

Daniel Richard, Gaëlle Richard, Christine Joly-Viard, Jean-Paul Bellier

Atlas du vivant

Caractéristiques, évolution, classification

2^e ÉDITION

DUNOD

Illustrations de couverture : Branche (Alex Stemmers/Shutterstock) ;
Lion (pearlmedia/Fotolia) ; Daphnie (Lebendkulturen.de/Shutterstock) ;
Champignon (Lizard/Shutterstock) ; Caméléon (OMP.stock/Shutterstock) ;
Papillon (Ritam - Dmitrii Melgunov/Shutterstock)

Nous avons fait tout ce qui était en notre pouvoir pour obtenir
les autorisations de reproduction nécessaires pour cet ouvrage.
Toute omission qui nous sera signalée se verra rectifiée dans
le prochain tirage.

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>	<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
--	--



© Dunod, 2014, 2023
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-084795-2

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Sommaire

Avant-propos	5
Remerciements	6
1. Les caractéristiques du vivant	
Fiche 1 L'unité du vivant	9
Fiche 2 La structure de la membrane plasmique	11
Fiche 3 Les échanges transmembranaires	13
Fiche 4 Le cytosquelette	15
Fiche 5 Les mitochondries	17
Fiche 6 Les plastes des Chloroplastidés	19
Fiche 7 Le noyau des cellules eucaryotes	21
Fiche 8 Le métabolisme intermédiaire	23
Fiche 9 Les enzymes	25
Fiche 10 La mitose des cellules eucaryotes	27
Fiche 11 La méiose et la fécondation des cellules eucaryotes	29
2. L'évolution du vivant	
Fiche 12 L'évolution, théorie unificatrice de la biologie	31
Fiche 13 Les bases génétiques de l'évolution	33
Fiche 14 L'épigénétique	35
Fiche 15 Les forces évolutives	37
Fiche 16 Un exemple d'adaptation : le vol des Oiseaux	39
Fiche 17 Un exemple d'adaptation : la montée de la sève chez les Spermatophytes	41
Fiche 18 Les premières traces de vie sur Terre	43
Fiche 19 Les grandes crises évolutives du vivant	45
Fiche 20 La faune d'Édiacara	47
Fiche 21 La faune de Burgess	49
Fiche 22 La faune et la flore du Dévonien	51
Fiche 23 La faune et la flore du Carbonifère	53
Fiche 24 Le Secondaire	55
Fiche 25 Le Quaternaire	57
Fiche 26 « Les temps modernes »	59
3. La biodiversité et la classification phylogénétique du vivant	
Fiche 27 La notion de biodiversité	61
Fiche 28 Les biomes	63
Fiche 29 La notion d'écosystème	65
Fiche 30 La reconstruction des liens de parenté entre espèces	67
Fiche 31 La représentation de la parenté entre espèces	69
Fiche 32 Les groupes définis par un arbre phylogénétique	71

4. Les principaux groupes vivants actuels

Fiche 33	Le monde vivant	73
Fiche 34	Les Eucaryotes	75
Fiche 35	Les Bicontes	77
Fiche 36	La lignée verte	79
Fiche 37	Les Embryophytes	81
Fiche 38	Les Trachéophytes	83
Fiche 39	Les Spermatophytes	85
Fiche 40	Les Angiospermes	87
Fiche 41	Les Monocotylédones	89
Fiche 42	Les Eudicotylédones	91
Fiche 43	Les Pentapétalées	93
Fiche 44	Les Fabidées	95
Fiche 45	Les Malvidées	97
Fiche 46	Les Unicontes	99
Fiche 47	Les Eumycètes	101
Fiche 48	Les Métazoaires	103
Fiche 49	Les Eumétazoaires	105
Fiche 50	Les Protostomiens	107
Fiche 51	Les Mollusques	109
Fiche 52	Les Ecdysozoaires	111
Fiche 53	Les Euarthropodes	113
Fiche 54	Les Euchélicérates	115
Fiche 55	Les Pancrustacés	117
Fiche 56	Les Insectes	119
Fiche 57	Les Eumétaboles	121
Fiche 58	Les Malacostracés	123
Fiche 59	Les Deutérostomiens	125
Fiche 60	Les Chordés	127
Fiche 61	Les Vertébrés	129
Fiche 62	Les Actinoptérygiens	131
Fiche 63	Les Téléostéens	133
Fiche 64	Les Eutélostéens	135
Fiche 65	Les Sarcoptérygiens	137
Fiche 66	Les Tétrapodes	139
Fiche 67	Les Amniotes	141
Fiche 68	Les Mammifères	143
Fiche 69	Les Euthériens	145
Fiche 70	Les Boréoeuthériens	147
Fiche 71	Les Primates	149
Fiche 72	Les Oiseaux (1)	151
Fiche 73	Les Oiseaux (2)	153
Glossaire		155
Bibliographie		167
Index		169
Crédits iconographiques		173

Avant-propos

Les êtres vivants sont caractérisés principalement par quatre particularités qui les distinguent des autres structures dynamiques (minérales ou organiques) :

- ils sont organisés en cellules les isolant du milieu extérieur ;
- ils maintiennent leur composition de manière dynamique et ont de ce fait une activité métabolique mettant en jeu des catalyseurs spécifiques, les enzymes ;
- ils utilisent un même code génétique porté par l'ADN ;
- ils sont capables de se reproduire.

Les premières descriptions et classifications datent d'Aristote. Les visions initiales du monde vivant étaient fixistes, les espèces ayant été créées par Dieu et n'évoluant pas. Il fallut attendre le XVIII^e siècle pour que l'idée selon laquelle les espèces ne sont pas immuables, mais évoluent avec le temps. Cette idée, ou théorie de l'évolution, fut énoncée par Charles Darwin (1809-1882). Ce dernier établit que toutes les espèces actuelles sont apparentées à des degrés divers ; c'est-à-dire qu'elles partagent des ancêtres communs, plus ou moins lointains, dont elles sont issues par un mécanisme de descendance avec modification.

Néanmoins, la classification fut longtemps basée uniquement sur des critères de ressemblances morphologiques ou anatomiques entre espèces. Dans les années 1950, Henning propose de tenir compte de l'évolution afin de décrire les espèces. Cette nouvelle classification est qualifiée de classification phylogénétique. Elle est désormais la seule utilisée et permet de faire ressortir les liens de parenté entre espèces, et de mieux appréhender l'évolution elle-même.

Afin d'aborder l'ensemble des aspects du vivant, cet ouvrage est subdivisé en quatre parties :

- les principales caractéristiques des êtres vivants ;
- l'évolution des êtres vivants au cours des temps géologiques ;
- la biodiversité actuelle et les principes de la classification phylogénétique ;
- les principaux groupes vivants actuels.

Il est néanmoins impossible de couvrir l'ensemble des domaines concernés, et des choix ont dû être effectués aux dépens d'autres aspects. En particulier la dernière partie ne prend en compte qu'une fraction des groupes actuels, et les nœuds phylogénétiques ne sont pas exhaustifs. Un arbre phylogénétique partiel représenté sur les couvertures permet au lecteur de se représenter plus aisément la position des groupes concernés.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent à nombre de personnes qui, à divers titres, nous ont permis de réaliser cet atlas du vivant.

- Annie Balay, ancienne professeur de lycées et collèges
- Nicolas Bekkouche, ISYEB, Sorbonne Universités
- Alain Canard, professeur émérite, université de Rennes 1
- Maël Ceillier, photographe, Rennes
- Audrey Chambet, assistante de collections aux herbiers (REN) de l'université Rennes 1
- Alain Dubois, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
- Sandrine Heusser, professeure agrégée à l'ENS de Lyon
- Edouard Hue, ingénieur, membre de Wikimedia France
- Patrick Laurenti, maître de conférences à l'université Paris Diderot
- Bernard Le Garff, ancien maître de conférences, université de Rennes 1
- Frédéric Legendre, maître de conférences au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
- Dominique Perisse, faculté des sciences et techniques d'Épinal
- Fabienne Pradère, professeure agrégée à l'EFPE de Toulouse
- Jean-Pierre Richard, ancien ingénieur d'étude, université de Rennes 1
- Martine Sache-Vella, IEN - circonscription de Champigny/Marne II (18^e)
- Laure Turcati, chargée de mission Flore et Vigie-Nature École à NatureParif
- Frédéric Ysnel, maître de conférences, université de Rennes 1

La culture ce n'est pas avoir le cerveau farci de dates, de noms ou de chiffres, c'est la qualité du jugement, l'exigence logique, l'appétit de la preuve, la notion de la complexité des choses et de l'aridité des problèmes. C'est l'habitude du doute, le discernement dans la méfiance, la modestie d'opinion, la patience d'ignorer, la certitude qu'on n'a jamais tout le vrai en partage; c'est avoir l'esprit ferme sans l'avoir rigide, c'est être armé contre le flou et aussi contre la fausse précision, c'est refuser tous les fanatismes et jusqu'à ceux qui s'autorisent de la raison; c'est suspecter les dogmatismes officiels mais sans profit pour les charlatans, c'est révéler le génie mais sans en faire une idole, c'est toujours préférer ce qui est à ce qu'on préférerait qui fût.

Jean Rostand, *Le droit d'être naturaliste*, 1963.

