cellulaire des végétaux, dans des vésicules pour livraison à des emplacements intracellulaires (lysosomes, membrane cellulaire phragmoplaste...) ou extracellulaires spécifiques. La modification des protéines et des lipides en molécules fonctionnelles se fait au fur et à mesure de leur progression du côté "cis" vers la face "trans" golgiens.

En fonction du travail de la cellule en écoulement membranaire (exo- et endocytose), l'AG y est impliqué différemment. En exocytose (Figure 43 ci-dessus), les protéines ou d'autres molécules synthétisées au niveau du RE ou les sécrétions accumulées dans le RE sont transportées dans des vésicules de transit bourgeonnantes, puis migrent vers le dictyosome le

plus proche (Figure 68). Après passage à travers le dictyosome, les vésicules de transit sont libérées dans le compartiment “trans” golgien (CTG) et migrent vers la membrane plasmique sous forme de **vésicules exocytaires**. Les vésicules de transit peuvent aussi atteindre la vacuole depuis le CTG et y libérer leur contenu.

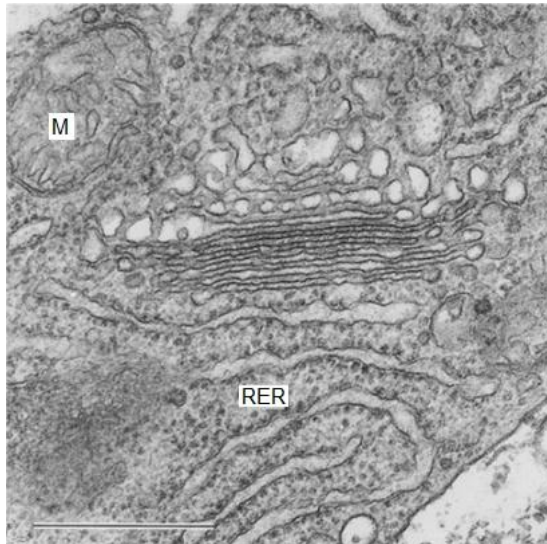


Figure 67. Dictyosome dans une cellule glandulaire de *Veronica beccabunga*
M, mitochondrie ; **RER**, réticulum endoplasmique rugueux. Barre d'échelle = 0.5 µm [30 modifiée]

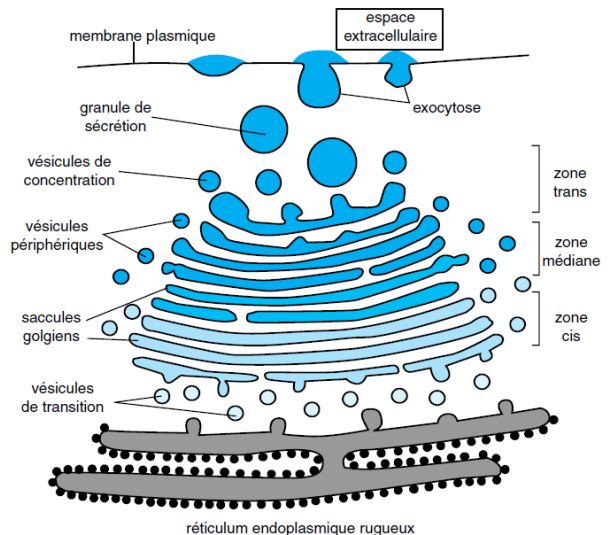


Figure 68. Organisation d'un dictyosome golgien [18]

Les endosomes résultant de l'endocytose (Figure 44 ci-dessus) migrent vers le CTG, où les vésicules de transit rétrogrades migrent vers le dictyosome et libèrent leur contenu du côté “trans” golgien. Après passage du côté “cis”, d'autres vésicules de transit peuvent migrer vers le RE et fusionner avec lui. Les charges originellement prises par endocytose peuvent pénétrer aussi dans la vacuole par la voie latérale à partir du CTG.

8.1.3 Vacuoles

Une vacuole est une structure cytoplasmique, au contenu et rôle variés, délimitée par une membrane semi-perméable, à structure similaire à la membrane plasmique, appelée **tonoplaste**. Il est présent dans les eucaryotes photosynthétiques et certaines cellules animales. Les vacuoles occupent des fonctions cellulaires multiples, soient le stockage de l'eau, d'ions, de molécules organiques..., la régulation (phénomène d'osmose, échanges membranaires...), la protection (gestion des déchets), la défense (ex. des alcaloïdes), l'attraction (ex. des anthocyanes)... La vacuole d'une cellule végétale peut atteindre 90% du volume cellulaire, et par suite, contribue à des changements de volume et de forme de la cellule. Quatre catégories

de vacuoles peuvent être caractérisées selon leur mission et la nature de leur stock : vacuoles centrales, lysosomes secondaires, vacuoles pulsatiles et vacuoles gazeuses.

8.1.3.1 *Vacuoles centrales*

Appelées aussi **vacuoles de sève** ou **sèves cellulaires**, elles consistent en des vésicules de cellules animales ou végétales, remplies de liquide concentrant les sels minéraux, des sucres, des acides aminés, des esters, des protéines, des anthocyanes, des tanins, du latex, des alcaloïdes... (Figure 69). Elles sont équipées d'un certain nombre de systèmes de transport pour le passage de solutés et molécules à travers le tonoplaste. Les vacuoles de sève permettent aussi le maintien de la pression de turgescence et de la forme des cellules. De nombreuses provacuoles de sève, générées à partir de l'AG, peuvent fusionner en une grande vacuole centrale de cellules végétales matures.

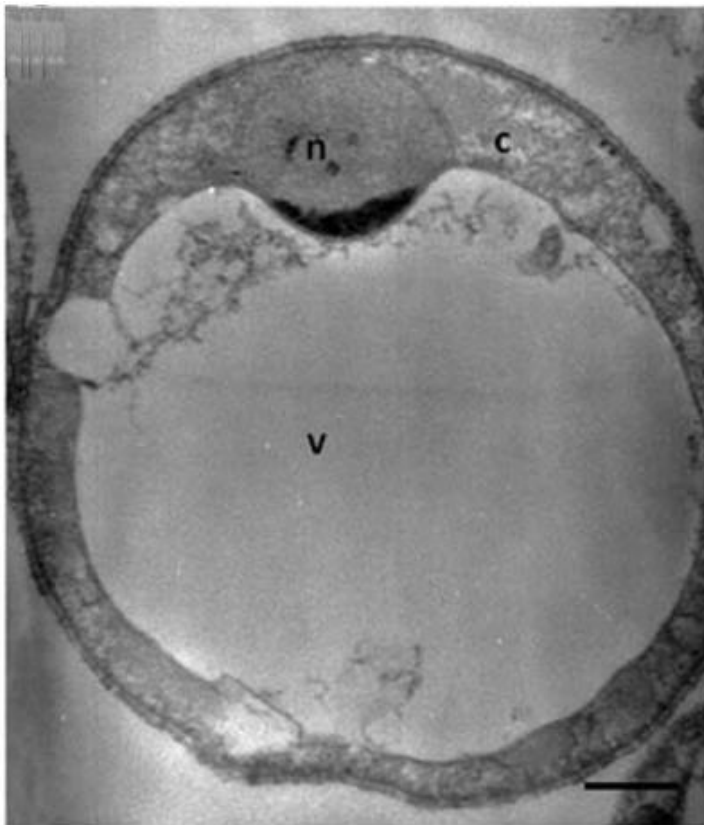


Figure 69. Forme vacuolaire de *Blastocystis* sp. cultivée in vitro
c, cytoplasme ; n, noyau ; v, vacuole centrale. Microscope électronique à transmission, Barre=2 mm [39 modifiée]

8.1.3.2 *Lysosomes secondaires*

Les lysosomes sont des organites où s'opère la digestion des substances ingérées par phagocytose ou par pinocytose ou des organites usés destinés à être remplacés (Figure 70). Ils peuvent aussi décomposer du matériel extracellulaire par la libération d'enzymes dans le milieu environnant. A la mort de la cellule, les enzymes des lysosomes sont libérés et assurent la digestion (**autolyse**) de tous les organites. Chez les bactéries, les lysosomes sont absents et

leur rôle est accompli par un espace périplasmique, à propriétés hydrolytiques, entre la membrane plasmique et la paroi cellulaire.

