

Chapitre 6 : SYSTEME ENDOMEMBRANAIRE

Le système endomembranaire, présent uniquement dans les cellules eucaryotes, est l'ensemble des cavités cytoplasmiques limitées par des membranes inter-communicantes entre elles par l'intermédiaire de vésicules ou canalicules. Les différents compartiments de ce système sont: le réticulum endoplasmique, l'appareil de Golgi, les phagosomes et endosomes, les lysosomes et la vacuole végétale.

A. RETICULUM ENDOPLASMIQUE

I. DEFINITION

C'est un ensemble de membranes délimitant des cavités sous forme de citernes ou de tubules. Il peut être dépourvu de ribosomes, c'est le cas du réticulum endoplasmique lisse (REL) ou porteur de ribosomes, c'est le réticulum endoplasmique granulaire (REG) qui est en relation avec l'enveloppe nucléaire.

II. ULTRASTRUCTURE DE LA MEMBRANE

Au MET : la membrane du RE est trilamellaire, d'épaisseur plus réduite (6nm) que celle de la membrane plasmique. Au MEB : il y a présence de particules globulaires intramembranaires.

III. COMPOSITION CHIMIQUE

1. Isolement

Le RE, est isolé à partir du 3^{ème} culot de l'UCD sous forme de microsomes (petites vésicules) rugueux ou lisses. La centrifugation dans un gradient de densité de saccharose, sépare les microsomes rugueux des lisses.

- La centrifugation des microsomes rugueux en présence d'un détergent, permet de détacher les ribosomes accolés sur les membranes.

- Une centrifugation des microsomes lisses dans un gradient de concentration de saccharose permet de les séparer selon leur densité et leur origine (REL, appareil de Golgi et membrane plasmique).

2. Résultats de l'analyse

2.1. Membrane

Elle renferme environ 70% de protéines (glycosyl-transférase, cytochrome P450, glucose 6-phosphatase), 30% de lipides ; les phospholipides forment une bicouche avec un pourcentage important d'acides gras insaturés (fluidité importante). Le cholestérol est présent en faible quantité. Les glucides en faible pourcentage sont attachés aux protéines et aux lipides, ils se trouvent vers la face luminale. L'architecture moléculaire de la membrane est une mosaïque fluide asymétrique.

2.2. Contenu de la cavité

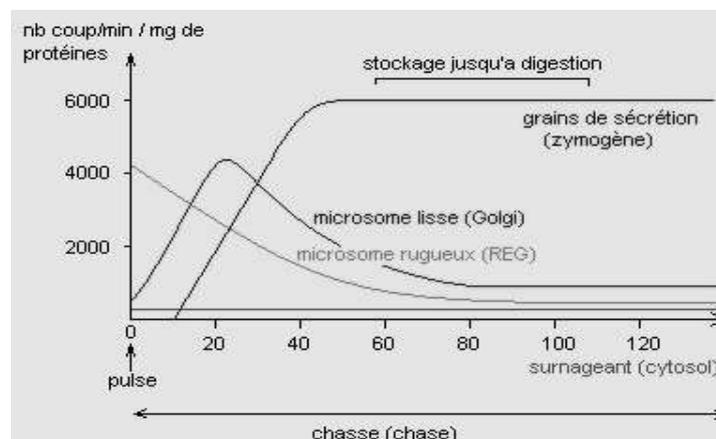
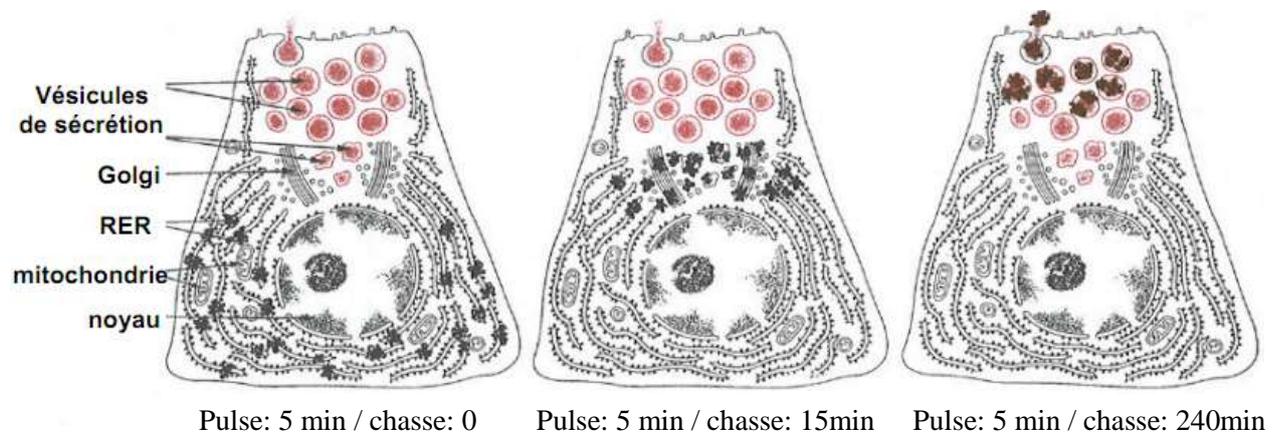
Il est différent d'une cellule à l'autre, exemples, la cavité du REG de la cellule du pancréas exocrine contient des protéines enzymatiques, celle du REL de la cellule lutéale contient des hormones stéroïdes, la cavité du réticulum sarcoplasmique de la cellule contient du Ca⁺⁺.

IV. FONCTIONS DU RETICULUM ENDOPLASMIQUE

1. Fonctions du REG

Elles ont été mises en évidence en 1960-1964 par l'expérience de Palade (**figure 1**) qui a démontré qu'une cellule est capable de synthétiser et de transporter des protéines dans son cytoplasme par l'intermédiaire de vésicules.