Éléments constants

Chromosome
Paroi
Membrane plasmique
Cytoplasme
Ribosomes

Éléments facultatifs

Capsule
Fimbriae
Pilus sexuel
Flagelle
Plasmide
Substances de réserve

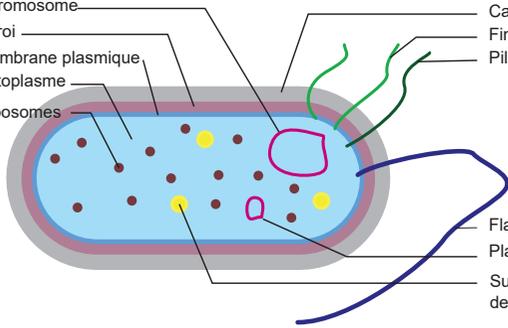


Schéma structural d'une bactérie

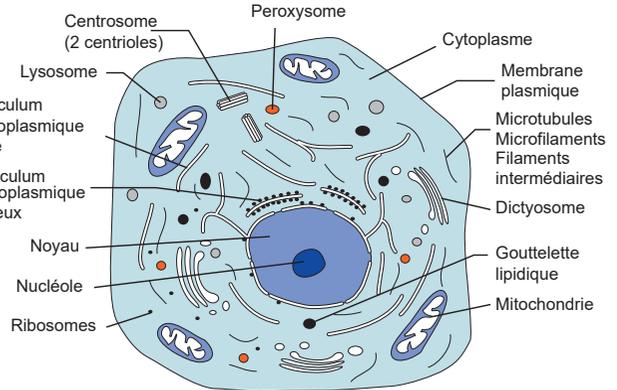
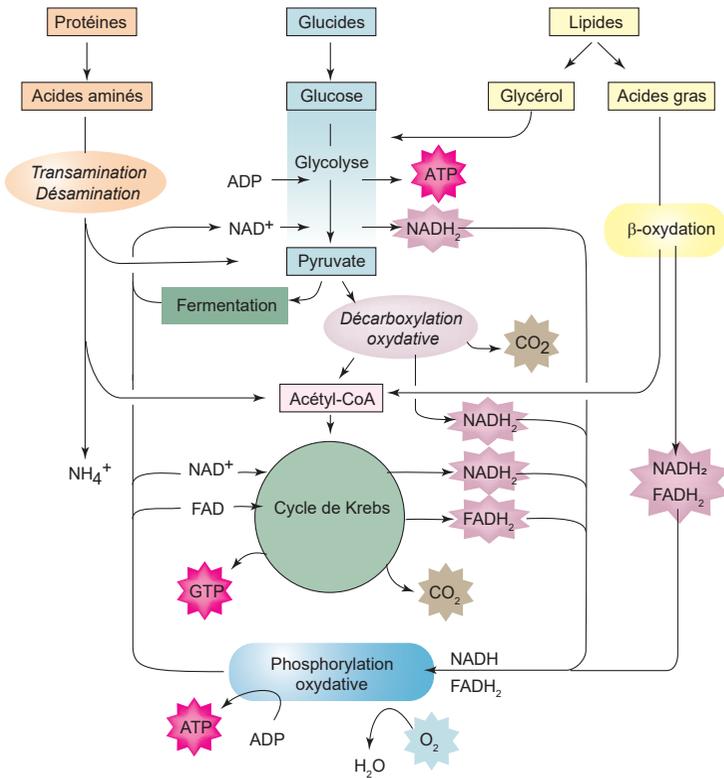
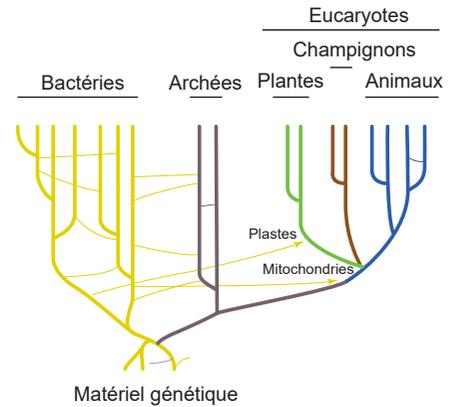


Schéma structural d'une cellule animale



Étapes de la glycolyse et de la β oxydation du cycle de Krebs



Arbre évolutif du vivant

Anciennes classifications du vivant

Haeckel (1894) 3 Règnes	Whittaker (1969) 5 Règnes	Woese et Fox (1977) 6 Règnes	Woese (1990) 3 Domaines
Animal	Animal	Animal	Eucaryotes
Végétal	Champignon Végétal	Champignon Végétal	
Protozoaire	Protiste	Protiste	
	Monère	Archéobactérie Eubactérie	Archées Bactéries

Les êtres vivants sont caractérisés par quatre points communs : ils sont organisés en cellules, ont une activité métabolique, utilisent un même code génétique et sont capables de se reproduire. Cette définition exclut les virus qui ne peuvent se reproduire seuls.

1. L'organisation cellulaire des organismes vivants

a) Les Bactéries et les Archées

Les Bactéries et les Archées sont des organismes unicellulaires procaryotes, c'est-à-dire dépourvus de noyau. Les caractéristiques morphologiques de tous ces organismes, sont extrêmement variables. Les espèces et leur parenté biologique sont définies sur la base de critères moléculaires, par comparaison de leurs séquences d'ARN 16S, voire par séquençage complet du génome. Le matériel génétique est porté par un seul chromosome de structure circulaire, et parfois par des plasmides plus petits.

Les Bactéries possèdent une paroi cellulaire rigide formée de peptidoglycanes contenant de l'acide muramique. L'initiation de la traduction est assurée par un ARN de transfert qui porte une N-formyl méthionine et non de la méthionine comme chez les Archées et les Eucaryotes.

b) Les Eucaryotes

Les cellules Eucaryotes plus complexes, possèdent un noyau refermant plusieurs chromosomes linéaires. Autour se trouve le cytosol au sein duquel baignent des organites mono-membranaires (réticulum rugueux et lisse, dictyosomes, vésicules), et des organites à double membrane (mitochondries et, pour les cellules végétales, des plastides dont les chloroplastes). Ces cellules peuvent être soit isolées (ex. chez les Ciliés) ou regroupées en tissus (ex. chez les Mammifères et les Angiospermes).

2. L'activité métabolique des êtres vivants

Le catabolisme assure la production des molécules pourvoyeuses d'énergie au sein de la cellule telles que l'ATP et les coenzymes réduits.

En présence de dioxygène (aérobie) c'est la dégradation complète des glucides et des lipides, lors de la respiration cellulaire qui assure cette production.

En absence de dioxygène (anaérobie), la fermentation (lactique ou éthanolique, etc.), voie de dégradation partielle, est mise en jeu.

L'anabolisme permet la synthèse de molécules plastiques (protéines, lipides, polynucléotides) qui entrent dans la construction de la cellule (membranes, matériel génétique, cytosquelette, etc.).

3. La capacité à se reproduire

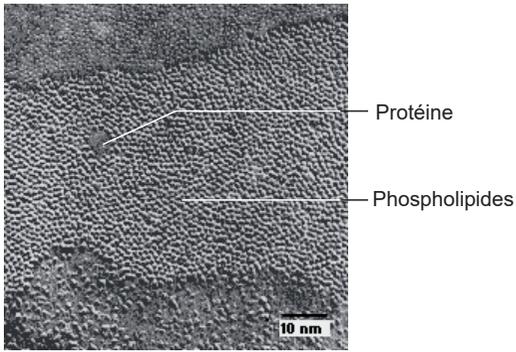
La reproduction asexuée permet aux organismes pères de générer des individus fils à partir d'un lot de cellules à l'issue des nombreuses divisions mitotiques. Ainsi le génome est identique d'une génération à l'autre, c'est un clonage.

La reproduction sexuée est caractérisée par la formation de gamètes mâles, les spermatozoïdes et de gamètes femelles, les ovocytes et ovules des animaux et oosphères des végétaux. Ces cellules sexuelles sont génétiquement originales car elles sont issues de la méiose qui assure des recombinaisons génétiques.

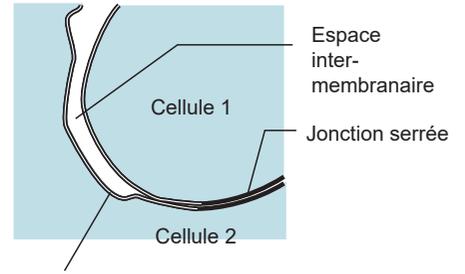
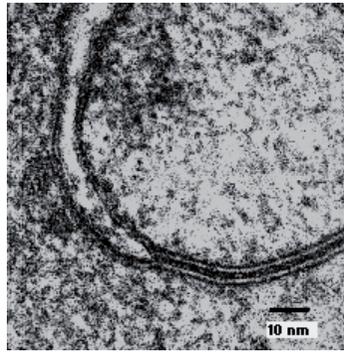
Lors de la fécondation, la rencontre des gamètes conduit à la formation d'une cellule œuf, ou zygote. Cette étape permet alors l'association des différents gènes parentaux au sein d'une cellule qui est alors un être vivant génétiquement original.

4. L'origine des organismes vivants

Les origines de la vie, dont la date demeure incertaine, remonteraient à environ 3,5 à 3,85 milliards d'années. La vie a ensuite pris la forme d'une cellule capable de maintenir son intégrité par rapport à l'environnement, de maintenir un métabolisme cohérent par des échanges avec le milieu environnant, et de se répliquer en produisant d'autres « individus » semblables. Ces trois dernières fonctions sont effectivement essentielles à la vie.