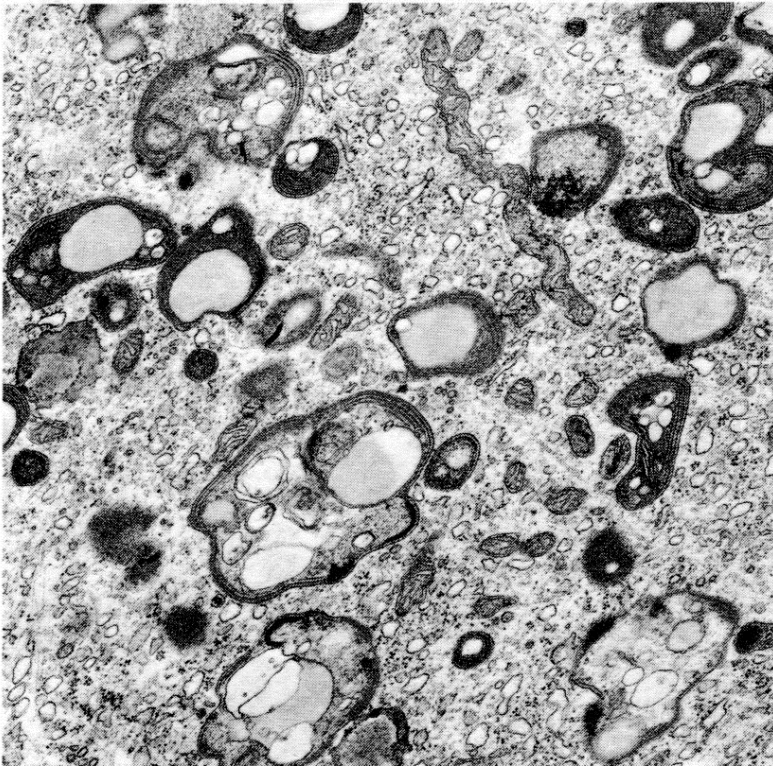


Figure 70. Lysosomes du type vacuoles autophagiques dans un neurone sympathique de grenouille
13 300x [3]

Un lysosome typique contient au moins 50 enzymes hydrolytiques différentes, produits dans le RER, véhiculés à travers l'AG, et à activité optimale à un pH acide (4.8-5), d'où leur appellation d'**hydrolases acides**. Les lysosomes sont remarquablement polymorphes en termes de taille (0.1-1.2 μm) et de structure interne. Les lysosomes à contenu enzymatique provenant de l'AG (LI), fusionnent avec d'autres vésicules en produisant trois types de **lysosomes secondaires** :

- ✓ **Hétérolysosomes** (vacuoles digestives, alimentaires ou hétérophagiques), résultant de la fusion entre le LI et un phagosome (Figure 43ci-dessus; **phagolysosome**) ou un endosome (Figure 44ci-dessus; **endolysosome**) ; le matériel digéré conduit à des produits de faible poids moléculaire, pouvant traverser la membrane lysosomale et être incorporé dans de nombreuses voies métaboliques la cellule.
- ✓ Corps résiduels, se formant en cas d'une digestion incomplète ; ils peuvent être éliminés par défécation (exemple de l'amibe) ou s'accumuler dans le cytoplasme à mesure que la cellule vieillit (exemple des granules de lipofuscine).

- ✓ **Autophagolysosomes** (vacuoles autophagiques), issus de la fusion entre un LI et une vésicule autophagique, formée de parties cellulaires anciennes et endommagées entourées d'une membrane provenant du RE, pour des fins de recyclage.

8.1.3.3 *Vacuoles pulsatiles*

Dites aussi **vacuoles contractiles** ou **compressibles**, elles disposent d'une membrane hautement extensible, en liaison avec des canaux d'alimentation, et contribuent à l'osmorégulation et à l'élimination des déchets (excrétion) au moyen d'alternance de mouvements de d'expansion (diastole) et de contraction (systole) ; Figure 71. Elles sont présentes chez les protozoaires et les algues d'eau douce.

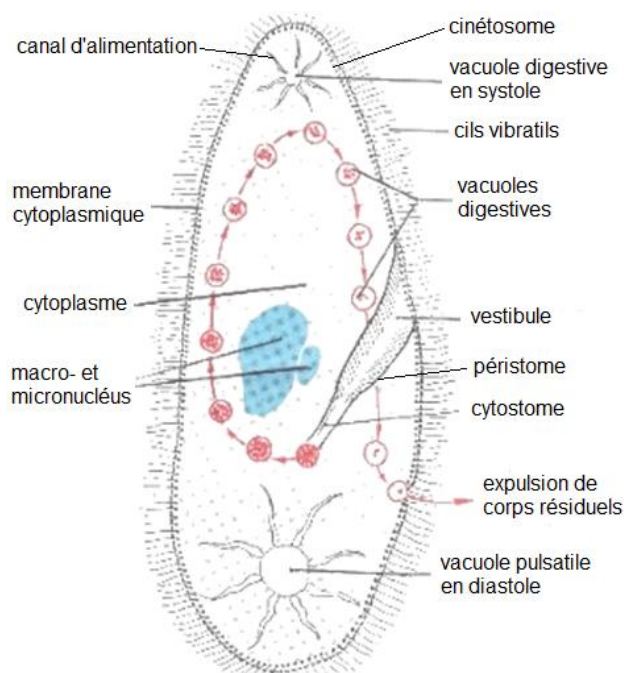


Figure 71. Paramécie
Cellule de grande taille, 100-300 µm
[40 modifiée]

8.1.3.4 *Vacuoles gazeuses*

Les vacuoles gazeuses ou **aériennes** sont des organites composés d'un nombre variable de vésicules gazeuses, structures cylindriques à extrémités coniques et de taille variable (0.2->1 µm * 80-100 nm). Elles sont présentes chez les procaryotes et contribuent à leur flottabilité. Elles assurent aussi d'autres fonctions dont le stockage des gaz métaboliques, la résistance mécanique, la protection des cellules des radiations nocives...

8.1.4 Peroxysomes

Les peroxisomes sont des structures à membrane de 0.2-0.5 µm de diamètre, caractéristiques des cellules eucaryotes (Figure 73), et comportent des enzymes de décomposition du **peroxyde d'hydrogène** métabolique (H₂O₂, sous-produit de la respiration),

très toxique. Il existe des structures similaires aux peroxysomes, telles les **glycosomes** (contenant en plus des enzymes glycolytiques) et les **glyoxysomes** végétaux (possédant des enzymes de la voie du glyoxylate, responsable de la transformation des réserves de lipides en saccharose) ; ces trois structures sont appelées aussi des **microcorps**. En fonction du type cellulaire, les peroxysomes se présentent sous forme individuels (**microperoxysomes**) ou interconnectés par de fins canalicules en réseau (**réticulum des peroxysomes**).

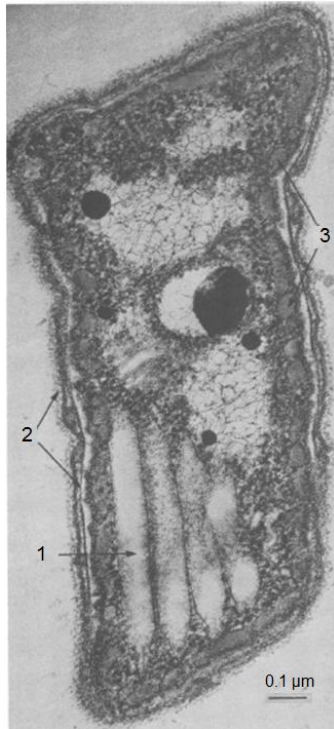


Figure 72. Section longitudinale à travers d'une cellule ramifiée de *Pelodictyon clathratiforme* (bactérie verte) Souche 1831. **1**, vacuole gazeuse composée de quatre vésicules de gaz étroitement apprimées en réseau parallèle ; **2**, paroi cellulaire ; **3**, organites photosynthétiques [41 modifiée]

A l'opposé des lysosomes qui sont générés à partir de l'AG, les nouveaux peroxysomes proviennent à la fois du RE et des mitochondries. Les peroxysomes sont aussi dépourvus d'hydrolases acides, mais riches en enzymes oxydants, en particulier les catalases (dégradant l' H_2O_2 en H_2O et O_2 , ou réduisant d'autres substrats avec production de H_2O_2) et les oxydases (produisant l' H_2O_2 à partir de l' O_2 et des substrats organiques potentiellement toxiques).

En plus de ce rôle de la détoxification des dérivés réactifs de l'oxygène (ROS) comme le peroxyde d'hydrogène, les anions superoxydes et les époxydes, les peroxysomes abritent de nombreuses voies métaboliques (métabolisme des lipides, des purines, des polyamines, du méthanol ..., production de la bile, photorespiration à côté des chloroplastes et des mitochondries, métabolisme...).

8.2 Systèmes de conversion d'énergie

8.2.1 Mitochondrie

La mitochondrie est un organe membranaire en bâtonnet ou sphérique de taille variable ($1\text{-}2\mu\text{m}\times 0.5\text{-}1\mu\text{m}$), présent dans les cellules des eucaryotes (

Figure 74), exception faite pour le genre *Monocercomonoides* de Flagellés. Le nombre de mitochondries varie en général de 300 à plus de 2000 mitochondries/ cellule selon le besoin énergétique. Il est par exemple plus élevé chez les cellules musculaires, hépatiques, rénales et plus ou moins nerveuses, alors qu'il est nul chez les érythrocytes. En plus de la production de l'énergie, les mitochondries stockent aussi du calcium utile dans la signalisation cellulaire et constituent un élément central de l'**apoptose** (mort cellulaire programmée).