L'expérimentateur utilise une technique de marquage en pulse-chasse et exploite les résultats en autoradiographie. Il fournit aux cellules pancréatiques un précurseur de protéines (leucine radioactive), marquée au tritium pendant un temps court "pulse" puis ensuite fournit le même précurseur, non radioactif, et beaucoup plus concentré "chasse". Les premières protéines sont marquées, les suivantes ne le sont pas et on peut ainsi suivre le devenir et le trajet des protéines marquées et les repérées grâce à l'autoradiographie.



Cette expérience a mis en évidence le trajet suivi par les protéines exportées vers l'extérieur de la cellule (ici enzyme pancréatique): surface du RER, lumière du RER, lumière des saccules golgiens, vésicules golgiennes et exocytose (à l'extérieur de la cellule).

Figure 1 : Expérience de Palade : mise en évidence du devenir d'une protéine sécrétée.

1.1. Synthèse et translocation des protéines

La synthèse des protéines commence toujours dans le cytosol par l'initiation et le début de l'élongation. Deux types de protéines peuvent être synthétisés au niveau du REG, les protéines solubles ou luminales et les protéines hydrophobes qui seront insérées dans la membrane.

1.1.1. Cas des protéines luminales : elles s'effectuent en plusieurs étapes (figures 2 et 3A).

a. Etape 1 : la séquence signal est constituée par les premiers acides aminés hydrophobes synthétisés dans le cytosol situés à l'extrémité N-terminal de la protéine. Elle permet l'adressage de la protéine synthétisée. Dès qu'elle émerge du ribosome, cette séquence est reconnue par un complexe ribonucléoprotéique présent dans le cytosol dite « Signal Recognition Particule : SRP » ou Particule Signal de Reconnaissance qui se fixe sur la séquence signal et provoque un arrêt temporaire de la traduction. Cet arrêt favorise la fixation du SRP sur le récepteur du SRP situé sur la face cytosolique de la membrane du REG.

b. Etape 2 : ce récepteur capte le complexe ribosome-ARNm-SRP, favorisant son interaction avec le translocon (complexe protéique de translocation). La grande sous-unité du ribosome est fixée sur la membrane du REG au niveau de son récepteur. Le translocon s'ouvre alors par un canal hydrophile permettant la translocation (le passage) de la protéine en cours de synthèse vers la lumière ainsi, la traduction peut reprendre. La SRP se sépare alors de son récepteur et de la séquence signal.

c. Etape 3 : la protéine continue son élongation et s'engage dans le canal du translocon.

d. Etape 4 : lorsque la protéine débouche dans la lumière (ou cavité) du REG, une peptidase du signal située sur la face luminale de la membrane du REG coupe la séquence signal.

e. Etape 5 : au fur et à mesure que la protéine apparaît dans la lumière, elle est prise en charge par des protéines chaperons jouant un rôle dans la translocation et dans les modifications post-traductionnelles. La protéine libérée dans la lumière du REG est une protéine luminale.

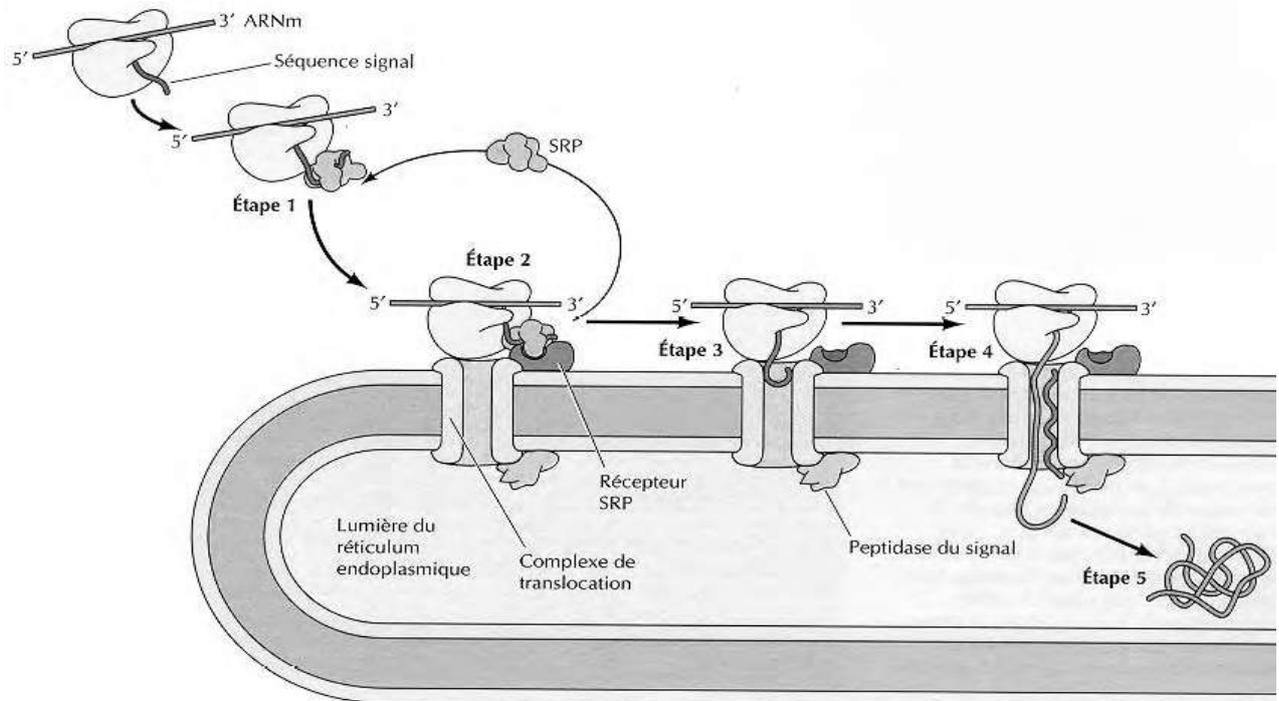


Figure 2 : Protéosynthèse et translocation d'une protéine luminale.

1.1.2. Cas des protéines membranaires : les protéines destinées aux membranes subissent aussi un adressage par la séquence signal ; mais la translocation de ces protéines est bloquée par une séquence très hydrophobe qui déstabilise le translocon, ainsi, la protéine reste insérée dans la membrane du REG: il s'agit d'une protéine membranaire (**figure 3B et 3C**).