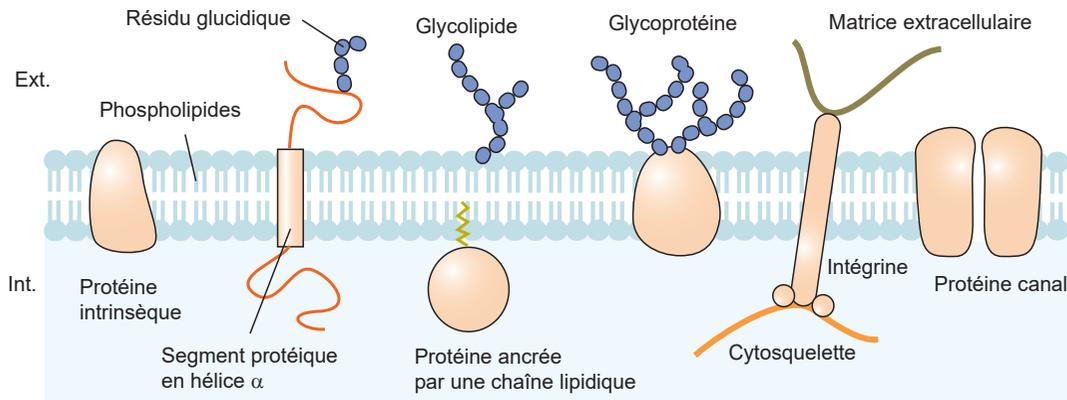


Surface membranaire
(MEB après cryodécapage)



Membrane plasmique
(bicouche de phospholipides)

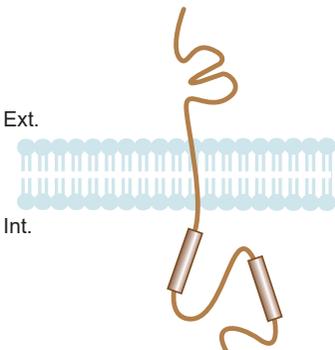
Membranes plasmiques de deux cellules adjacentes (MET)



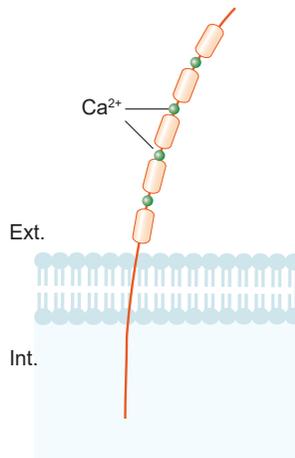
Structure moléculaire de la membrane plasmique (CT)



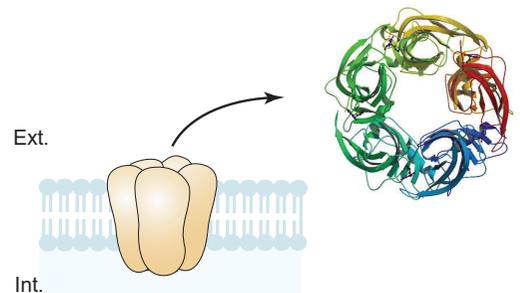
Lactose perméase



Récepteur NK de Souris



Cadhérine



Récepteur à l'acétylcholine

La membrane plasmique des cellules eucaryotes, ou plasmalemme, constitue la limite entre les milieux intracellulaire et extracellulaire. De ce fait, elle assure à la fois un rôle de séparation entre ces milieux et de communication avec le milieu extérieur.

1. Les constituants de la membrane plasmique

La membrane plasmique est constituée d'une double couche de lipides (acide gras, phospholipides, glycolipides, sphingolipides, stérols) dans laquelle sont enchâssées des protéines et des glycoprotéines intrinsèques. Par ailleurs, des protéines extrinsèques à ancrage lipidique sont associées à ces protéines intrinsèques.

2. Les principales fonctions des protéines de la membrane plasmique

Selon leur structure, les protéines assurent différentes fonctions : structuration de la membrane, échanges intermembranaires, reconnaissance, communication intercellulaire, adhérence et jonctions cellulaires.

a) Les protéines canaux et les échanges transmembranaires

De nombreuses protéines participent aux échanges transmembranaires, lesquels se font soit sans utilisation d'énergie (transports passifs), soit avec consommation d'énergie (transports actifs).

Les protéines permettant les transports passifs sont généralement constituées de sous-unités formant des canaux spécifiques de différents ions (Na^+ , K^+ , Cl^- , etc.).

Il faut également noter la présence de protéines canal associées entre deux cellules formant un canal unique permettant des échanges d'ions ou de petites molécules (jonctions serrées ou *gap junctions*).

Les protéines assurant les transports actifs au travers de la membrane sont des perméases, des ports, des pompes, etc. L'énergie nécessaire à leur fonctionnement provient généralement de l'hydrolyse de l'ATP en ADP + Pi.

b) Les protéines de reconnaissance

Certaines protéines membranaires permettent de reconnaître soit des facteurs pathogènes, soit des éléments provenant d'infections ou de tumorigénèse de cellules du soi.

Elles constituent, en particulier, le support du fonctionnement des cellules de l'immunité.

c) Les récepteurs et la communication intercellulaire

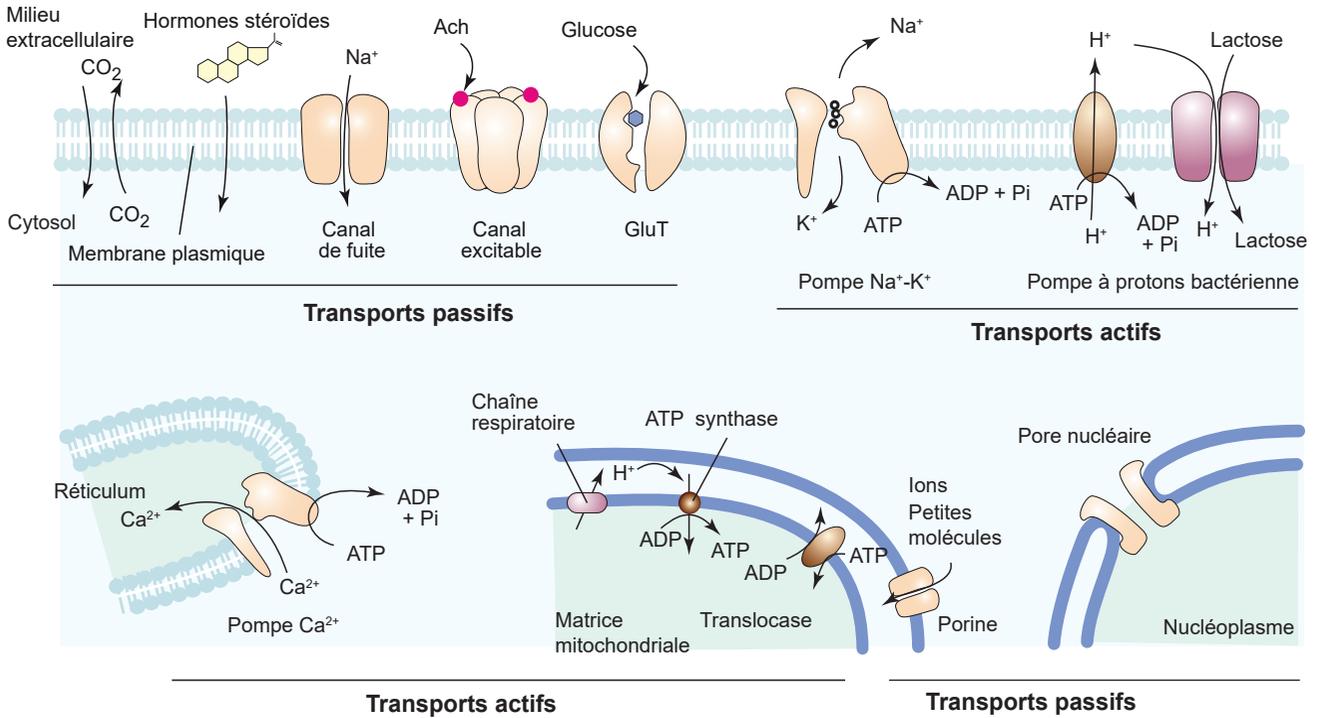
La communication intercellulaire à distance est indispensable au maintien de l'intégrité des organismes pluricellulaires.

Cette communication met, en particulier, en jeu des récepteurs membranaires spécifiques aux neurotransmetteurs libérés localement par les neurones (synapses) ou aux hormones libérées par les glandes hormonales dans la circulation générale.

d) Les protéines d'adhérence et les jonctions cellulaires

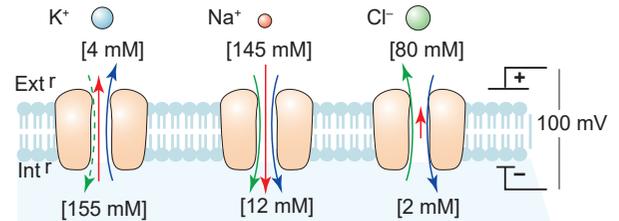
Chez les organismes pluricellulaires, certaines protéines assurent la cohésion des tissus.

Elles participent soit aux jonctions d'adhérence non jonctionnelles, soit aux adhérences jonctionnelles telles que les desmosomes.

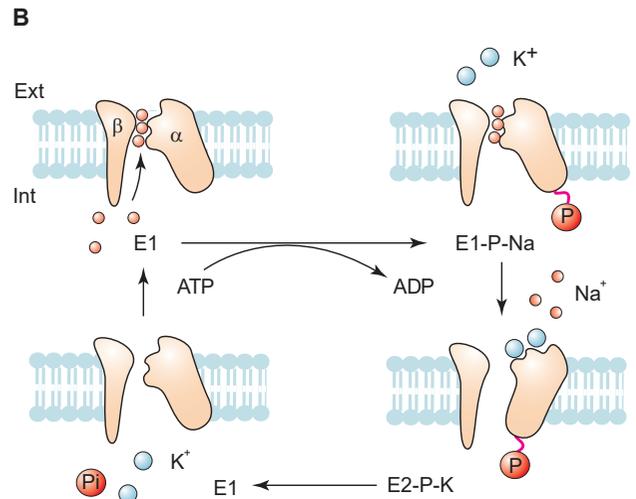
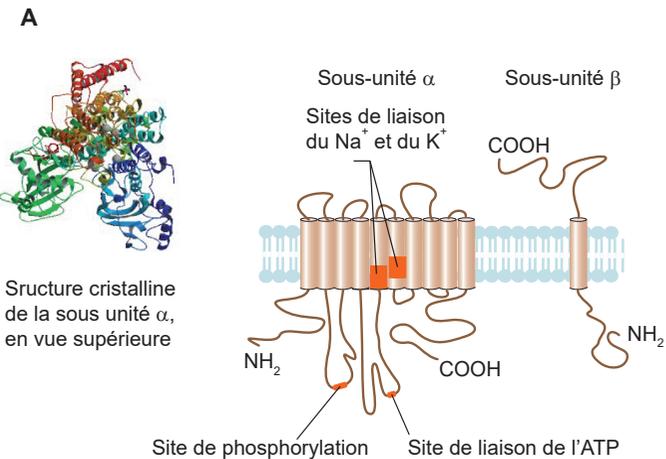