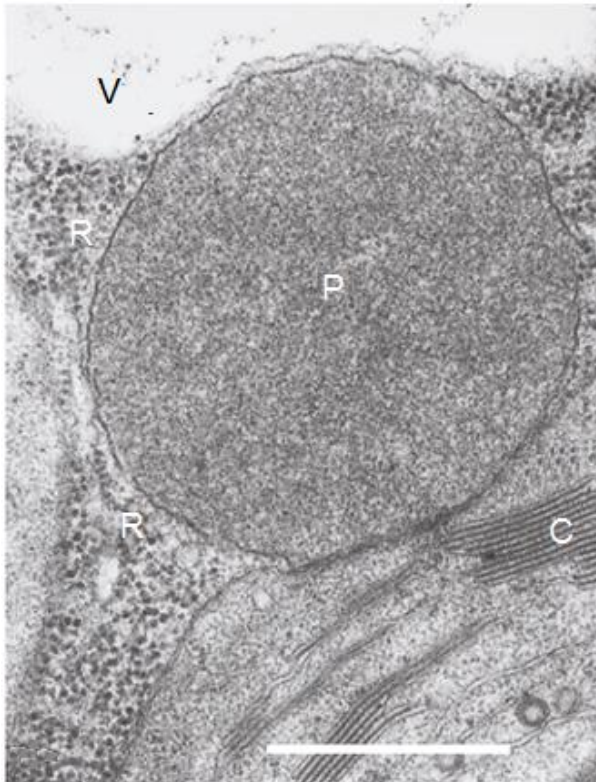


Figure 73. Peroxysome de feuille d'épinard étroitement attaché à un chloroplaste
C, chloroplaste ; P, peroxysome ; R, ribosomes ; V, vacuole. Barre d'échelle= $5\mu\text{m}$ [30 modifiée]

Les mitochondries disposent de deux membranes différentes, l'une externe composée de 60% protéines et 40% lipides, l'autre interne (75% protéines et 25% lipides) qui forme des replis ou crêtes, tubulaires ou vésiculaires, du côté interne (Figure 74). Ces crêtes augmentent alors la surface spécifique de la membrane interne et, par suite, accroissent l'échange entre le milieu extérieur et la matrice mitochondriale. Elles portent à leur surface des structures sphériques et pédonculées appelées **complexes d'ATP-synthase**, catalyseurs de la synthèse d'ATP.

La matrice mitochondriale joue un rôle très important dans la production de l'ATP. Elle comporte principalement des enzymes impliqués dans la dégradation des acides gras et du pyruvate, des mitoribosomes (nettement plus petits que les cytoribosomes), de l'ARNt et des exemplaires d'ADN mitochondrial (ADNmt), nécessaires pour la biosynthèse d'une partie de ses protéines. Mais la plupart des protéines et autres molécules qui composent les mitochondries proviennent du noyau cellulaire. Les mitochondries se reproduisent par scission binaire (Figure 75). Chez de nombreux organismes, la mitochondrie, dont l'ADNmt, est héritée de la mère ; celle du père est généralement détruite lors de la fécondation. De plus, l'ADNmt est très sensible aux mutations du fait de leur faible mécanisme de réparation en comparaison avec l'ADN nucléaire, et des effets de ROS non neutralisés, produits chimiques, agents infectieux...

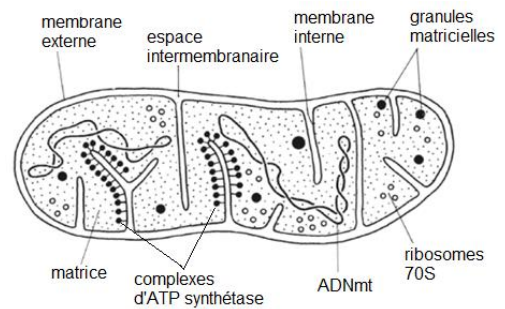
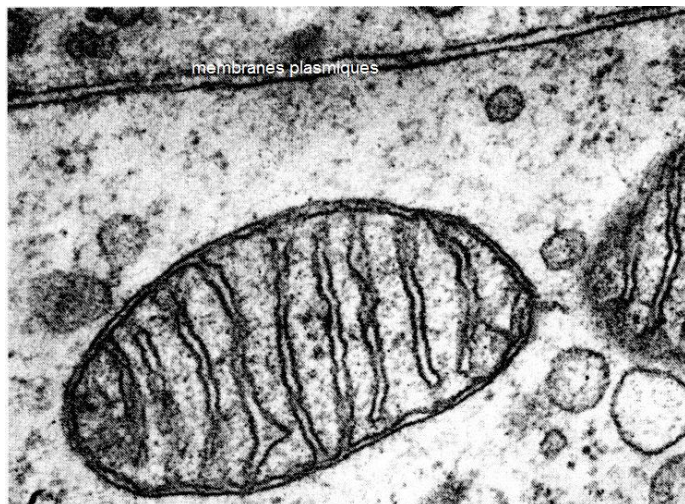


Figure 74. Mitochondrie

A gauche, Coupe longitudinale (spermatozote de rat, 48 000x) [3 modifiée]. A droite, Structure schématique [30 modifiée]

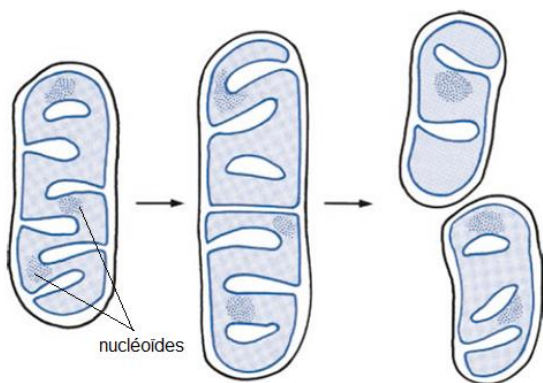


Figure 75. Division d'une mitochondrie

A gauche, étapes de division [30 modifiée]. A droite, coupe longitudinale d'une mitochondrie en cours de division (ovocyte d'araignée, 36 000x) [3]



La mitochondrie est connue par sa fonction première de production de grandes quantités d'énergie sous forme d'ATP par toute une série de réactions chimiques, absorbant l'O₂ et générant du CO₂, dite **respiration cellulaire** ou mitochondriale). En effet, la glycolyse produisant l'acide pyruvique dans l'hyaloplasme, et la β -oxydation des acides gras dans la matrice mitochondriale, dite aussi **hélice de Lynen**, aboutissent à la formation de l'acétyl-coenzyme A qui entre dans le **cycle de Krebs**, également appelé cycle de l'acide citrique ou cycle de l'acide tricarboxylique (Figure 76). En plus du CO₂, le cycle de Krebs produit des cofacteurs réduits riches en énergie (NADH et flavine adénine dinucléotide-FADH) qui alimentent, à leur tour, le transport des électrons dans la **chaîne respiratoire** au niveau des crêtes mitochondriales. La formation de l'ATP est couplée à ce cycle de transfert d'électrons et consiste en la phosphorylation de l'ADP en ATP, processus appelé **phosphorylation oxydative** (Figure 76).

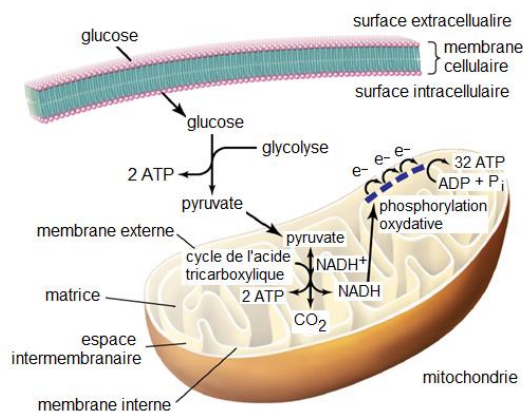


Figure 76. Vue d'ensemble des processus de production d'ATP
[42 modifiée]

8.2.2 Chloroplaste

Les plastes, appelés aussi **leucites** ou **plastides**, sont des organites à double membrane présents chez les cellules végétales de plantes et d'algues. Les plastes prennent naissance à partir d'un type non différencié commun, incolore, appelé **proplaste** dont la structure est proche de celle des mitochondries. Selon la différenciation de la cellule dans laquelle ils se trouvent, quatre types de plastes peuvent être distingués :

- ✓ **Chloroplastes**, contiennent de grandes quantités de pigments verts à base de chlorophylle, et effectuent la photosynthèse ;
- ✓ **Gérontoplastes**, se forment à partir de chloroplastes en sénescence ou en étiolement ;
- ✓ **Etioplastes**, proviennent des chloroplastes non exposés à la lumière ;
- ✓ **Chromoplastes**, stockent des pigments de couleur différente, et donnent la couleur à différentes parties de la plante (fleur, racine...) ;

- ✓ **Leucoplastes**, sont des plastes non pigmentés de cellules végétales, comme l'amyloplaste, organe de stockage de l'amidon.