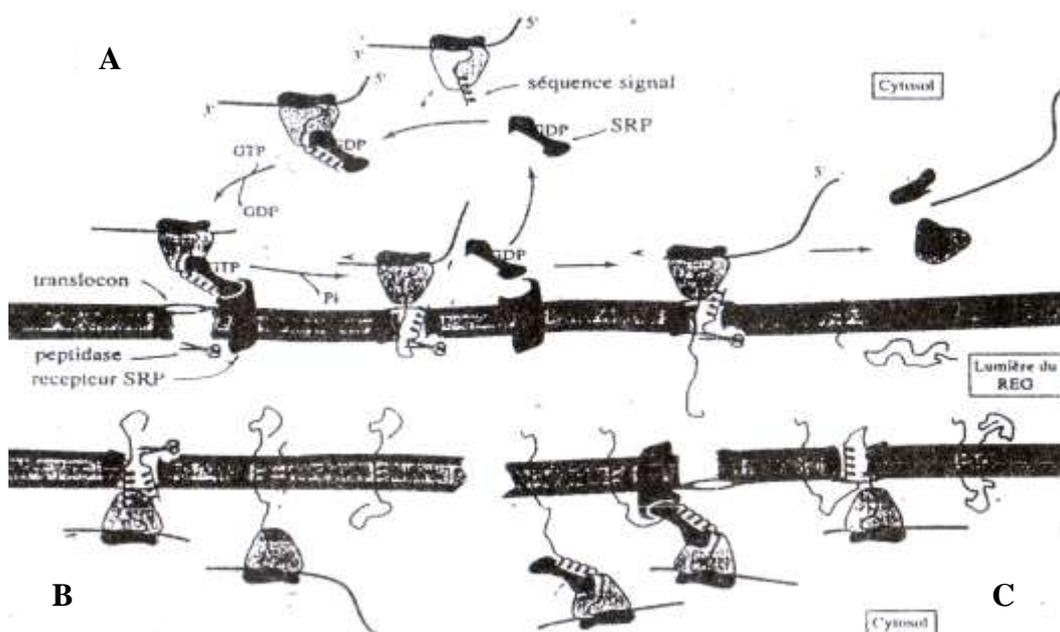


Figure 3 : Traduction au niveau du REG : (A) translocation d'une protéine luminale au cours de sa synthèse, (B) insertion d'une protéine membranaire et (C) insertion d'un deuxième domaine transmembranaire.

1.2. Modifications post traductionnelles des protéines

1.2.1. N-Glycosylation : au cours de leur synthèse, les protéines peuvent subir une glycosylation, un "arbre oligosaccharidique" très riche en mannose (ose à 6 carbone) est transféré en bloc sur la protéine en cours de traduction par une enzyme l'oligosaccharidyl transférase sur le groupement amine de l'asparagine (acide aminé à 2 fonctions amine).

1.2.2. Modifications des sucres : l'arbre oligosaccharidique est aussitôt modifié par les enzymes du REG.

1.2.3. Etablissement de ponts disulfures : des liaisons se forment entre acides aminés soufrés.

1.2.4. Association entre protéines et lipides membranaires : cas des protéines intégrées ancrées dans l'une ou l'autre des bicouches lipidiques (**figure 1** chapitre 2 Membrane plasmique).

1.2.5. Sortie du REG par un transport vésiculaire : ce sont des vésicules qui proviennent par bourgeonnement du REG et qui fusionnent avec le saccule proximal (face cis) d'un dictyosome (appareil de Golgi). Ces vésicules ont une membrane issue du REG et peuvent donc transporter les protéines luminales et les protéines membranaires intégrées (**figure 4**).

Le compartiment intermédiaire entre REG et appareil de Golgi est appelé « Endoplasmic Reticulum-Golgi Intermediate Compartment » ou ERGIC. En fonction de certaines séquences, les protéines transmembranaires ou luminales dites « résidentes du REG » (spécifiques du REG) ne peuvent sortir du REG. Si elles ont été transportées par erreur dans l'ERGIC, leur retour vers le REG est assuré.

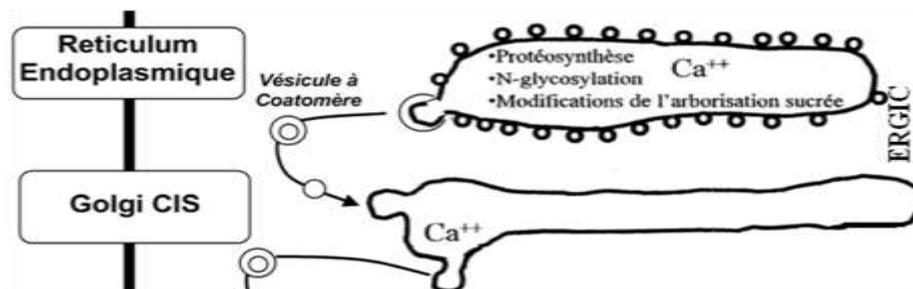


Figure 4 : Transport vésiculaire des protéines du REG vers le Golgi Cis.

2. Fonctions du REL

2.1. Synthèse des phospholipides

Le REL est le principal fournisseur de phospholipides pour les membranes cellulaires. Ils sont synthétisés grâce aux enzymes transmembranaires dont le site actif est orienté vers le cytosol, puis répartis dans les bicouches par des flipases. Ces dernières intégrées dans la membrane du REL, les font basculer de l'hémimembrane cytosolique vers l'hémimembrane luminale.

2.2. Synthèse des hormones stéroïdes

Le REL synthétise les hormones stéroïdes à l'aide du cytochrome P450 dont le site actif se situe sur la face cytosolique de sa membrane. Il utilise comme précurseur, la prégnénolone produite par la mitochondrie à crêtes tubulaire grâce au cytochrome P450.

2.3. Détoxification

Grâce au cytochrome P450 du REL, il y'a hydroxylation des produits toxiques. Devenus hydrosolubles, ces produits seront facilement transportés et éliminés par l'organisme.