Modalités des échanges transmembranaires

- Mouvements ioniques dus aux gradients de concentration
- Mouvements ioniques dus aux gradients électriques
- Flux nets



Flux ioniques au travers d'une membrane de fibre musculaire striée de Mammifère, dont la ddp transmembranaire est de 100 mV



Structure moléculaire de la pompe Na⁺/K⁺ et son cycle de fonctionnement

1. Les échanges transmembranaires passifs

Le transport passif est un déplacement thermodynamiquement favorable ($\Delta G^\circ < 0$) au cours duquel les solutés migrent dans le sens de leur gradient de potentiel électrochimique, pour les solutés chargés, ou de potentiel chimique pour les solutés neutres. Ce transport spontané se réalise sans consommation d'énergie. Il est possible de distinguer deux modes essentiels de traversée passive des membranes : la diffusion simple mettant en jeu la liposolubilité des solutés et la diffusion facilitée mettant en jeu soit des protéines telles que des perméases, soit des canaux ou des pores.

a) La traversée par liposolubilité

Les molécules liposolubles (O_2 , CO_2 , hormones stéroïdiennes) et celles de très petite taille (H_2O , éthanol, etc.) traversent facilement la bicouche membranaire en circulant entre les lipides membranaires.

b) La traversée facilitée par des canaux

Les canaux, au sens large, sont des voies moléculaires plus ou moins sélectives constituant des lumières par lesquelles les molécules peuvent diffuser.

c) La traversée facilitée par des perméases

Dans le cas d'un transport facilité par une perméase, le flux de solutés présente un phénomène de saturation en relation avec l'interaction stéréospécifique entre le transporteur et le soluté.

2. Les échanges transmembranaires actifs

Un transport actif correspond à un transport thermodynamiquement défavorable ($\Delta G^\circ > 0$), c'est-à-dire endergonique pour lequel le soluté se déplace contre son gradient de potentiel électrochimique. Ce phénomène, non spontané, est permis grâce à un couplage avec une réaction exergonique ($\Delta G^\circ < 0$).

Dans le cas d'un transport actif primaire, l'énergie de la réaction qui est couplée peut provenir soit de l'hydrolyse de l'ATP, soit d'une réaction d'oxydoréduction.

Lors d'un transport actif secondaire, le soluté se déplace contre son gradient électrochimique en utilisant l'énergie contenue dans un gradient ionique créé activement par un transport actif primaire d'une autre espèce ionique.

3. La membrane plasmique et les flux ioniques

Les flux ioniques transmembranaires nets, calculés en fonction des gradients électrique et de concentration, devraient tendre à annuler la différence de potentiel (ddp) transmembranaire. Cependant, celle-ci est maintenue à une valeur de plusieurs dizaines de millivolts. Les flux nets passifs sont donc compensés par des flux ioniques de sens opposé, nécessitant de l'énergie.

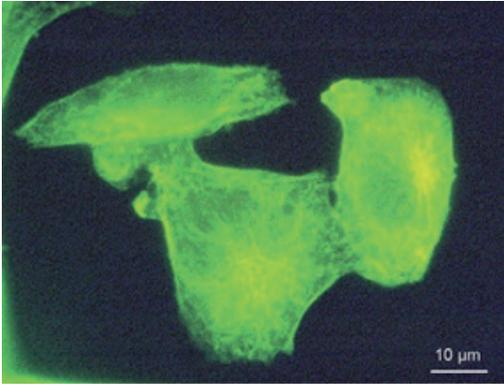
4. Le potentiel de repos, un phénomène actif

a) La pompe Na^+/K^+ de la membrane des cellules animales

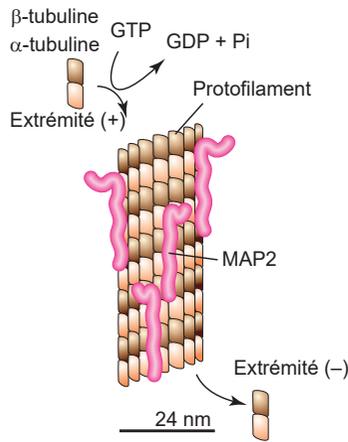
La pompe Na^+/K^+ est une protéine transmembranaire constituée de deux sous-unités, α et β . La sous-unité α comprend à la fois des sites de liaison au Na^+ et au K^+ , et un site enzymatique d'hydrolyse de l'ATP. Cette pompe est donc une ATPase qui, lors d'un cycle de fonctionnement, prélève trois ions Na^+ du milieu intracellulaire qu'elle relâche dans le milieu extracellulaire, et transfère deux ions K^+ du milieu extracellulaire vers le milieu intracellulaire. Le fonctionnement de cette protéine est à l'origine du potentiel de membrane.

b) Exemples de fonctions du potentiel de membrane

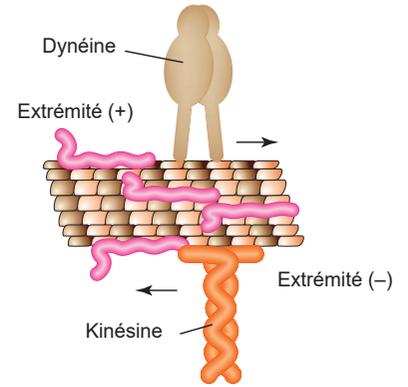
Le potentiel de membrane, lié à l'activité cellulaire permet différentes fonctions selon la spécialisation des cellules telles que : le transport du glucose dans les entérocytes et dans les cellules du néphron des Mammifères, le maintien d'un milieu de composition ionique particulière au niveau de la strie vasculaire qui borde le canal cochléaire de l'oreille interne de l'Homme, le codage de l'information par les neurones, etc.



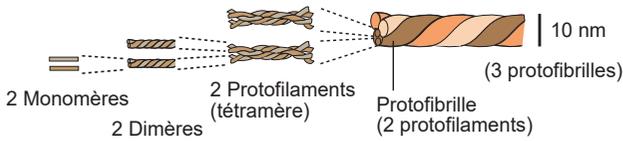
Microfilaments marqués par fluorescence (MO)



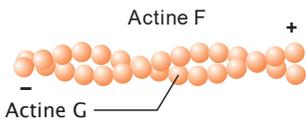
Structure d'un microtubule



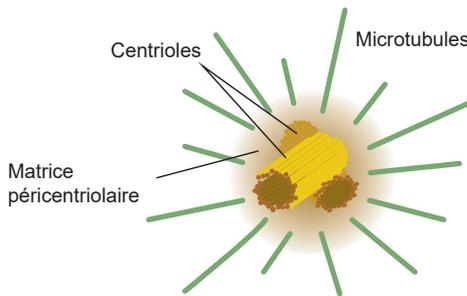
Protéines associées au microtubule



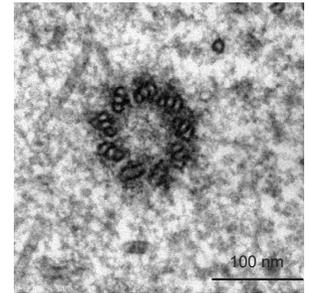
Filament intermédiaire



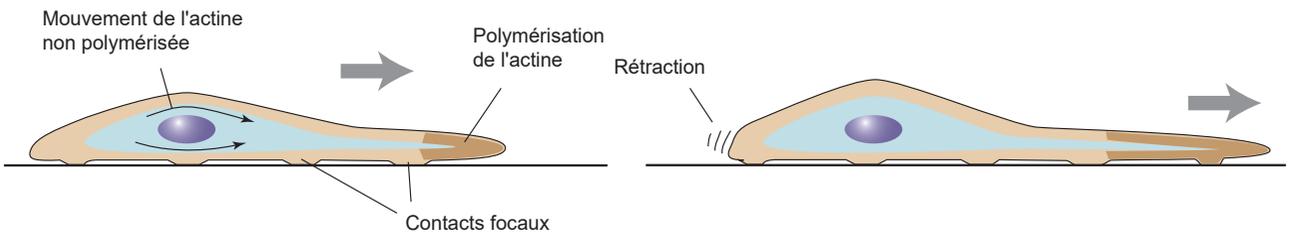
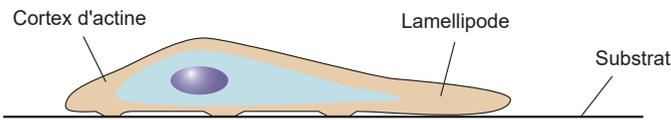
Filament d'actine



Structure moléculaire de centrosome



Centriole (CT-MET)



Mouvements améboïdes par polymérisation et dépolymérisation de l'actine

Le cytosquelette des Métazoaires est un réseau moléculaire réparti dans le cytosol et dans le nucléoplasme. Il est constitué de protéines organisées en fibres : les microtubules, les filaments intermédiaires et les microfilaments auxquels d'autres protéines à l'origine du fonctionnement cellulaire sont associées.

1. Les microtubules et protéines associées

Les microtubules sont des fibres creuses de 24 nm, délimitées par 13 protofilaments constitués d'hétérodimères globulaires de tubulines α et β .

Chaque extrémité microtubulaire peut subir une fixation ou un détachement des hétérodimères lors, respectivement, de polymérisation et de dépolymérisation. De ce fait, on distingue une extrémité (+) qui a tendance à s'allonger par addition et une extrémité (-) qui tend à se raccourcir par soustraction. L'allongement de l'extrémité (+) se fait par adjonction de dimères d' α - β -tubulines et hydrolyse du GTP en GDP + Pi.

2. Les filaments intermédiaires

Les filaments intermédiaires, de 10 nm de diamètre, résultent de l'assemblage d'unités moléculaires filiformes qui s'associent à l'image d'une corde. Ces filaments entourent le noyau et rejoignent les desmosomes et les hémidesmosomes membranaires.