Le chloroplaste est un organe de forme ronde, ovale ou discoïde, de taille variable (1 à 2 μm ; Figure 77), et impliqué dans la synthèse et le stockage de substances nutritives. A l'instar de la mitochondrie, il est semi-autonome, à double membrane, se divisant par constriction latérale (Figure 78) et disposant de son propre matériel génétique connu sous le nom de **plastome** (Figure 79).



Figure 77. Chloroplastes de *Psilotum* (Ptéridophyte) avec grains d'amidon [3]

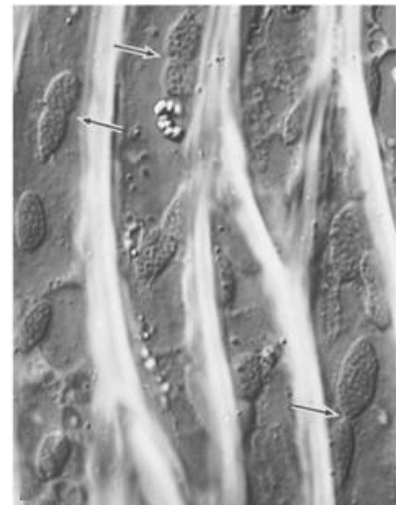


Figure 78. Division des chloroplastes par constriction médiane (flèches) Lamelles vivantes de la mousse printanière *Fontinalis antipyretica* (1230x) [30]

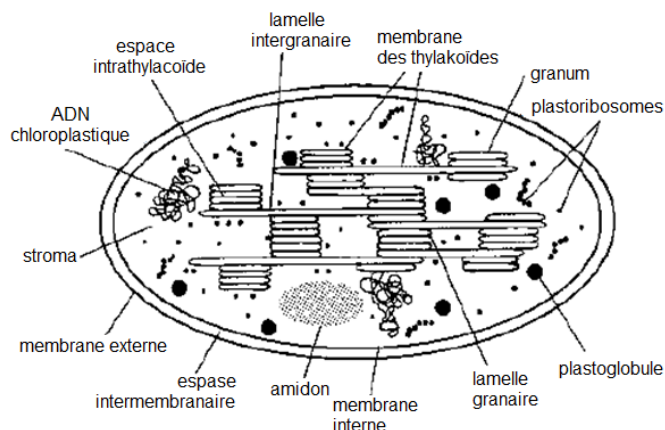


Figure 79. Schéma d'un chloroplaste [18 modifiée]

La membrane interne du chloroplaste est moins perméable que la membrane externe ; les deux étant séparées par un espace inter-membranaire. A l'intérieur du chloroplaste, se

trouve un réseau de membranes, formé de replis aplatis, dits **thylakoïdes** (ou thylacoïdes), empilés en **grana** (Figure 79) ; l'espace intrathylakoïdien s'appelle le **lumen**. Les thylakoïdes comportent des pigments verts (chlorophylles) et jaune-oranges (caroténoïdes), des acides gras insaturés, des complexes protéiques, ATP... Le **stroma**, espace séparant la membrane des thylakoïdes et la membrane interne du chloroplaste, renferme des ribosomes, de l'ADN, des enzymes, l'ATP, des globules lipidiques, de l'amidon... (Figure 79). Les protéines essentielles au fonctionnement des chloroplastes sont codées par l'ADN nucléaire. La membrane du thylakoïde est délimitée du côté externe par le cytoplasme chez les cyanobactéries ou le stroma chez les eucaryotes photosynthétiques.

La fonction photosynthétique a lieu dans le chloroplaste et se déroule grossièrement en deux phases, une phase claire ou photochimique au niveau du lumen, et une phase sombre ou biochimique dans le stroma. En phase claire, la lumière est captée et convertie en énergie chimique, utilisable dans l'incorporation du CO_2 atmosphérique dans des molécules organiques carbonées lors de la phase sombre. L'absorption des photons de la lumière par les chloroplastes se réalise au niveau des membranes thylakoïdiennes grâce à deux complexes formés de protéines et de pigments, appelés **photosystèmes** (Figure 80). Ces derniers font partie de la chaîne de transport d'électrons du chloroplaste et sont impliqués dans la **photophosphorylation** (phosphorylation photosynthétique).

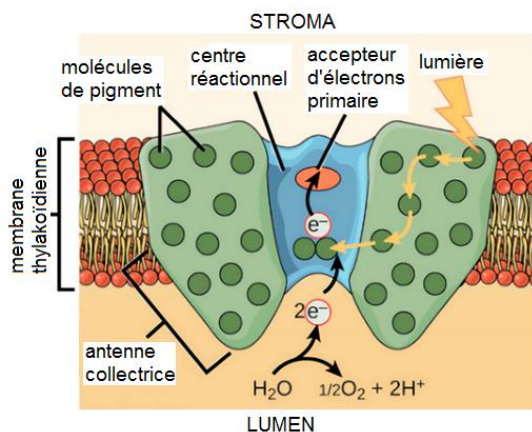


Figure 80. Photosystème II
[43 modifiée]

Un photosystème se compose d'une antenne collectrice de la lumière (complexe contenant 250 à 400 molécules de pigment) et d'un centre réactionnel (transfert de l'énergie lumineuse à des molécules de pigment). La lumière est absorbée par la chlorophylle a et la chlorophylle b, ou piégée accessoirement par les caroténoïdes avant d'être transmise à la chlorophylle. Les photosystèmes diffèrent par la forme de leur antenne, leur localisation dans la membrane thylakoïdienne, les protéines associées aux pigments, et la gamme d'absorption

de la lumière par ces derniers. Ils sont généralement divisés en deux types, photosystème II (PSII) et le photosystème I (PSI) absorbant respectivement à 680 et 700 nm.

Dans le centre réactionnel du PSII, l'énergie lumineuse est transférée à une paire de molécules spéciales de chlorophylle a, appelée P680 (Figure 80), dont l'excitation permet le transfert d'électrons à un accepteur primaire. L'énergie chimique issue de lumière absorbée par la chlorophylle permet aussi la photolyse de l'eau en hydrogène et oxygène. Les électrons perdus par le P680 sont ensuite transmis vers la paire spéciale de chlorophylle du PSI (P700) à travers une branche de la chaîne de transport d'électrons photosynthétique (série de réactions d'oxydoréduction). Ces électrons sont de nouveau stimulés par l'énergie lumineuse absorbée par le PSI et transférés à de nouveaux accepteurs (NADP^+) en formant le NADPH pour des réactions de réduction de carbone du **cycle de Calvin**, appelé aussi cycle de Calvin-Benson dans le stroma. Le PSI peut aussi effectuer un transport cyclique d'électrons couplé à la synthèse d'ATP.

Lors de cette phase, indépendant de la lumière, le cycle de Calvin utilise l'énergie chimique de l'ATP et du NADPH pour transformer le CO_2 en composés organiques, notamment le glucose. La première étape de la fixation du carbone (réaction de carboxylation) dans le cycle de Calvin est réalisée par un enzyme appelé **Rubisco** (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase). En présence d'une concentration élevée d' O_2 , le Rubisco favorise la réaction d'oxygénation au moyen de sa fonction oxygénase. Ce qui se traduit, au contraire, par une consommation de l' O_2 , la libération du CO_2 et l'oxydation de substrats photosynthétiques. Ce processus de **photorespiration** implique trois compartiments cellulaires : chloroplaste, peroxyosome et mitochondrie.

9 Classification biologique

9.1 Nomenclature biologique

La classification scientifique des espèces du vivant associe la **systématique**, en tant que méthode ou ensemble de méthodes de classement, et la **taxonomie** ou **taxinomie**, comme résultat de la méthode de classification. En raison de la définition très hétérogène du terme "taxinomie", il est souvent considéré comme équivalent du terme "systématique". En fait, de nombreuses règles formelles sont utilisées pour la dénomination et la classification du vivant, et figurent -pour les plantes par exemple- dans l'*International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*, régulièrement révisé (<https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>).

Une hiérarchie de termes de classement abstraits, correspondant à des rangs ou des catégories taxonomiques, est établie. Le nom d'une espèce est un binôme (combinaison binaire) et se compose deux mots, le nom de **genre** avec une première lettre en majuscule (ex. *Achillea*) et un nom d'**espèce** toujours en minuscule (ex. *millefolium*) pour l'espèce de plante (*Achillea millefolium*). L'utilisation sans équivoque d'un nom d'espèce implique également l'**auteur** qui a décrit l'espèce. Dans le cas d'*Achillea millefolium* L., L. signifie Linné ; cette méthode d'affectation de noms bien précis aux êtres vivants désigne la **nomenclature binomiale**. En botanique, une nouvelle espèce est considérée comme "valablement" publiée dans le code actuel lorsque certains critères sont remplis, dont :

- ✓ le choix d'un nom conforme aux règles établies, en latin (souvent avec des racines grecques) ou en anglais (depuis le 1er janvier 2012) ;
- ✓ la publication d'une description ou d'un diagnostic ;
- ✓ et la désignation d'un type (d'une espèce ou d'un taxon intra-spécifique) à déposer dans un herbier, de manière à être accessible à tous.