2.4. Accumulation et libération de Ca^{++}

Le Ca^{++} traverse la membrane du REL à l'aide d'une ATPase (pompe- Ca^{++}). Il est stocké dans la cavité par une protéine fixatrice (Calséquestrine) puis libéré dans le cytosol lors de la contraction musculaire par des canaux calciques.

B. APPAREIL DE GOLGI

I. DEFINITION

C'est un organite situé au voisinage du noyau, proche du matériel péricentrosomal. Il est constitué par des empilements de saccules aplatis, associés à de nombreuses vésicules.

II. STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE

1. Structure

Au microscope photonique, après imprégnation au nitrate d'argent, l'appareil de Golgi se présente sous forme de petites écailles à proximité du noyau.

2. Ultrastructure

2.1. Organisation

Au M.E.T, empilement de saccules et de petites vésicules. Chaque empilement de 4 à 8 saccules est un dictyosome (en moyenne 20 dictyosomes par cellule). Chaque dictyosome comporte des saccules cis (proches du RE), face d'entrée alimentée par le RE, des saccules médians et des saccules trans (face de sortie) en continuité avec un réseau de canalicules appelé le réseau trans-golgien ou TGN (Trans Golgi Network).

2.2. Membranes golgiennes

Au MET, la membrane est tripartite ; au MEB il y'a présence de particules globulaires intégrées. L'épaisseur des membranes est variable et intermédiaire entre celles du REG et de la membrane plasmique (sacculé cis 6nm et sacculé trans 7,5nm).

III. COMPOSITION CHIMIQUE

1. Technique d'isolement

- Broyage brutal d'un fragment d'organe + UCD donnent des microsomes dans le 3^{ème} culot.
- Broyage aménagé (doux) + UCD donnent des saccules empilés dans le 3^{ème} culot.

2. Résultats de l'analyse

2.1. Membranes

2.1.1. Lipides: le taux des lipides, la longueur des chaînes d'acide gras, leur degré de saturation et par conséquent leur fluidité sont intermédiaires entre les membranes du RE et plasmique.

2.1.2. Protéines: le taux est intermédiaire entre celui des protéines des membranes du RE et plasmique. On distingue des protéines communes aux membranes du réticulum endoplasmique et de l'appareil de Golgi (Glycosyl-transférase, Cytochrome b5-réductase) et des protéines spécifiques aux membranes du Golgi (Sulfo-transférase, Phosphatase).

2.1.3. Glucides : la quantité de sucre est négligeable, ils sont situés sur la face luminale.

Architecture moléculaire des membranes: Ce sont des mosaïques fluides asymétriques.

2.2. Contenu des cavités : Mêmes produits que ceux des cavités du RE, à des concentrations différentes.

IV. FONCTIONS (figure 5)

1. Transport

L'ERGIC délivre les protéines, glycoprotéines, lipides et glycolipides au Golgi-cis qui sont ensuite transportés vers le Golgi-médian puis vers le Golgi-trans pour atteindre le trans-Golgi network (TGN). Ce transport est effectué par des vésicules issues des différents compartiments.

2. Glycosylation définitive des protéines

2.1. Modifications des sucres : au cours du transport des protéines des saccules cis vers les saccules médians puis trans, les glycoprotéines subissent des modifications de leurs arbres oligosaccharidiques N-liés (N-Glycosylés).

2.2. O-Glycosylation : il y a construction d'oligosaccharides O-liés (O-glycosylés) dans les saccules médians et trans, ces oligosaccharides sont bâtis, ose par ose sur la protéine au niveau du groupement hydroxyle libre (OH) de la sérine ou la thréonine (acides aminés à deux groupements OH), grâce aux glycosyl-transférases (enzymes spécifiques du Golgi).

3. Phosphorylation du Mannose

Les mannoses de l'arborisation sucrée sont phosphorylés en mannose 6-P dans les citernes cis. Seules, les glycoprotéines (Hydrolases acides) destinées aux lysosomes subissent ce changement.

4. Sulfatation

Addition d'un groupement SO_4^{2-} grâce aux sulfo-transférases dans les citernes du Golgi-trans.

5. Modification des lipides

Certains lipides assemblés au niveau du REL sont modifiés pour former des glycolipides.

6. Stockage et libération du calcium

7. Formation des vacuoles de macroautophagie

La citerne membranaire encerclant l'organe cellulaire à détruire lors d'une macroautophagie, provient d'une citerne issue du TGN (voir D : Lysosomes).