3. Les microfilaments

L'actine, ou actine F, est une molécule filamenteuse de 7 nm de diamètre formée par polymérisation de monomères d'actine globulaire (actine G), combinée à un nucléotide et d'un ion magnésium. Les monomères d'actine G s'agencent selon une hélice dextre, dont le tour d'hélice comporte 13 monomères, d'une longueur totale de 37 nm.

4. Les fonctions du cytosquelette

Le cytosquelette assure des fonctions à la fois de soutien, de cohésion et de mobilité cellulaires.

a) Les fonctions de soutien et de cohésion

La forme et la cohésion cellulaire sont déterminées par la superposition de l'ensemble des éléments cytosquelettiques qui sont, soit reliés entre eux soit reliés à la membrane plasmique. Ce réseau forme un endosquelette cellulaire isotrope pour les cellules non polarisées (cellules parenchymateuses, hépatocytes) et anisotrope pour les cellules polarisées (neurones).

b) Déformations cellulaires et mobilité des cellules

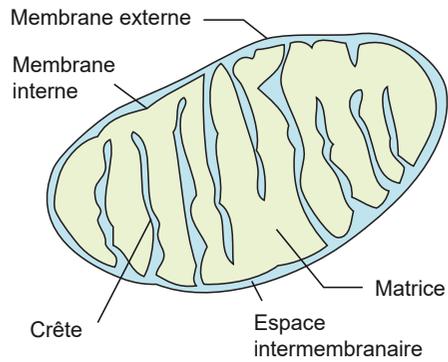
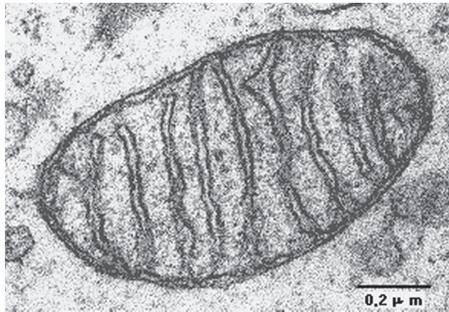
Le cytosquelette permet également des changements de forme et la mise en mouvement de l'organisme ou du milieu proche. Ainsi, les cils et les flagelles mettent en mouvement les cellules libres (spermatozoïdes, organismes unicellulaires) et déplacent les milieux liquides au niveau des épithéliums (tractus respiratoire), alors que les cellules musculaires sont capables de se contracter et de mettre en mouvement des organes.

c) Mise en mouvement de structures intracellulaires

Le trafic intracellulaire des organites met en jeu à la fois les microtubules et les filaments d'actine.

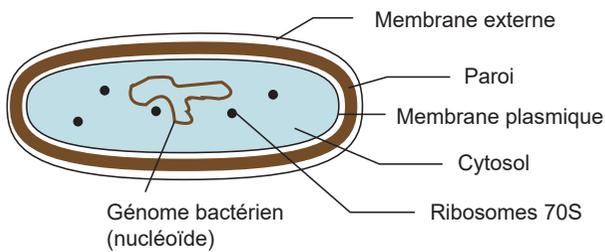
Les vésicules portent à leur surface des protéines motrices comme la kinésine et la dynéine capables d'interagir avec les microtubules qui rayonnent à partir du centrosome.

Par ailleurs, lors de la division cellulaire, la désorganisation de l'enveloppe nucléaire résulte de la dissociation de la lamina, libérant ainsi les chromosomes. Ces derniers sont alors positionnés sur le plan équatorial de la cellule par des microtubules kinétochoriens au centre d'une cage composée de microtubules polaires dont la formation est contrôlée par les centres organisateurs.

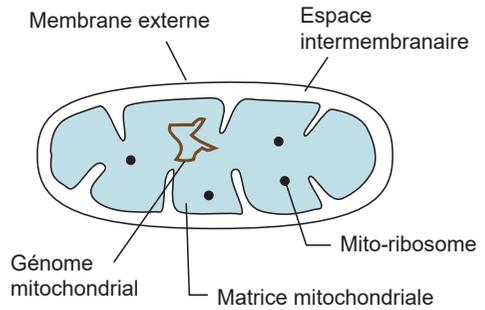


Mitochondrie (CT-MET) et schéma d'interprétation

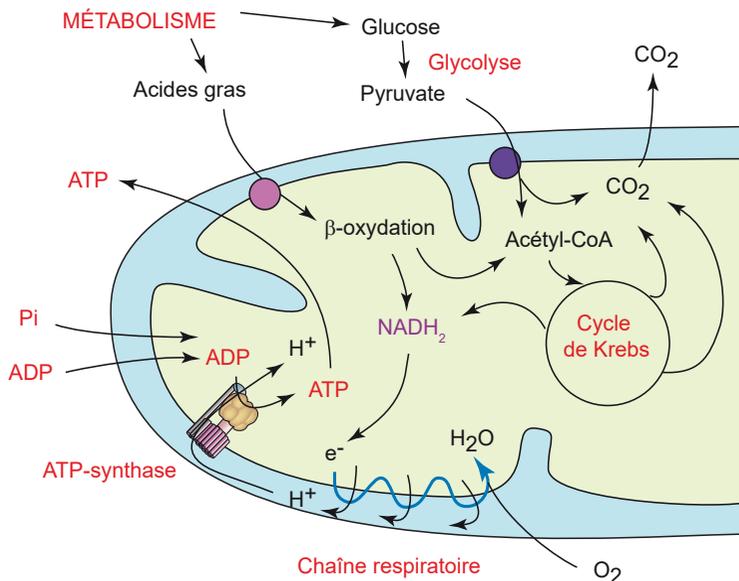
α Protéobactérie



Mitochondrie



Structures comparées d'une α Protéobactérie et d'une mitochondrie de Métazoaire



Fonctions métaboliques de la mitochondrie

Parmi les organites intracellulaires des Eucaryotes, les mitochondries et les chloroplastes ont la particularité de posséder une organisation membranaire et un patrimoine génétique propre ainsi qu'un fonctionnement énergétique et génétique proche des Eubactéries. Les mitochondries sont présentes dans toutes les cellules eucaryotes et assurent différentes fonctions.

La mitochondrie dériverait de l'endosymbiose d'une bactérie de la classe des α -Protéobactéries dans une cellule précurseur proche des Archées. La preuve principale en faveur de cette endosymbiose correspond au fait que les mitochondries, comme les plastes, possèdent leur propre information génétique sous forme d'ADN. De plus, les études phylogénétiques montrent que cet ADN est plus proche de celui des α -Protéobactéries de la famille des *Rickettsia* que de tout autre être vivant. La nature des constituants chimiques des membranes internes et externes étaye également cette théorie.

1. La structure des mitochondries

Les mitochondries sont des organites bimembranaires d'une dimension allant de 1 à 10 μm de long et de 0,5 à 1 μm de diamètre. Les deux membranes délimitent un espace intermembranaire, tandis que la région centrale constitue la matrice.

La membrane externe contient des porines, protéines formant des canaux au travers de la membrane. Ces canaux laissent passer, de manière passive, toutes les molécules hydrophiles d'une masse moléculaire inférieure à 10 000 daltons.

À l'opposé de la membrane externe, la membrane interne est peu perméable. Elle contient en particulier un phospholipide double, la cardiolipine, qui rend cette membrane imperméable aux protons. Les autres molécules traversent la membrane interne à l'aide de transporteurs spécifiques.

La membrane interne forme de nombreuses invaginations, ou crêtes, qui en augmentent la surface. On retrouve également à son niveau : des protéines de transport spécifiques, les enzymes de la chaîne respiratoire, et l'ATP-synthase.

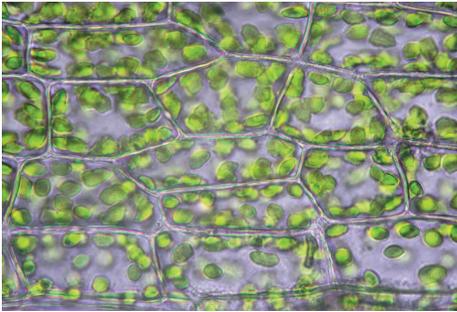
2. Les fonctions métaboliques assurées par les mitochondries

La matrice mitochondriale est le siège du cycle de Krebs et de la β -oxydation. Les coenzymes réduits (NADH_2 et FADH_2) alimentent ensuite la chaîne respiratoire qui se déroule dans la membrane interne et crée un gradient d'ions H^+ entre l'espace intermembranaire et la matrice.

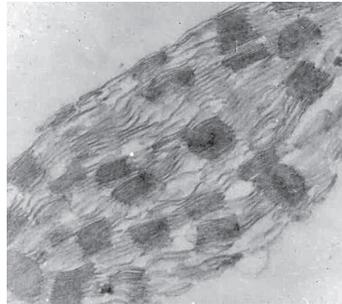
Le passage passif des ions H^+ vers la matrice assure alors le fonctionnement de l'ATP-synthase, laquelle forme de l'ATP qui diffuse ensuite vers le cytoplasme de la cellule (figure 3). Dans la matrice se fait aussi la synthèse d'acides aminés notamment lors de l'intervention des enzymes GS et GOGAT.