Les noms supérieurs au rang de l'espèce sont uninominaux (ex. *Achillea*). Un genre est caractérisé par une espèce et une famille par un genre. Lorsque plusieurs noms sont valablement publiés pour un taxon, le nom ayant été publié en premier est retenu. En cas de révision de taxa, les noms valables sont conservés en tant que synonymes du nom actualisé. Les principaux rangs taxonomiques, leurs terminaisons habituelles ainsi que des taxons relevant de l'exemple de l'achillée millefeuille (*Achillea millefolium*) sont consignés dans le Tableau 3. Selon la littérature (groupe de vivants, langue de publication...), le plus haut niveau de classification des êtres vivants est le "**domaine**" ou "empire", suivi pour les rangs inférieurs par "**règne**", "**embranchement**" ou "division" ou "phylum", "**classe**", "**ordre**", "**famille**", "**genre**" et "**espèce**".

9.2 Règnes du vivant

Les critères de classification du monde vivant ont changé au fil du temps : un simple usage (nourriture, abri, protection...), puis des critères plus scientifiques proposés par Aristote (morphologie des plantes et la présence du sang rouge chez les animaux) et un système de classification à deux règnes (Plantae et Animalia) mis au point à l'époque de Linné. Comme il a été souligné au début de ce texte, Whittaker a proposé en 1969 cinq règnes de vivants (Monera, Protista, Fungi, Plantae et Animalia) en se référant à des critères de classification plus avancés, à savoir la structure cellulaire, l'organisation du corps, le mode de nutrition et de

reproduction, et les relations phylogénétiques (Tableau 1, Tableau 4). Les protistes, dont les membres sont principalement aquatiques, incluent tous les eucaryotes unicellulaires et, par suite, ne gardent pas des limites bien définies avec les autres règnes eu égard à certaines de leurs caractéristiques fonctionnelles. Par exemple, un "protiste photosynthétique" pour un biologiste peut être une "plante" pour un autre.

Tableau 3. Aperçu des principaux rangs taxonomiques, de leurs terminaisons normalisées ainsi que des unités taxonomiques à l'exemple de l'achillée millefeuille (*Achillea millefolium* L.)
[30 modifiée]

Rang taxonomique (français, latin, abréviations)	Terminaisons habituelles	Unités taxonomiques (exemples, synonyme)
Royaume (<i>regnum</i>)*	-	Eukarya
Sous-royaume (<i>subregnum</i>)	-bionta	Chlorobionta
Division ou tribu (<i>divisio</i> ou <i>phylum</i>)	-phyta, -mycota	Streptophyta
Subdivision (<i>subphylum</i>)	-phytina, -mycotina	Spermatophytina
Classe (<i>classis</i>)	-phyceae, -mycètes, -opsida	Magnoliopsida
Sous-classe (<i>subclassis</i>)	idae	-
Ordre supérieur (<i>superordo</i>)	-anae	-
Ordre (<i>ordo</i>)	-ales	Asterales
Famille (<i>familia</i>)	-aceae	Asteraceae (= Compositae)
Sous-famille (<i>subfamilia</i>)	-oideae	Asteroideae
Tribus (<i>tribus</i>)	-eae	Anthemideae
Sous-tribus (<i>subtribus</i>)	-inae	Matricariinae
Genre (<i>genus</i>)	-	<i>Achillea</i>
Section (<i>sectio</i> , sect.)	-	<i>Achillea</i> sect. <i>Achillea</i>
Série (<i>series</i> , sec.)	-	-
[Agrégat (agg.)]	-	<i>Achillea millefolium</i> agg.
Espèce (<i>species</i> , spec. ou sp.)	-	<i>Achillea millefolium</i> L.
Sous-espèce (<i>subspecies</i> , subsp. ou ssp.)	-	<i>A. m.</i> subsp. <i>sudetica</i>
Variété (<i>varietas</i> , var.)	-	-
Forme (<i>forma</i> , f.)	-	<i>A. m.</i> subsp. s. f. <i>rosea</i>

* dans le système de classification Whittaker, le rang "Règne" est réservé aux Plantae

Tableau 4. Caractéristiques des cinq royaumes du monde vivant
[44 modifiée]

Caractères	Royaumes				
	Monera	Protista	Fungi	Plantae	Animalia
Type de cellule	procaryote	eucaryote			
Paroi cellulaire	non cellulosique (polysaccharides et acides aminés)	présente dans certains	présente avec chitine	présente (cellulose)	absente
Membrane nucléaire	absente	présente			
Organisation du corps	cellulaire		multicellulaire /tissu mou	tissu/organe	tissu/organe/système d'organes
Mode de reproduction	scissiparité	sexué et asexué			sexué
Mode de nutrition	autotrophe (chimiosynthèse et photosynthétique) et hétérotrophes (saprophyte/ parasite)	autotrophe (photosynthétique) et hétérotrophe	hétérotrophe (saprophyte/ parasite)	autotrophe (photosynthétique)	hétérotrophe (holozoïque/ saprophyte/etc.)

En fonction de l'amélioration de l'état des connaissances sur les caractéristiques et les relations évolutives du monde vivant, un changement de ces critères de classification pourra être observé à l'avenir. Des organismes acellulaires comme les virus, les viroïdes et les prions, ainsi que les lichens ne trouvent pas leurs places dans ce système de classification des cinq règnes. A noter que les lichens sont des associations symbiotiques entre une composante algale (phycobionte) et une composante fongique (mycobionte). *Dans le contexte de ces notes de cours, les principaux sous-groupes et le cycle chromosomique des Fungi, Plantae et Animalia sont relativement décrits.*

9.2.1 Fungi

Les champignons (fungi ; Tableau 4) présentent une grande diversité de morphologie et d'habitat. Ils préfèrent les endroits chauds et humides et peuvent aussi vivre en symbiose, en association avec des algues (lichens) et avec les racines de plantes supérieures (mycorhizes). Leur structure est filamenteuse, appelée **mycélium**, correspondant à un enchevêtrement de nombreux filaments très fins et ramifiés. L'**hyphe** est l'élément constitutif de base des mycéliums, et peut être cloisonné (présence de septums) ou non. Ces derniers consistent en des tubes continus remplis de cytoplasme multinucléés, dits hyphes cœnocytiqes ou **cœnocytes**.

La reproduction des champignons peut se faire par voie asexuée ou végétative (fragmentation, fission et bourgeonnement) au moyen de spores appelées **conidies** (conidiospores), **sporangiospores** ou **zoospores**. La reproduction sexuée se fait par des **oospores**, des **ascospores** et des **basidiospores**, produites dans des organes de fructification. Le cycle sexuel comprend les trois étapes suivantes : **plasmogamie** (fusion de protoplasmes entre deux gamètes mobiles ou non), **caryogamie** (fusion de deux noyaux) et méiose dans le zygote, donnant des spores haploïdes (Figure 81).

En fonction du type de champignon, les cellules diploïdes ($2n$, **diplophase**) sont issues directement de la fusion de deux cellules haploïdes ou de la fusion de deux hyphes compatibles et haploïdes (n , **haplophase**). Chez d'autres (ascomycètes et basidiomycètes), un stade dikaryotique intermédiaire ($n+n$, **dikaryophase**). Les noyaux parentaux fusionnent ultérieurement et les cellules deviennent diploïdes.

D'autre part, quatre classes du règne des champignons sont distinguées selon la morphologie du mycélium, le mode de formation des spores et les organes de fructification :

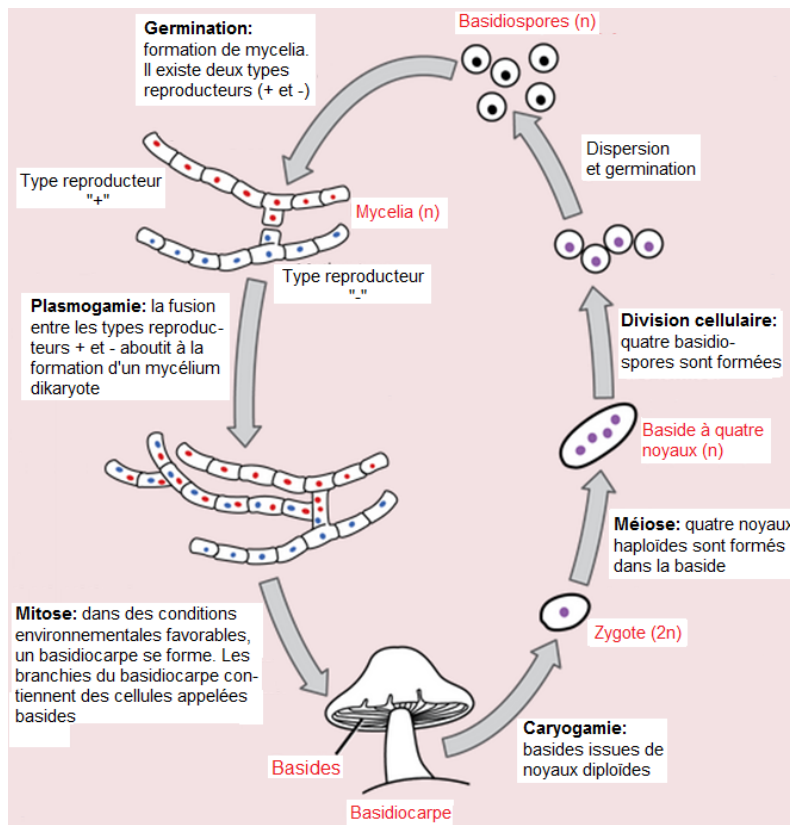


Figure 81. Cycle de reproduction sexuée des basidiomycètes
Le cycle de vie d'un basidiomycète alterne des générations de mycéliums haploïdes et dikaryotes. Les mycéliums primaires haploïdes fusionnent pour former un mycélium secondaire dikaryotique, qui est le stade dominant du cycle de vie et produit le basidiocarpe [45 modifiée]