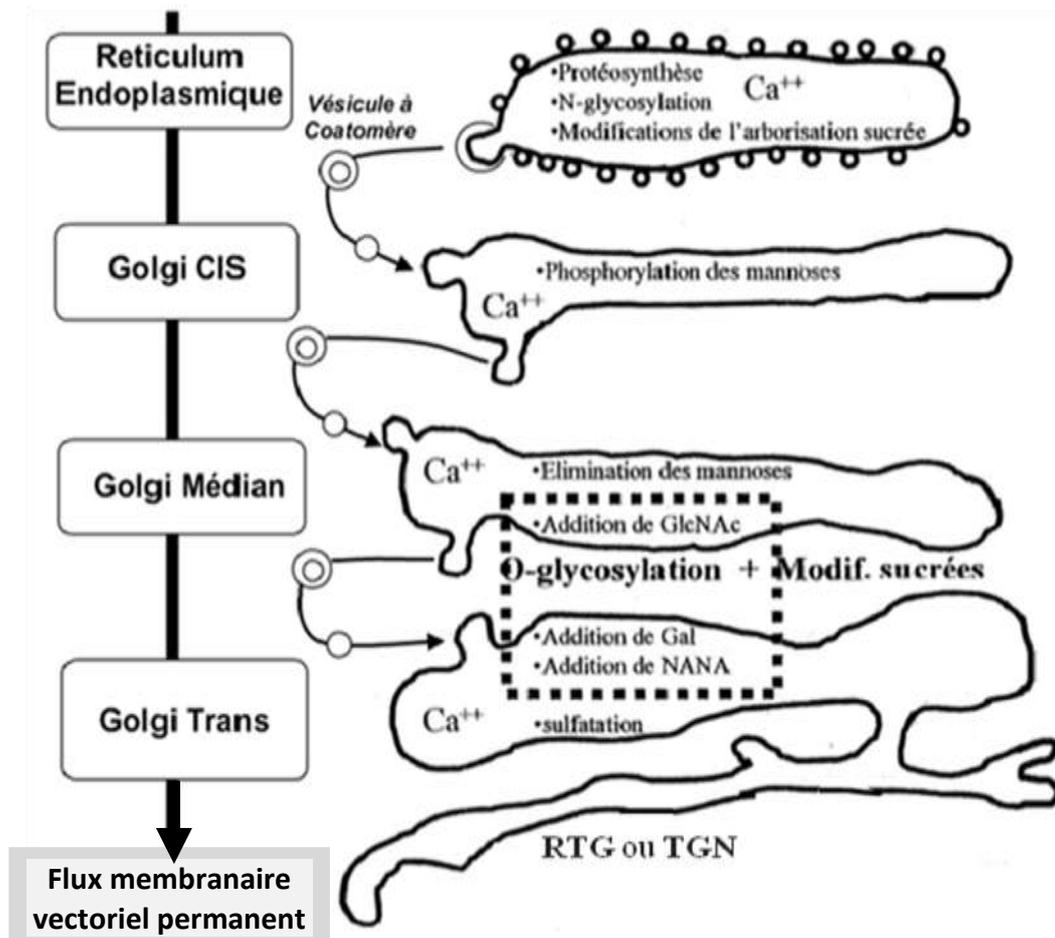


Figure 5 : Spécialisations fonctionnelles des citernes golgiennes.

Mannose: ose, GlcNAc: N-acétylglucosamine, Gal: galactose, NANA: acide N-acétyl neuraminique

8. Tri et maturation

Ces deux phénomènes s'effectuent en même temps. Le tri se déroule au niveau du réseau trans-golgien (TGN). Les vésicules ou les tubules/canalicules en formation sont pourvues d'un manteau cytoplasmique formé par des protéines et sont appelées vésicules recouvertes ou tubules/canalicules recouverts. Ce manteau reconnaît les signaux portés par la substance à transporter et permet sa concentration dans une zone restreinte (tri). De plus, il permet le bourgeonnement de la membrane (**figures 6 et 7**). Les vésicules ou tubules/canalicules peuvent suivre deux voies :

8.1. Voies de sécrétion

8.1.1. Voie de sécrétion constitutive : elle permet de déverser en permanence des protéines par exocytose dans le milieu extracellulaire (ex. sécrétion des protéines constituant la matrice extra cellulaire). Le matériel de la sécrétion constitutive à destination de la membrane plasmique est transporté dans des tubules/canalicules possédant un revêtement cytosolique constitué de protéines de la famille FAPP (**F**our **P**hosphate **A**daptator **P**rotein).

8.1.2. Voie de sécrétion régulée : le matériel de sécrétion qu'il soit hormonal (ex. insuline) ou de type exocrine (ex. enzymes du pancréas), subit une maturation au cours de son transport dans des vésicules recouvertes d'un manteau de clathrine et de protéines d'adaptation. Les vésicules augmentent de taille et forment des grains de sécrétion mûres. Ce type de sécrétion s'effectue après un signal, selon le besoin.

8.2. Voie endosomale, lysosomale

Elle concerne les protéines pourvues d'un mannose 6P (M6P), mannose qui a été phosphorylé au niveau du saccule cis. Ces protéines luminales reconnaissent un récepteur membranaire et l'ensemble est adressé aux lysosomes en passant par un compartiment intermédiaire endosomal caractérisé par un pH relativement acide (5 à 6). Les vésicules, déstabilisées par le pH acide perdent leur récepteur mannose 6P qui est recyclé vers le TGN. On obtient une vésicule, dépourvue de récepteur M6P, contenant des hydrolases acides et dont la lumière est à pH acide. Quelle que soit la voie suivie par les vésicules ou tubules/canalicules, ils perdent leur manteau avant d'atteindre leur destination.

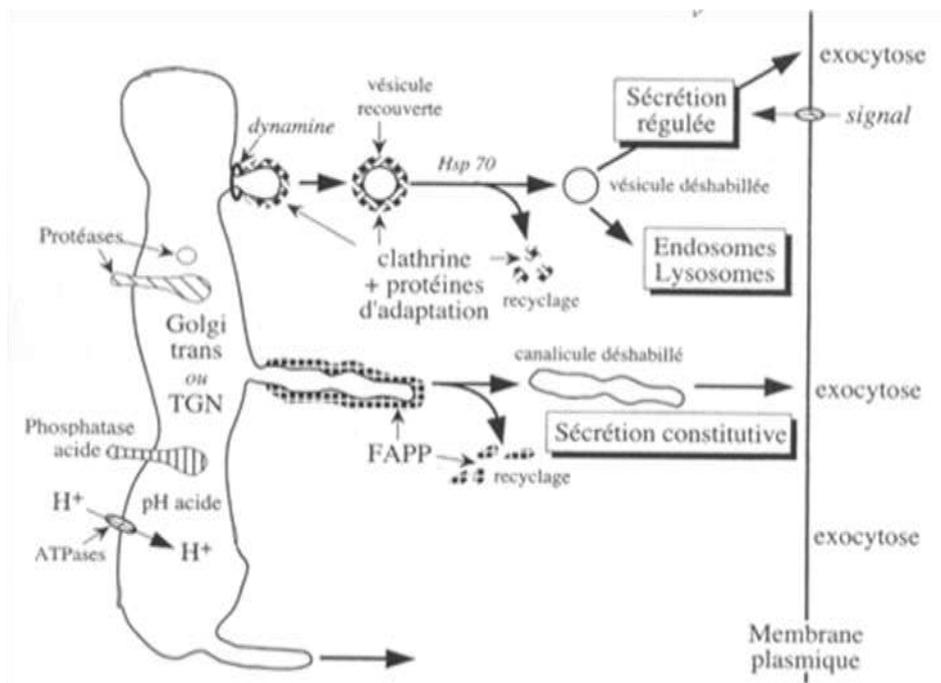


Figure 6 : Vésicules ou tubules/canalicules recouverts impliquées dans le flux membranaire vectoriel permanent.