3. Le rôle des mitochondries dans la mort cellulaire

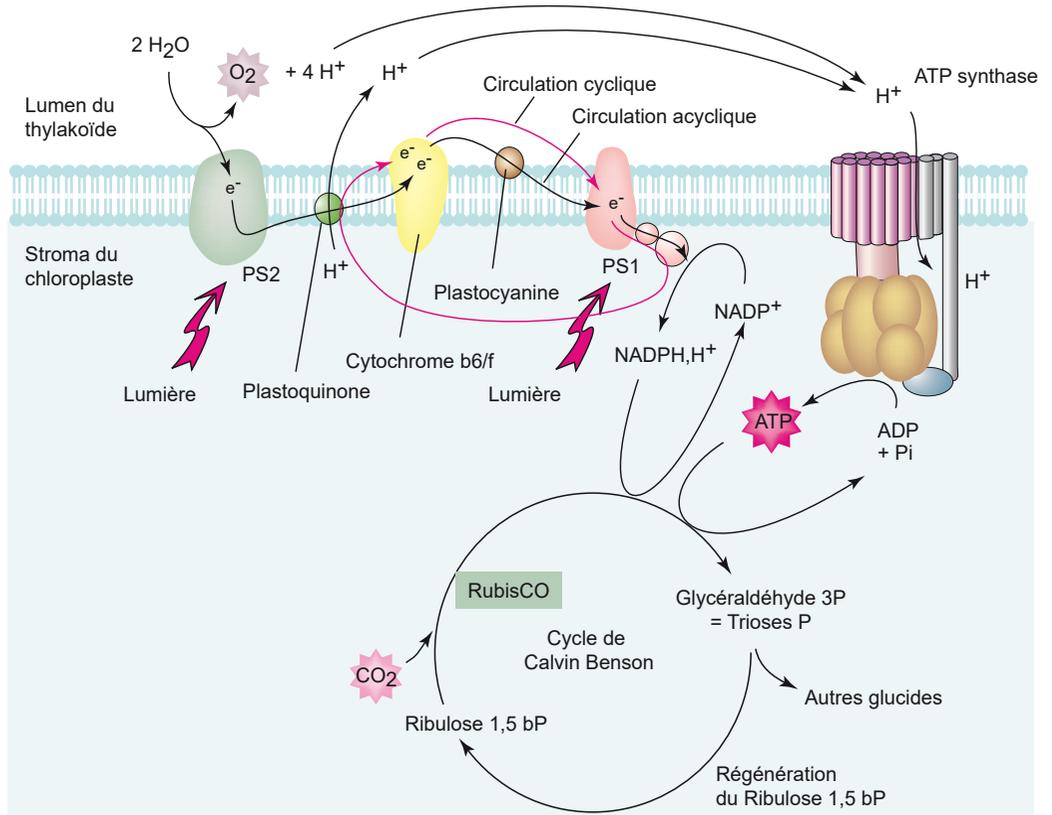
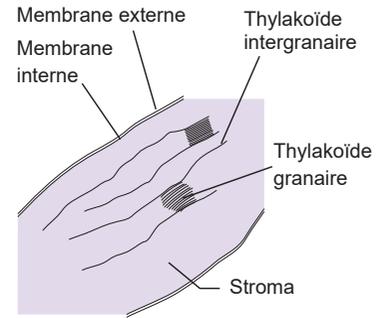
L'apoptose peut être induite principalement de deux manières : la voie extrinsèque après engagement de récepteurs de mort par des ligands externes à la cellule, et la voie intrinsèque en réponse à des stimuli internes à la cellule comme des lésions au niveau de l'ADN. Dans les deux cas, ces signaux aboutissent à la formation de pores dans les membranes mitochondriales. Le cytochrome c est alors relargué dans le cytosol, formant un complexe avec la caspase-9, appelé apoptosome. Ce complexe permet de cliver la caspase-3, laquelle constitue la molécule effectrice de l'apoptose.



Chloroplastes (MO)

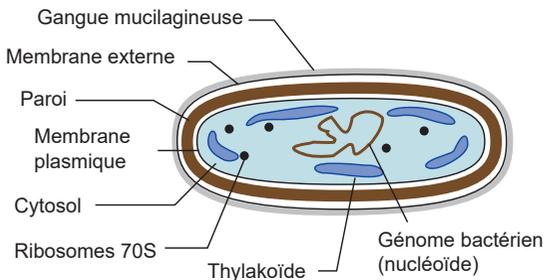


Chloroplaste (MET)

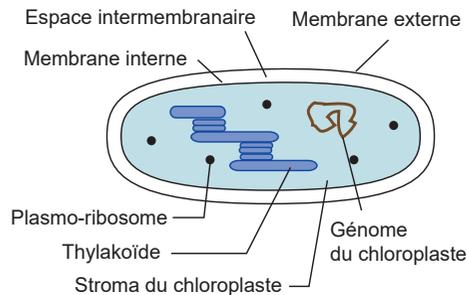


Processus photochimiques de la photosynthèse

Cyanobactérie



Chloroplaste



Comparaison de l'organisation d'une cyanobactérie et du plaste bimembranaire des Chloroplastidées

Les plastes, comme les mitochondries, possèdent leur propre matériel génétique, se multiplient indépendamment du matériel nucléaire et présentent des fonctionnements énergétique et génétique proches des Bactéries. Ils présentent également leur propre système membranaire, sous la forme de deux à trois membranes accompagnées parfois de restes de paroi de peptidoglycane.

1. Structure

Les chloroplastes sont des organites bimembranaires présents dans les cellules chlorophylliennes des organismes de la lignée verte, notamment dans les feuilles des Embryophytes. Leur taille est de l'ordre du micromètre (2 à 10 μm).

L'intérieur du chloroplaste renferme un liquide, le stroma, dans lequel baignent des compartiments en forme de sacs aplatis, les thylakoïdes. Ces derniers contiennent des chlorophylles (pigments verts) et des caroténoïdes (pigments jaune-orange). Par endroits, les thylakoïdes sont empilés, formant des grana.

Il existe en réalité trois types principaux de plastes, convertibles entre eux (interconversion plastidiale) :

- les chloroplastes, contenant de la chlorophylle et des caroténoïdes ;
- les chromoplastes contenant une grande quantité de caroténoïdes ;
- les leucoplastes, sans pigments, assurant le stockage de protéines dans les protéoplastes, de lipides dans les oléoplastes, ou de glucides dans les amyloplastes.

Tout plaste provient d'un plaste déjà existant qui se divise par scissiparité lors de la division cellulaire. Il ne peut y avoir formation de plaste *de novo*.

2. Fonctions métaboliques

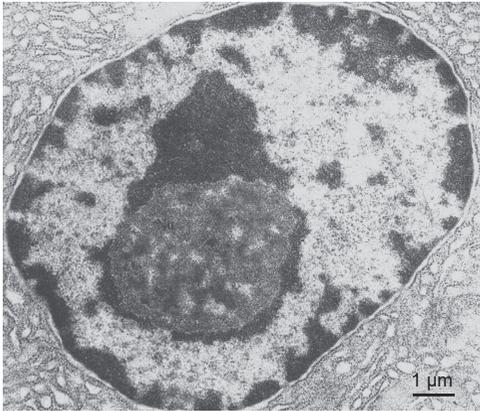
Le chloroplaste assure, au niveau des membranes thylakoïdiennes, la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique (ATP et NADPH, H^+) lors de la phase photochimique de la photosynthèse. Cette énergie est utilisée, au niveau du stroma, pour la fixation du CO_2 sur le ribulose 1,5 bP et la synthèse de trioses phosphates par mise en jeu de la RubisCO.

Le stroma est également le siège d'une partie de la photorespiration, donnant entre autres des glycolates, et de la réduction du N_2O^- , aboutissant à la formation d'acides aminés tels que la glutamine et le glutamate.

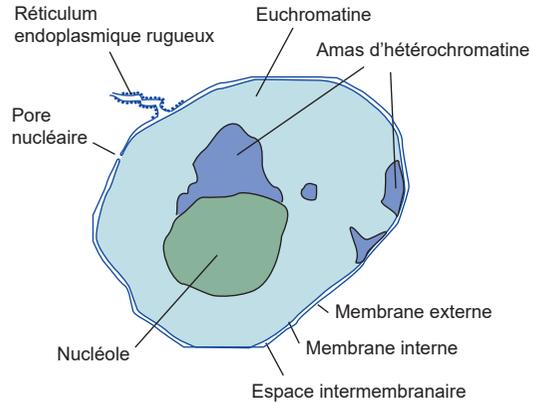
3. Origine

Comme pour la mitochondrie, l'argument principal en faveur d'une origine endosymbiotique des plastes réside dans leur possession d'un matériel génétique propre. Le séquençage de l'ADN des plastes chez de nombreuses espèces montre que celui-ci est plus proche de l'ADN des Cyanobactéries que de celui de tout autre être vivant.

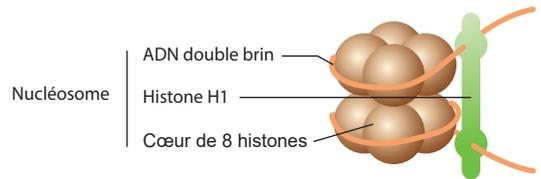
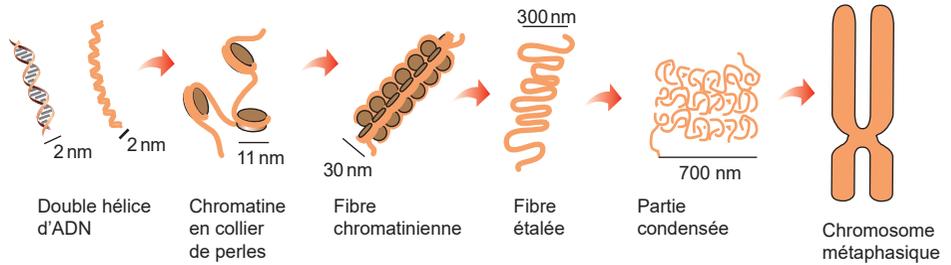
Les plastes ont tous pour origine l'endosymbiose d'une Cyanobactérie par un Eucaryote à l'origine des Archéoplastidés. C'est la seule lignée d'organismes vivants qui ait acquis la photo-autotrophie par endosymbiose primaire. Les plastes de cette lignée, ou chloroplastes, présentent en général deux membranes. La membrane interne est interprétée comme provenant de la membrane interne de la Cyanobactérie, tandis que la membrane externe proviendrait d'un reste de la vacuole d'endocytose fusionnée avec la membrane externe du symbionte.