✓ **Phycomycetes**

- Habitat- aquatique, sur le bois en décomposition en endroits humides, ou parasites sur les plantes
- Hyphe- septal et cœnocytaire
- Reproduction asexuée- zoospores (mobiles) ou **aplanospores** (non mobiles)
- Reproduction sexuée

- Spores- produites de manière endogène dans le **sporange**
- Zygosporé- formée par la fusion de deux gamètes
- Gamètes- à morphologie similaire (isogame) ou dissimilaire (anisogame ou oogame)
- Ex.- *Mucor*, *Rhizopus*, *Albugo*

✓ **Ascomycetes**

- Habitat- saprophytes, décomposeurs, parasites ou coprophiles
- Hyphe- ramifié et septal
- Reproduction asexuée- conidies

- Reproduction sexuée- ascospores produites de manière endogène dans des ascocarpes
- Ex.- *Aspergillus*, *Elaphomyces*, *Tuber*

✓ **Basidiomycetes**

- Habitat- sol, sur les troncs et les souches d'arbres et dans les plantes vivantes en tant que parasites
- Hyphe- ramifié et septal
- Reproduction asexuée- fragmentation

- Reproduction sexuée- basidiospores produites de manière exogène sur la baside (basidiocarpes)
- Ex.- *Agaricus*, *Ustilago*, *Puccinia*

✓ **Deuteromycetes**

- Habitat- saprophytes, parasites ou décomposeurs de litière
- Hyphe- septal et ramifié
- Reproduction asexuée- conidies
- Ex.- *Alternaria*, *Colletotrichum*, *Trichoderma*

9.2.2 Plantae

Les plantes (Plantae ; Tableau 4) regroupent tous les organismes eucaryotes contenant de la chlorophylle (proéminence des chloroplastes). Quelques membres de ce règne sont toutefois partiellement hétérotrophes, tels les plantes carnivores (*Drosophyllum*, *Utricularia*) ou parasites (*Cuscuta*), ou semi-hétérotrophe comme les hémiparasites (*Viscum*).

Le règne des Plantae comprend les algues multicellulaires vertes, brunes et rouges, les hépatiques, les anthocérotes, les mousses, les fougères, les plantes à graines avec ou sans fleurs. Ces organismes sont principalement immobiles et vivants ancrés à un substrat et ont des cellules fréquemment vacuolées et des organes reproducteurs multicellulaires. Le cycle de vie des plantes présente une alternance de deux phases :

- ✓ une haplophase, allant de la méiose à la fécondation, et caractérisée par un gamétophyte (n), individu issu d'une spore et produisant des gamètes,
- ✓ et une diplophase, allant de la fécondation à la méiose, et caractérisée par un sporophyte (2n), individu né d'un zygote et produisant des spores (Figure 82).

Le nombre et la durée des phases haploïdes et diploïdes par cycle de vie, et le fait que ces phases vivent indépendamment ou non, varient selon les groupes de plantes. Le règne des plantes est subdivisé en deux sous-règnes, quatre divisions et deux sous-divisions, principalement sur base de caractéristiques structurelles et de reproduction :

✓ **Cryptogamae**

- **Thallophyta** (Algae)

- Habitat- aquatique d'eau douce ou salée, neige (Cryophytes), eau chaude (Thermophytes), sur d'autres végétaux (Épiphytes), à l'intérieur d'autres plantes (Endophytes) ou parasites d'autres plantes
- Structure- plantes simples non vasculaires
- Reproduction sexuée- organes sexuels unicellulaires, pas de formation d'embryons
- Ex. *Ulva*, *Anabaena*, *Cephaleuros*

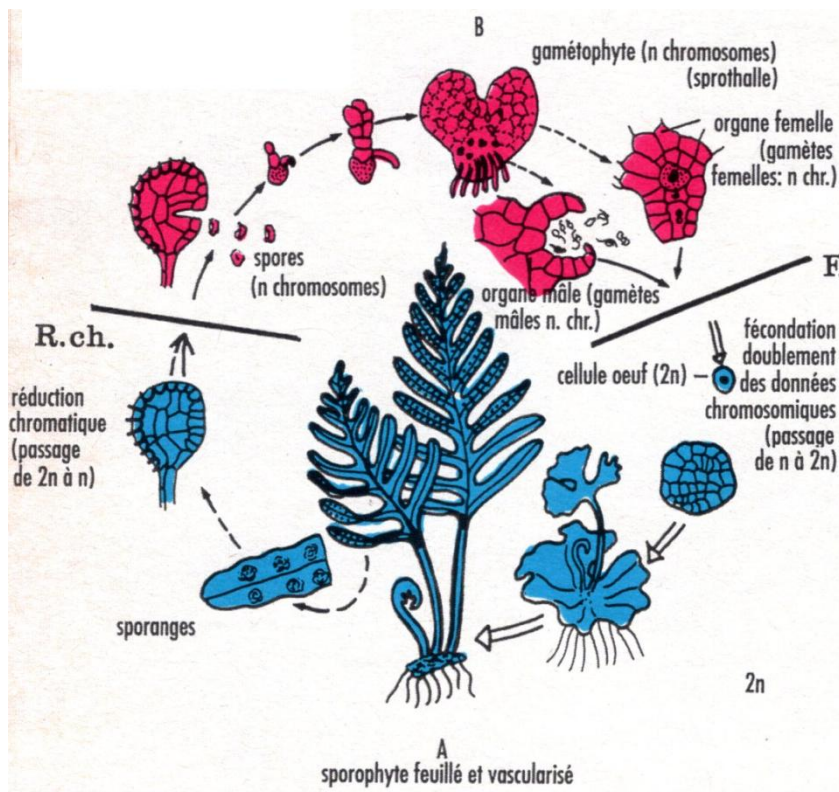


Figure 82. Cycle de reproduction sexuée d'une fougère (Pteridophyta)
 Alternance d'une plante feuillée indépendante (A), diploïde, appelée sporophyte, et d'une plante indépendante (B), haploïde, appelée gamétophyte. F., fécondation ; R. ch., réduction chromatique [46]

○ Bryophyta

- Habitat- terrestre, sec ou aquatique, endroits humides et ombragés
- Structure- plantes simples non vasculaires

○ Pteridophyta

- Habitat- principalement terrestres, lieux ombragés
- Structure- plantes vasculaires sans fleurs ni graines
- Reproduction sexuée- gamétophytes et sporophytes
- Différenciation-
 - pas de racine, présence de rhizome (Sous-embranchement des **Psilopsida**)

- Reproduction sexuée- organes sexuels masculin (anthéridie) et féminin (archégone)
- Ex.- *Polytrichum*, *Phaeoceros*, *Conocephalum*

- différencié en racine, tige et feuille, développement des sporanges à l'aisselle des sporophylles (**Lycopsidea**)
- tige différenciée en nœuds et entre-nœuds, microphylls (**Sphenopsida**)
- plante bien différencié en racine, tige et feuilles, mégaphylles (**Pteropsida**)