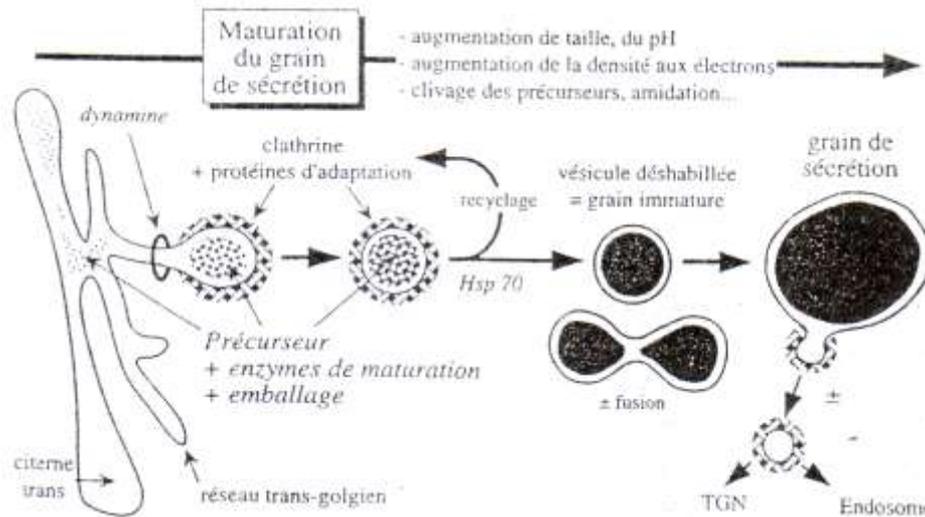


Figure 7 : Maturation des grains de la sécrétion régulée.

C. COMPARTIMENT ENDOSOMAL

Le compartiment endosomal, étudié en partie dans les échanges avec déformation (**figure 4**, *Chapitre 2* : Membrane plasmique), fait partie du système endomembranaire. Les premiers endosomes formés juste après l'endocytose, proches de la membrane plasmique, sont appelés endosomes précoces (**figure 9**). Leur fonction consiste à trier les molécules ingérées et dans le cas de l'endocytose par récepteurs ils jouent aussi un rôle dans le recyclage des récepteurs vers la membrane plasmique (CURL). Les endosomes qui contiennent la molécule triée, rapprochés du noyau, sont appelés endosomes tardifs (**figure 9**). Ils évoluent en lysosomes.

D. COMPARTIMENT LYSOSOMAL

I. Définition

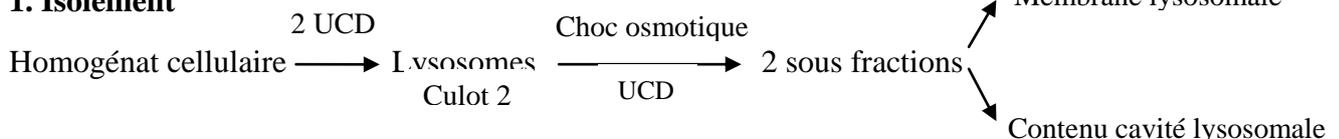
Découverts pour la 1^{ère} fois par De Duve grâce à leur fonction, ce sont des compartiments de forme variable, ils renferment des enzymes hydrolytiques (hydrolases acides) permettant la digestion de particules ou molécules extracellulaires ingérées ou intracellulaires de petites tailles solubles et d'organites cellulaires vieilliss ou inutiles.

II. ULTRASTRUCTURE

Ils apparaissent comme des vésicules de formes et de tailles variables de 0,05 à 0,5µm de diamètre selon le matériel ingéré. Ils peuvent être identifiés par des techniques cytochimiques grâce à une enzyme présente dans leur membrane la phosphatase acide qui forme un précipité de phosphate de plomb dense aux électrons (voir TP).

III. COMPOSITION CHIMIQUE

1. Isolement



2. Résultats de l'analyse

2.1. Membrane

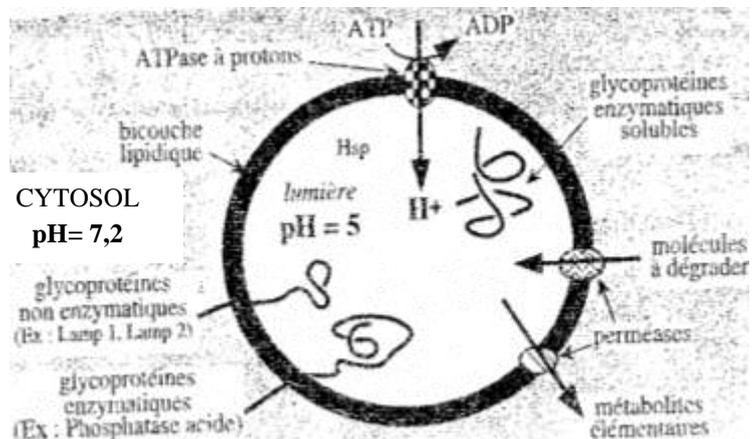
C'est une membrane particulière car la plupart de ces protéines sont inhabituellement hautement glycosylées du côté lumenale pour la protéger des hydrolases acides contenues dans la cavité. Elles sont de différents types (**figure 8**):

- Protéines enzymatiques (ex. phosphatase acide) et non enzymatiques, perméases, transporteurs de matériaux cytosoliques de petites tailles à dégrader et produits terminaux de la digestion de macromolécules (ex. acides aminés, nucléotides, sucres simples...).
- ATPases à protons (H^+) qui pompent les H^+ vers la cavité et maintiennent un pH très acide dans le lysosome.