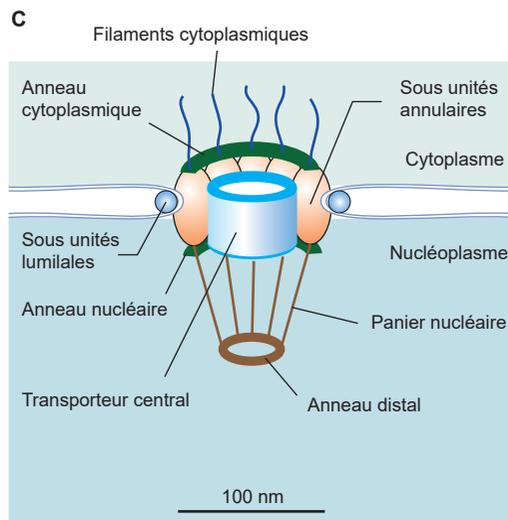
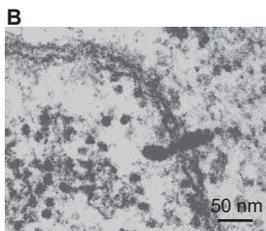
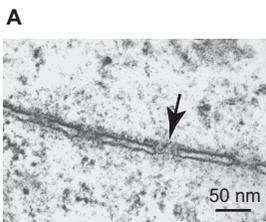
Coupe transversale de noyau (MET)



Organisation structurale du matériel génétique des cellules eucaryotes



Organisation d'un nucléosome



A - Pore nucléaire (MET)
B - Protéine traversant un pore nucléaire (MET)
C - Structure moléculaire d'un pore nucléaire

Le noyau des cellules eucaryotes contient l'ADN, support de l'information génétique, sous forme de filaments associés à des protéines. L'enveloppe du noyau est constituée d'une double membrane et percée de pores par lesquels transitent certaines substances.

1. La double membrane du noyau

Le noyau constitue le plus grand des organites des cellules eucaryotes. Il est limité par une double membrane ou enveloppe nucléaire. La matrice fibreuse interne du noyau, ou nucléoplasme, est un liquide riche en enzymes intervenant soit dans la synthèse de l'ADN et de l'ARN, soit dans le stockage de produits de réserve. Elle contient également des nucléotides triphosphates, des protéines et des facteurs de transcription. C'est à ce niveau que se déroule la transcription de l'ADN en ARN.

2. Le noyau et la chromatine

Le noyau renferme la quasi-totalité de l'ADN sous la forme de 2 mètres d'ADN double brin inclus dans une structure, la chromatine, plus ou moins condensée.

La chromatine peut se trouver sous deux formes : l'euchromatine et l'hétérochromatine.

- L'euchromatine est la forme la moins compacte de l'ADN. Les portions d'ADN qui la constituent contiennent des gènes qui sont fréquemment exprimés par la cellule. Elle se trouve principalement au centre du noyau.

- L'hétérochromatine, située principalement en périphérie du noyau, présente un ADN plus compact. Les régions qui la constituent, soit contiennent des gènes qui ne sont pas exprimés par la cellule (hétérochromatine facultative), soit fabriquent les télomères et centromères des chromosomes (hétérochromatine constitutive).

Les brins d'ADN en activité sont associés à des protéines d'empaquetage, les histones, formant des nucléosomes. C'est sous cette forme que se déroule la transcription.

Une région particulière, acidophile, le nucléole, est le lieu où se produit la transcription des ARN ribosomiques (ARNr).

3. L'enveloppe nucléaire et les échanges moléculaires

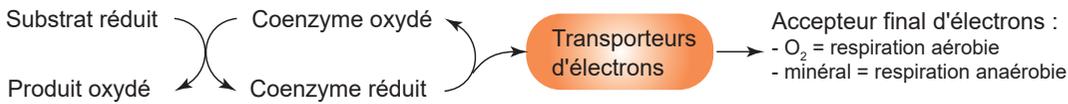
Les membranes interne et externe de l'enveloppe nucléaire fusionnent à intervalles réguliers (50 à 80 nm), formant des pores nucléaires. Ces pores permettent des échanges bidirectionnels entre le nucléoplasme et le cytoplasme (sortie des ARNm vers le cytoplasme ou entrée de nucléotides ou de protéines dans le noyau, par exemple). Ils sont constitués d'un complexe protéique (NPC pour *Nuclear Pore Complex*) d'environ 125×10^6 Da chez les Vertébrés.

La membrane externe est en continuité avec le réticulum endoplasmique rugueux (RER) et l'espace entre les deux membranes, ou espace périnucléaire, est en continuité avec la lumière du RER. Comme ce dernier, la membrane externe peut être parsemée de ribosomes sur sa face cytoplasmique. La membrane interne est recouverte, sur sa face nucléoplasmique, par un réseau de protéines constituant la lamina. Celle-ci assure un rôle de soutien et intervient dans les mouvements de la chromatine lors des différentes phases du cycle cellulaire.

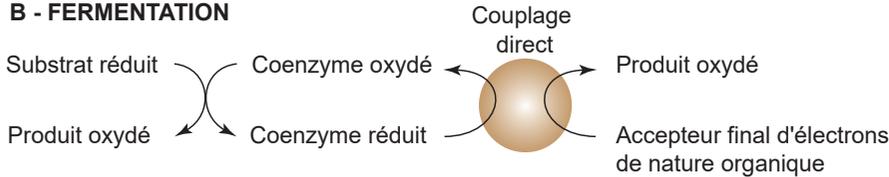
1

Les caractéristiques du vivant

A - RESPIRATION



B - FERMENTATION



Comparaison des voies de ré-oxydation des coenzymes en cas de respiration et de fermentation

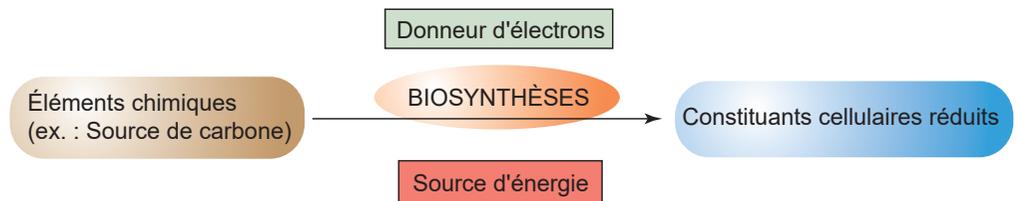
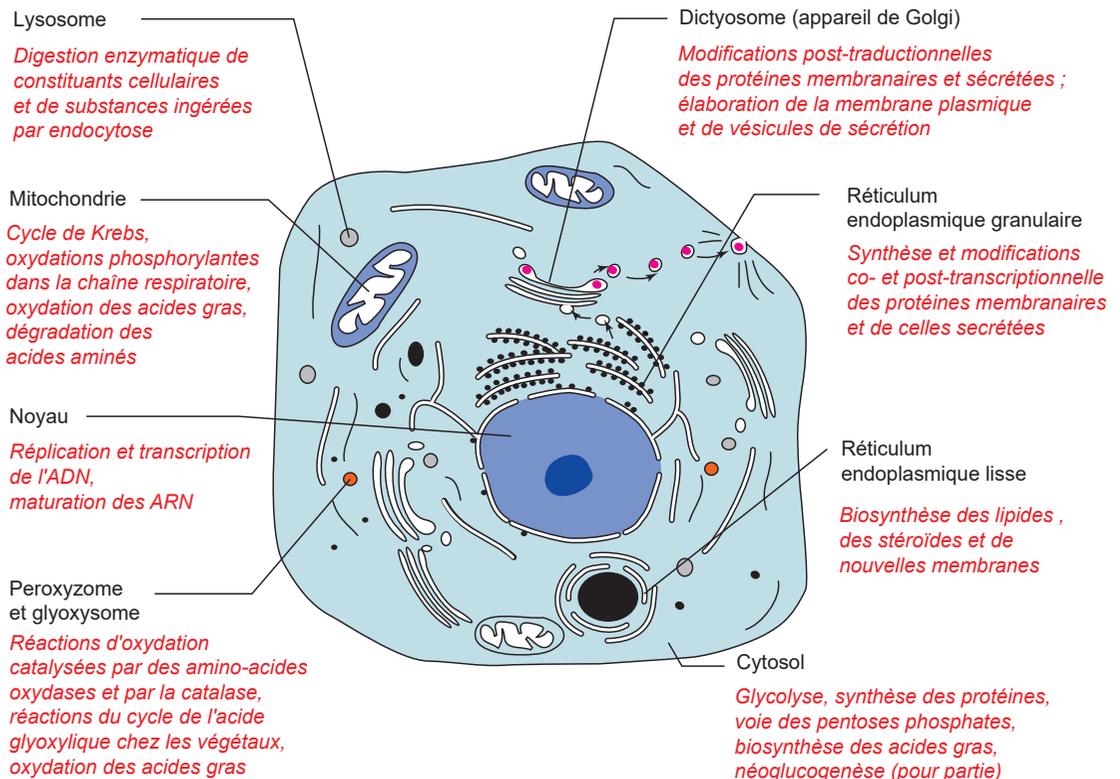


Schéma général de l'anabolisme



Localisation dans les compartiments intracellulaires des principales fonctions métaboliques

Afin d'accomplir les différentes fonctions biologiques indispensables à la vie, les êtres vivants puisent de l'énergie et de la matière dans leur environnement. Ils les convertissent et les utilisent sous différentes formes. Ces conversions mettent en jeu différentes réactions chimiques, catalysées par des enzymes et regroupées au sein de voies métaboliques. L'ensemble de ces voies constitue le métabolisme, terme venant du grec *metabole*, « changement ».

Les voies métaboliques impliquées dans les transferts d'énergie au sein de la cellule, sont regroupées sous le terme de métabolisme intermédiaire, ou métabolisme énergétique. Il comprend le catabolisme, dégradation de la matière organique et production d'énergie cellulaire, et l'anabolisme ou synthèse de composés organiques avec consommation d'énergie.