- Ex.- *Psilotum*, *Equisetum*, *Pteridium*

✓ Phanerogamae

○ Spermatophyta

▪ Gymnospermae

- Habitat- terrestre

- Structure- plantes vasculaires à graines nues, seules ou

dans des cônes, sans fleurs
ni fruit

- Reproduction sexuée- gamètes femelle (ovule nu) et mâle (pollen) ; Figure 83

- Ex.- *Ephedra*, *Ginkgo biloba*, *Abies*

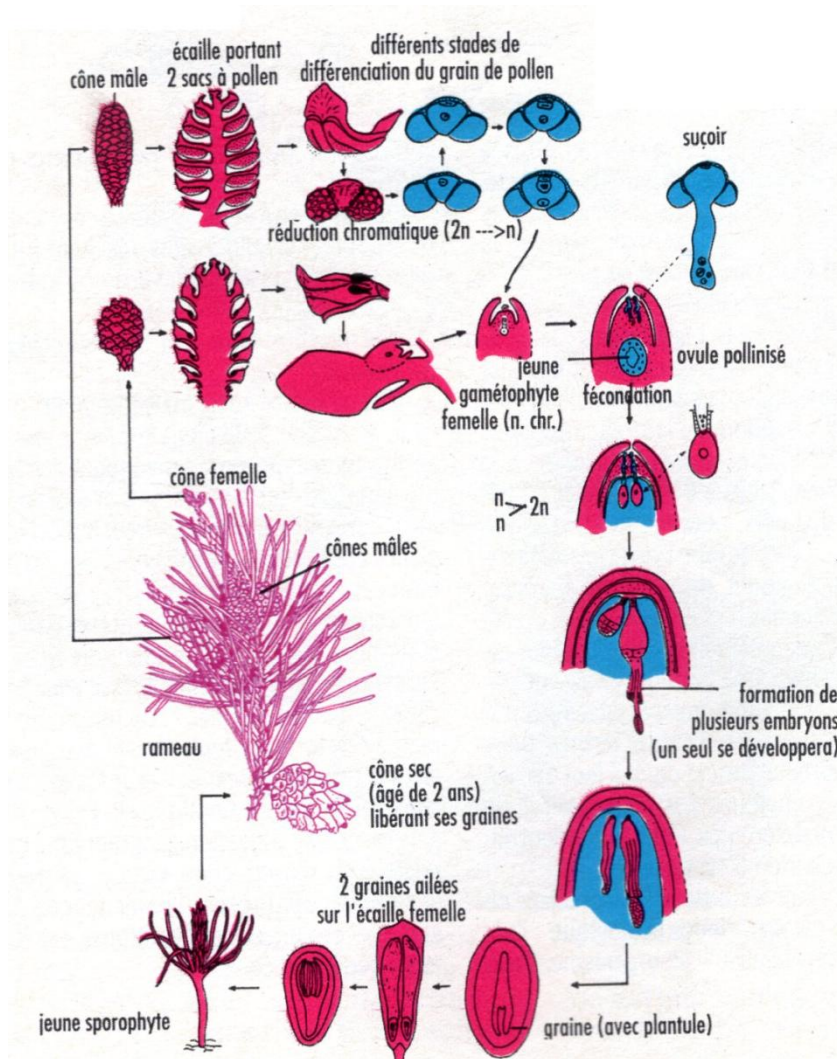


Figure 83. Cycle de reproduction sexuée d'un pin (Gymnospermae)

Le cône mâle produit du pollen (gamétophytes mâles), tandis que le cône femelle différencie des ovules (contenant chacun un gamétophyte femelle). Grâce à la différenciation d'un "tube pollinique", un gamète mâle véhiculé par le tube fécondera un gamète femelle d'un ovule. Ce dernier se transforme en graine qui se détachera (pas le fruit) [46]

▪ Angiospermae

- Habitat- terrestre, aquatique, parasite, épiphyte
- Structure- plantes vasculaires à fleurs et graines enfermées dans un fruit (Figure 84)
- Reproduction sexuée- cellules sexuelles (ovule enfermée dans un ovaire) et mâle (pollen)

• Classe des Dicotylédones (Magnoliopsida)

- ♦ racines pivotantes
- ♦ feuilles à nervation réticulée
- ♦ fleurs tétramères ou pentamères
- ♦ 2 à 6 faisceaux cribrovasculaires (faisceaux con-

- ducteurs) disposés en anneau, avec cambium
- ♦ graines à deux cotylédons
- Classe des Monocotylédones (Liliopsida)
- ♦ racines adventives
- ♦ feuilles simples à nervation parallèle

- ♦ fleurs trimères
- ♦ de nombreux faisceaux cribro-vasculaires dispersés, sans cambium
- ♦ graines à un seul cotylédon
- Ex.- *Triticum*, *Ranunculus*, *Orchis*

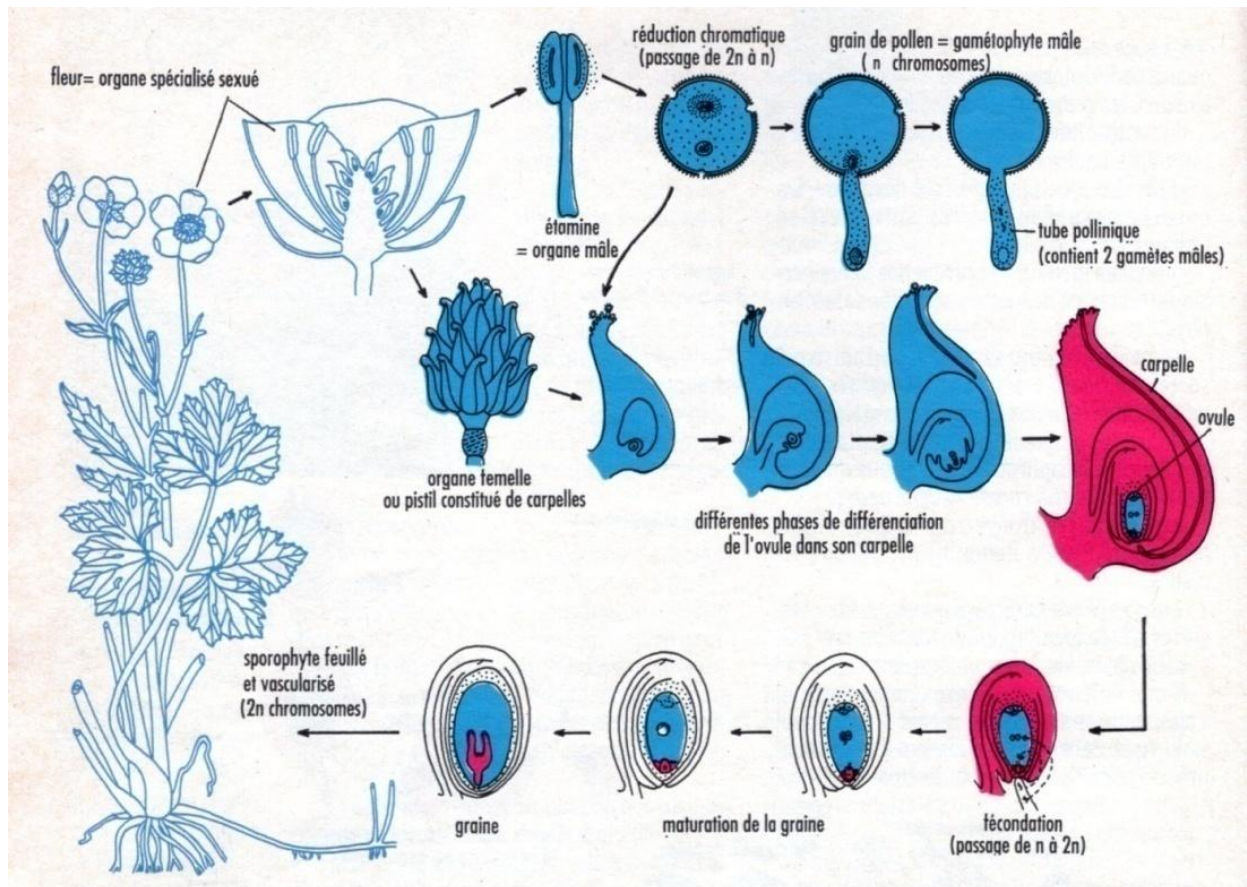


Figure 84. Cycle de reproduction sexuée d'une renoncule (Angiospermae)

Le grain de pollen (gamétophyte mâle), grâce à son tube pollinique, fécondera l'ovule enfermé dans un carpelle (sorte de feuille qui enveloppe complètement et isole l'ovule du milieu extérieur). L'ovule fécondé se transforme en graine, tandis que le carpelle se transforme en fruit [46]

9.2.3 Animalia

Le développement des organismes animaux (Animalia, Tableau 4) s'effectue en phase diploïde ; les gamètes directement issus de la méiose sont les seules cellules haploïdes. La reproduction sexuelle se fait par copulation du mâle et de la femelle, suivie d'un développement embryologique et d'un mode de croissance précis, donnant enfin des adultes de forme et de taille définies. La plupart des animaux sont capables de se déplacer. Ils se nourrissent directement ou indirectement de plantes. Après leur ingestion, les aliments sont

digérés dans une cavité interne, et peuvent être stockés sous forme de réserves de glycogène ou de graisse.