2.2. Contenu de la cavité

Elle contient environ 40 types d'hydrolases acides, enzymes hydrolytiques digestives, qui dégradent les protéines, les acides nucléiques, les oligosaccharides et les phospholipides. Leur activité est optimale à pH5.

Figure 8 : les constituants d'un lysosome.



IV. ORIGINE DES MATERIAUX A DEGRADER ET BIOGENESE DU LYSOSOME

Les matériaux à dégrader suivent en fonction de leur origine des voies différentes vers le stade lysosome. Ils peuvent avoir deux origines (**figure 9** et photocopié p.119):

1. Extracellulaire : voie hétérophagique

Dans ce cas, les matériaux à dégrader sont ingérés par endocytose (phagocytose, pinocytose ou endocytose par récepteurs), ils sont alors contenus dans des phagosomes pour le 1^{er} cas ou dans des endosomes précoces à pH neutre (7,4) pour les deux autres. Cependant, leur pH diminue progressivement à cause des ATPases à H^+ apportées par la fusion de vésicules golgiennes de sécrétions, provenant du TGN et renfermant dans leur cavité quelques hydrolases acides.

Les endosomes précoces se transforment alors en endosomes tardifs à pH 6,5. De nombreuses vésicules golgiennes affluant du TGN continuent à fusionner avec les endosomes tardifs, augmentant ainsi le nombre des ATPases à H^+ et des hydrolases acides, permettant alors la conversion des endosomes tardifs en lysosomes à pH5. Des vésicules golgiennes à membrane riche en ATPases à H^+ et en hydrolases acides dans leur cavité fusionnent avec le phagosome qui se convertit aussi mais directement en lysosome à pH5.

2. Intracellulaire : voies autophagiques

2.1. Microautophagie : entrée directe (diffusion) dans le lysosome de petites molécules solubles du cytosol (ex ; peptides) via des perméases.

2.2. Macroautophagie

Formation d'une vacuole autophagique (macro-autophagosome) formée par la séquestration d'organite(s) usés et d'un peu de cytosol par une citerne membranaire du TGN. Cette citerne membranaire contient dans sa cavité quelques hydrolases acides qui deviennent actives après changement du pH intra-cavitaire, grâce semble-t-il à la présence d'ATPases à H^+ dans la membrane cette citerne. La digestion débute donc dans l'autophagosome et s'achève dans le lysosome en quoi il s'est converti.

2.3. Crinophagie

C'est une forme d'autophagie qui concerne l'élimination des grains de sécrétion (sécrétion régulée) qui ne sert plus (ex. prolactine).

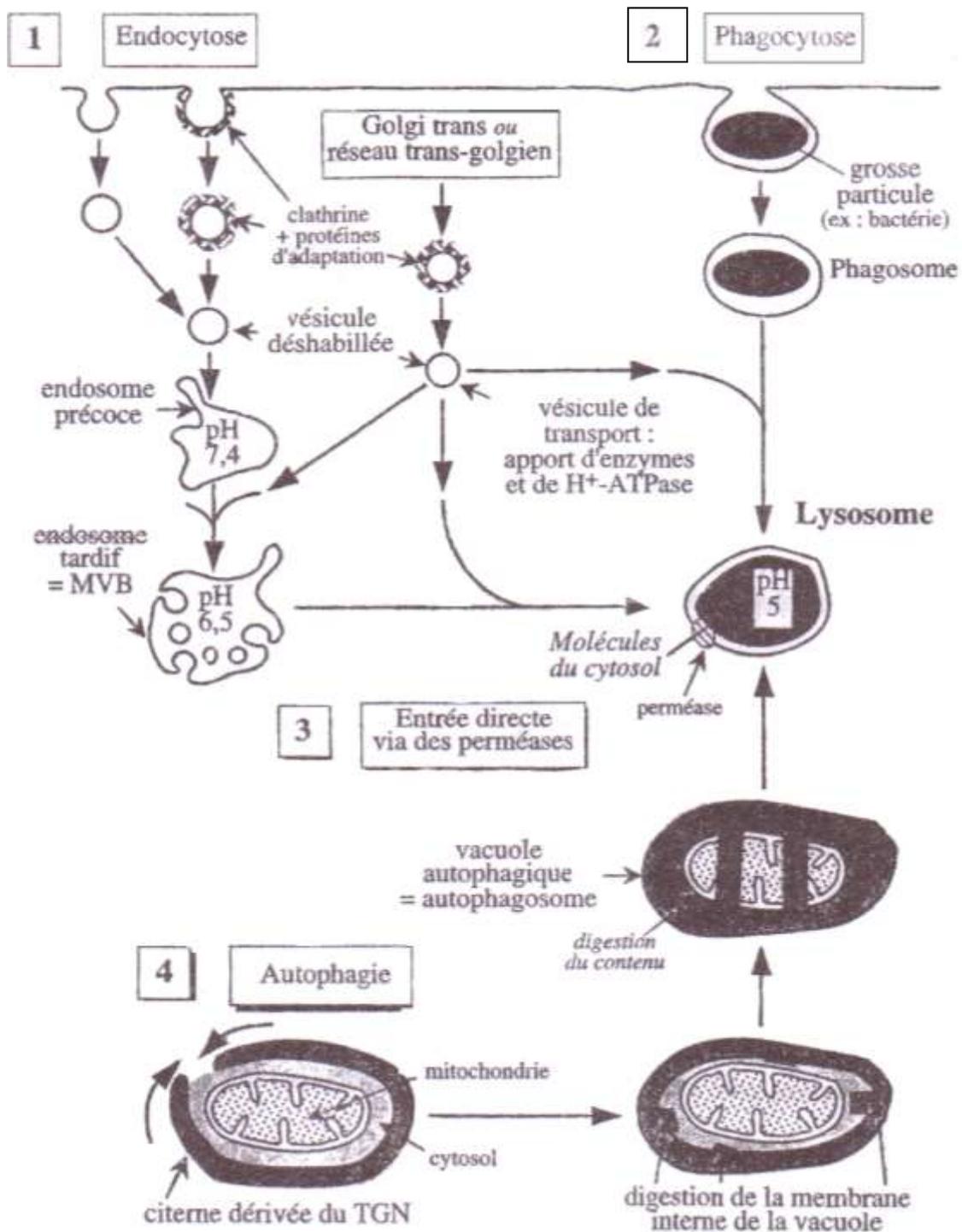


Figure 9 : Les quatre voies d'entrée dans le lysosome des matériaux à dégrader.