1. Flux de matière et d'énergie au sein des cellules, deux processus opposés

a) Le catabolisme

Au cours du catabolisme, des métabolites complexes, de nature variée, glucides, lipides et protéines, sont dégradés par des processus exergoniques (libérant de l'énergie), pour donner des produits plus simples, en nombre limité (CO_2 et H_2O par exemple). Ces processus passent par un intermédiaire commun, l'acétyl coenzyme A (voir Fiche 1).

L'énergie libre libérée au cours de ces processus d'oxydation est utilisée pour la synthèse d'ATP à partir d'ADP et de phosphate. Les électrons et les protons libérés sont pris en charge par les coenzymes tels que NADP^+ , NAD^+ ou FAD.

L'ATP constitue alors la principale source d'énergie libre pour les voies anaboliques et le NADPH_2 (ou le NADH_2) le principal pouvoir réducteur utilisé dans les réactions de biosynthèse.

Le déroulement du catabolisme nécessite une ré-oxydation des coenzymes réduits. Celle-ci peut se dérouler selon différentes modalités :

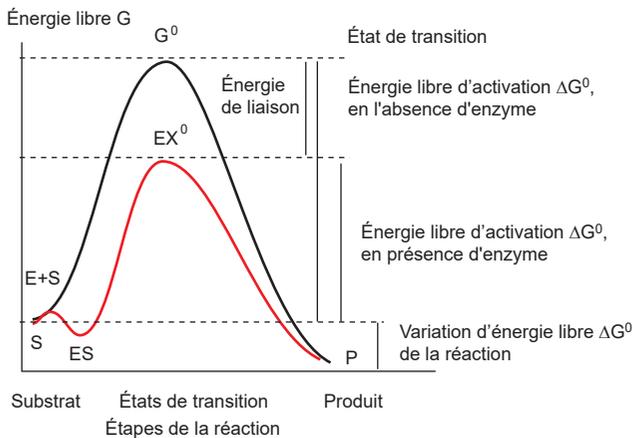
- si les électrons, libérés lors de la ré-oxydation des coenzymes, sont pris en charge par une chaîne de transporteurs d'électrons, on parle de respiration. Dans ce cas, si l'accepteur final d'électrons est le dioxygène, on parle de respiration aérobie ; s'il est de nature minérale et différent du dioxygène, on parle de respiration anaérobie ;
- si les électrons ne passent pas par une chaîne de transporteurs et que l'accepteur d'électrons est de nature organique, on parle de fermentation.

b) L'anabolisme

Au cours de l'anabolisme, les réactions de biosynthèse font intervenir le processus inverse de celui du catabolisme. Un nombre restreint de molécules, essentiellement le pyruvate, l'acétyl coenzyme A et les intermédiaires du cycle de Krebs, sont utilisés comme précurseurs pour la synthèse de produits variés. Lors de ces processus, fortement endergoniques (nécessitant un apport d'énergie), les éléments chimiques sont transformés en composés cellulaires plus réduits. Ces transformations nécessitent donc un apport d'énergie et la participation de donneurs d'électrons.

2. Localisation des processus métaboliques

Chez les Eucaryotes, les voies métaboliques sont compartimentées. Ceci permet de séparer les voies de synthèse et de dégradation, et contribue, avec l'irréversibilité de certaines réactions, à l'homéostasie cellulaire.

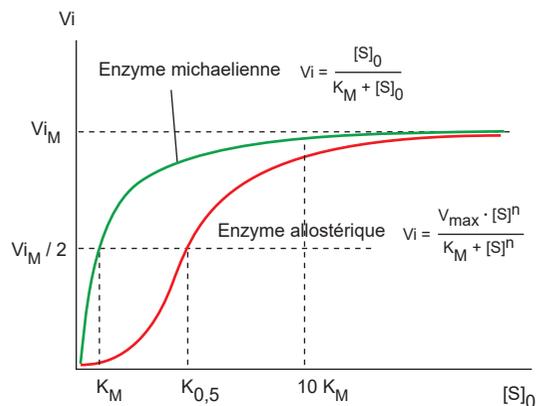


L'accélération de la vitesse d'une réaction catalysée par une enzyme correspond au fait que la quantité d'énergie d'activation à fournir pour passer de ES à EX⁰ est inférieure à celle nécessaire pour passer de S à X⁰.

Effet d'une enzyme sur le diagramme énergétique d'une réaction

Réactions	Enzymes	Vitesse sans catalyse v_u (s ⁻¹)	Vitesse avec catalyse enzymatique v_e (s ⁻¹)	v_e / v_u
$\text{CH}_3 - \text{O} - \text{PO}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{CH}_3\text{OH} + \text{HPO}_4^{3-}$	<i>Phosphatase alcaline</i>	1×10^{-15}	14	$1,4 \times 10^{16}$
$\text{H}_2\text{N} - \overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}} - \text{NH}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} + \text{H}^+ \longrightarrow 2 \text{NH}_4^+ + \text{HCO}_3^-$	<i>Uréase</i>	3×10^{-10}	3×10^4	1×10^{14}
$\text{R} - \overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}} - \text{O} - \text{NH} - \text{CH}_2\text{CH}_3 + 2 \text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{RCOOH} + \text{NH}_2\text{CH}_2\text{CH}_3$	<i>Chymotrypsine</i>	1×10^{-10}	1×10^2	1×10^{12}
Glycogène + Pi \longrightarrow Glycogène + Glucose-1-P (n-1)	<i>Glycogène phosphorylase</i>	$< 5 \times 10^{-15}$	$1,6 \times 10^{-3}$	$> 3,2 \times 10^{11}$
Glucose + ATP \longrightarrow Glucose-6-P + ADP	<i>Hexokinase</i>	$< 1 \times 10^{-13}$	$1,3 \times 10^{-3}$	$> 1,3 \times 10^{10}$
Créatine + ATP \longrightarrow Créatine-P + ADP	<i>Créatine kinase</i>	$< 3 \times 10^{-9}$	4×10^{-5}	$> 1,33 \times 10^4$

Comparaison des vitesses de réactions non catalysées et catalysées par des enzymes



Variations de la vitesse initiale (Vi) en fonction de la concentration en substrat

V_{iM} : vitesse initiale maximale de la réaction
 K_M : constante de Michaelis-Menten
 $K_{0,5}$: constante à demi saturation définie pour les enzymes allostériques
 $[S]_0$: concentration saturante

Les enzymes sont des réacteurs moléculaires au sein desquels les réactifs sont sélectionnés, concentrés et fixés dans une orientation propice à leur interaction. Ce sont des catalyseurs qui accélèrent les réactions, agissent à de très faibles concentrations et sont retrouvés intacts en fin de réaction.

1. Les enzymes et l'énergie d'activation d'une réaction

La plupart des réactions chimiques non catalysées, bien que thermodynamiquement possibles ($\Delta G_0 < 0$), n'aboutissent qu'accidentellement à la transformation des réactifs en produits et ceci avec de faibles vitesses.

Pour initier toute réaction chimique, les nuages électroniques des deux réactants doivent entrer en contact, ce qui nécessite un apport d'énergie qualifié d'énergie d'activation. Cette dernière est fortement abaissée en présence d'enzymes spécifiques de la réaction, ce qui a pour effet de faciliter la formation de l'état de transition.

2. Le comportement cinétique des enzymes

Le comportement cinétique des enzymes en fonction de la concentration en substrat permet de distinguer deux types d'enzymes :

- les **enzymes michaeliennes** dont l'allure de la courbe « vitesse initiale en fonction de la concentration initiale en substrat » est une hyperbole ;
- les **enzymes allostériques** dont l'allure de la courbe « vitesse initiale en fonction de la concentration initiale en substrat » est une sigmoïde.

Dans le cas des enzymes michaeliennes, pour de faibles concentrations en substrat, la vitesse des réactions augmente en fonction de la concentration en substrat. La vitesse des réactions est, par contre, pratiquement indépendante de la concentration en substrat pour des concentrations élevées, dites saturantes. Dans le cas des enzymes allostériques, de faibles variations de vitesse en fonction de la concentration en substrat sont observées pour les faibles concentrations en substrat jusqu'à une valeur seuil à partir de laquelle les variations de vitesse sont élevées pour de faibles variations de concentrations en substrat (effet coopératif positif). Ce comportement permet l'accumulation de substrat dans la cellule puis son engagement rapide dans les voies métaboliques, lorsque la concentration seuil est atteinte.

3. Modulations de l'activité enzymatique

L'activité des enzymes est sous l'influence de différents paramètres physicochimiques (pH, température), ainsi que modulée par la présence de biomolécules dans le milieu intracellulaire.

- Modulation de l'activité enzymatique par des effecteurs biochimiques :

Les effecteurs biochimiques sont des biomolécules présentes dans le milieu intracellulaire dont les concentrations varient en fonction des besoins de la cellule.

Selon le type d'enzyme, on distingue :

- les **effecteurs michaeliens**, se comportant comme des activateurs ou des inhibiteurs. Ils agissent soit en modulant le K_M de l'enzyme, soit la vitesse maximale de la réaction, soit les deux ;
- les **effecteurs des enzymes allostériques** se fixent sur des sites, qualifiés de sites allostériques, différents des sites catalytiques. Leur action se traduit, en général, par une modification de l'affinité de l'enzyme pour son substrat ou, dans certains cas, de la vitesse maximale de la réaction.
- Modulation de l'activité enzymatique par modifications covalentes des enzymes :

La modification de l'activité des enzymes de manière covalente est sous l'influence de signaux hormonaux et assure un ajustement des voies métaboliques. Elle implique des modifications de type phosphorylation ou adénylation, qui se traduisent par une activation ou une inhibition de l'enzyme selon les cas.

- L'activité enzymatique peut aussi être modifiée suite à la variation de la quantité d'enzyme présente. Cet effet est sous la dépendance du taux de synthèse des enzymes, et passe par une régulation de l'expression des gènes codant pour l'enzyme et de son taux de dégradation.