La classification des animaux se réfère à des caractéristiques principales, telles la symétrie corporelle, la nature du **cœlome** (cavité se formant au cours du développement de l'embryon), l'organisation cellulaire, la **notocorde** (tige cartilagineuse s'étendant sur toute la longueur de l'embryon), les types de systèmes circulatoire, digestif et reproducteur... Deux types d'appareil digestif sont distingués, incomplet (une seule ouverture vers l'extérieur du corps) et complet (deux ouvertures différentes vers l'extérieur du corps). On reconnaît aussi deux sortes de système circulatoire. L'un est ouvert, où le sang est pompé par le cœur et toutes les cellules et tous les tissus sont directement baignés par ce sang, et l'autre fermé, où le sang circule dans une série de vaisseaux de taille et de diamètre variables. Sur base de ces caractéristiques, entre autres, onze embranchements d'Animalia peuvent être définis :

- ✓ Organisation cellulaire (amas de cellules libres)

1. Porifera

Ex. *Leucosolenia*, *Clathrina*

- ✓ Organisation en tissu, organe ou système d'organes

- Symétrie axiale

- Cnidocytes (cellule explosive contenant une toxine)

2. Cœlenterata (Cnidaria)

Ex. - *Hydra*

- Rangées de cils (peignes locomoteurs)

3. Ctenophora

Ex. - *Pleurobrachia*

- Symétrie bilatérale

- Sans cœlome

4. Platyhelminthes

Ex. - *Dendrocoelum*

- Pseudo-cœlome

5. Aschelminthes

Ex. - *Ascaris*

- Vrai cœlome

- Vraie cavité corporelle

6. Annelida

Ex. - *Syllis*

- Pattes articulées

7. Arthropoda

Ex. - *Culex*

- Système circulatoire ouvert

8. Mollusca

Ex. - *Gyraulus*

- Sans notocorde

9. Echinodermata

Ex. - *Crossaster*

- Système nerveux épidermique

10. Hemichordata

Ex. - *Glossobalanus*

- Système nerveux central

11. Chordata

Ex. - *Gnathostomata*

Références

- [1] Janvier P. 1990. 3.2 milliards d'années ou tout baigne. Sci. Vie Hors-Sér. 56–67
- [2] La cellule : constituants et organisation générale. https://www.editions-ellipses.fr/PDF/9782340025882_extrait.pdf [Accès 29.01.2023]
- [3] Vincent P. 1980. Biologie, terminale D. Librairie Vuibert, Paris
- [4] Ennabili A. 2018. Génie biologique (Notes de cours et illustrations). <https://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.19054.25929>
- [5] Le Virus SARS-Cov-2, son origine, sa transmission, les tests PCR, le test sérologique. <file:///C:/Users/dell/Downloads/booklet%20coronavirus%20chap%201%20v14.pdf> [Accès 29.01.2023]
- [6] Anonymes
- [7] Quentin F., Gallet P.F., Guilloton M., Quintard B. 2015. Biochimie en 84 fiches, 2^e édition. Dunod, Paris
- [8] Lee Adair W. 2007. Carbohydrates. In S.J. Enna & D.B. Bylund (eds), XPharm : the comprehensive pharmacology reference. Elsevier Inc.
- [9] <https://www.thoughtco.com/polysaccharide-definition-and-functions-4780155> [Accès 05.02.2023]
- [10] https://biochim-agro.univ-lille.fr/lipides/co/Cours_A_1_b.html [Accès 05.02.2023]
- [11] MM. Campan et Paniel (sous la direction) 1967. Biologie, terminale C. Librairie Hachette, Paris
- [12] Michael Eisenstein. Les protéines, nouveau terrain de jeu de l'IA. <https://www.pourlascience.fr/sd/informatique/les-protéines-nouveau-terrain-de-jeu-de-l-ia-23683.php> [Accès 05.02.2023]
- [13] <https://www.differencebetween.com/difference-between-nucleotide-and-vs-nucleoside/> [Accès 06.02.2023]
- [14] <https://www.shutterstock.com/fr/search/uracile> [Accès 06.02.2023]
- [15] https://www.researchgate.net/figure/Structure-chimique-de-la-double-helice-dADN-Les-premieres-etudes-de-diffraction-aux_fig5_48908664 [Accès 06.02.2023]
- [16] Microscope et techniques de microscopie optique. <https://www.afblum.be/bioafb/microsco/microsco.htm> [Accès 08.02.2023]
- [17] <https://www.afblum.be/bioafb/niveinte/niveinte.htm> [Accès 11.02.2023]
- [18] Callen J.C. et coll. 2005. Biologie cellulaire. Des molécules aux organismes, 2^e édition. Dunod, Paris
- [19] <https://www.notrenature.be/banque-des-especes/puce-seau> [Accès 10.02.2023]
- [20] <https://www.futura-sciences.com/sante/definitions/biologie-microscope-lumiere-polarisee-7796/> [Accès 10.02.2023]
- [21] <https://www.microscopyu.com/galleries/fluorescence/cells> [Accès 10.02.2023]
- [22] <https://www.bioimaging.ubc.ca/equipment/electron-microscopes/> [Accès 10.02.2023]
- [23] Zierdt C.H. 1991. *Blastocystis hominis*-Past and future. Clin. Microbiol. Rev. 61–79
- [24] https://www.researchgate.net/figure/Photographies-de-grains-de-pollen-prises-en-microscopie-electronique-a-balayage-Les_fig3_278646130 [Accès 10.02.2023]
- [25] Column chromatography. <https://www.chem.ucla.edu/~bacher/General/30BL/tips/column1.html> [Accès 11.02.2023]
- [26] Coskun O. 2016. Separation techniques: Chromatography. North Clin. Istanbul. 3(2): 156–60. doi: 10.14744/nci.2016.32757
- [27] van Asten AJ, van der Wiel CW, Nikolaou G, Houwers DJ, Gröne A. 2009. A multiplex PCR for toxin typing of *Clostridium perfringens* isolates. Vet. Microbiol. 136(3-4): 411–412. doi: 10.1016/j.vetmic.2008.11.024
- [28] https://www.researchgate.net/figure/Representation-en-trois-dimensions-de-la-structure-de-la-paroi-des-bacteries-gram_fig8_48908018 [Accès 12.02.2023]
- [29] https://www.researchgate.net/figure/Representation-graphique-des-differentes-couches-de-la-paroi-cellulaire-La-cellule-est_fig13_330837084 [Accès 12.02.2023]
- [30] Kadereit J.W., Körner C., Nick P., Sonnewald U. 2021. Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Auflage. Springer Spektrum. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8>
- [31] Brack A. 1990. Premiers signes de vie. Sci. Vie Hors-Sér. 22–29
- [32] Forterre P. 1990. Rencontre du troisième type : les archaebactéries. Sci. Vie Hors-Sér. 30–42

- [33] Sel et équilibre hydrique. <https://selexpose.wixsite.com/sel-et-nutrition/laquaporine> [Accès 19.02.2023]
- [34] Perméabilité membranaire. <https://sd50fe0444d5d4ca.jimcontent.com/download/version/1351502611/module/6870114886/name/Perm%C3%A9abilit%C3%A9%20membranaire.pdf> [Accès 24.10.2022]
- [35] Blouin C.M. 2013. Endocytose sans clathrine. La voie est libre ! med./sci. 29 : 890–896
- [36] What is the Cytoskeleton? <https://www.mechanobio.info/cytoskeleton-dynamics/what-is-the-cytoskeleton/#what-is-the-cytoskeleton> [Accès 26.10.2022]
- [37] La synthèse des protéines. <https://www.afblum.be/bioafb/syntprot/syntprot.htm> [Accès 11.03.2022]
- [38] Lebreton A. 2006. Dynamique des facteurs pré-ribosomiques au cours de la biogenèse de la grande sous-unité ribosomique chez *S. cerevisiae*. Thèse de doctorat, Université Paris 7
- [39] Wawrzyniak I., Poirier P., Viscogliosi E., Dionigia M., Texier C., Delbac F., El Alaoui H. 2013. Blastocystis, an unrecognized parasite: an overview of pathogenesis and diagnosis. Ther. Adv. Infect. Dis. 1(5): 167–178. DOI: 10.1177/2049936113504754
- [40] https://www.researchgate.net/figure/Mecanisme-de-la-nutrition-digestion-et-excretion-chez-la-paramécie-Samworth-et-Morgan_fig8_350592092 [Accès 18.03.2023]
- [41] Cohen-Bazire G., Kunisawa R., Pfennig N. 1969. Comparative study of the structure of gas vacuoles. J. Bacteriol. 100(2): 1049–1061
- [42] Kara Rogers 2023. Mitochondrio. Encyclopaedia Britannica, Inc. <https://www.britannica.com> <https://www.britannica.com/science/mitochondrion> [Accès 21.03.2023]
- [43] <https://www.aquaportail.com/definition-579-antenne-collectrice.html> [Accès 29.03.2023]
- [44] Biological classification. <https://ncert.nic.in/textbook/pdf/kebo102.pdf> [Accès 01.04.2023]
- [45] Basidiomycota: The Club Fungi. <https://courses.lumenlearning.com/wm-biology2/chapter/basidiomycota/> [Accès 02.04.2023]
- [46] Lemoigne Y. 1990. Plantes d’hier et d’aujourd’hui. Sci. Vie Hors-Sér. 44–54