V. DEVENIR DES LYSOSOMES

Les lysosomes âgés, dépourvus d'hydrolases acides fonctionnelles, constituent des corps résiduels.

Le plus souvent ces corps résiduels libèrent leur contenu à l'extérieur de la cellule par exocytose : c'est la défécation cellulaire (**figure 10**) ; mais peuvent aussi persister dans la cellule toute leur vie (Polycopié p. 119).

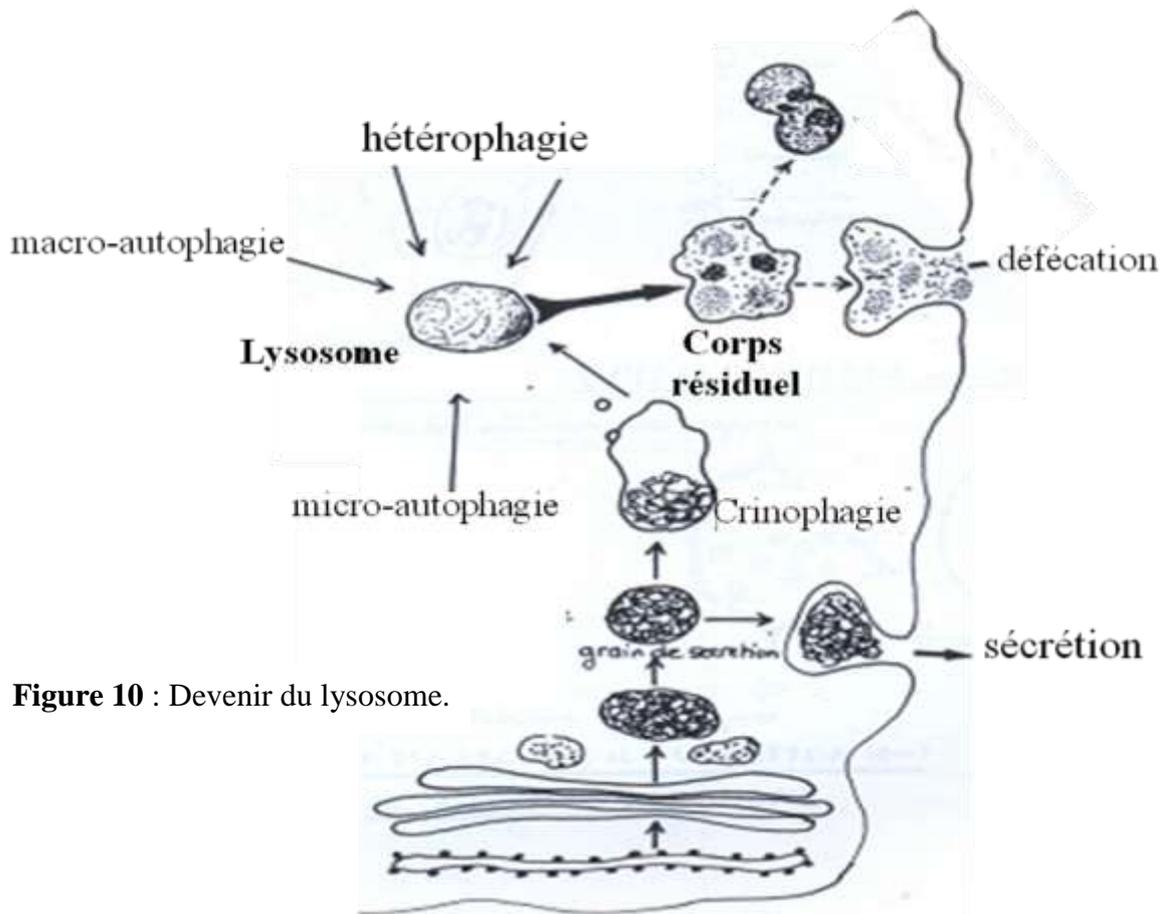
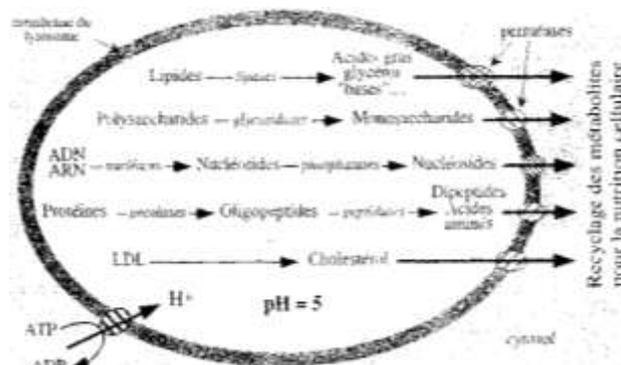


Figure 10 : Devenir du lysosome.

VI. FONCTION DES LYSOSOMES



Toutes les familles de molécules biologiques sont dégradées en métabolites élémentaires qui repartent vers le cytosol grâce à des protéines transporteurs de la membrane lysosomale. Ainsi les lysosomes jouent un rôle essentiel dans la digestion cellulaire, la destruction des corps étrangers et donc dans la nutrition cellulaire (figure 11).

Figure 11 : Les différentes fonctions hydrolytiques des lysosomes.

E. VACUOLE OU PHYTOLYSOSOME

I. DEFINITION

La plupart des cellules végétales contiennent une ou plusieurs vésicules remplies de liquide appelées vacuoles. L'ensemble des vacuoles d'une cellule constitue l'appareil vacuolaire ou vacuome qui peut occuper selon le type cellulaire 30 à 90 % du volume cellulaire.

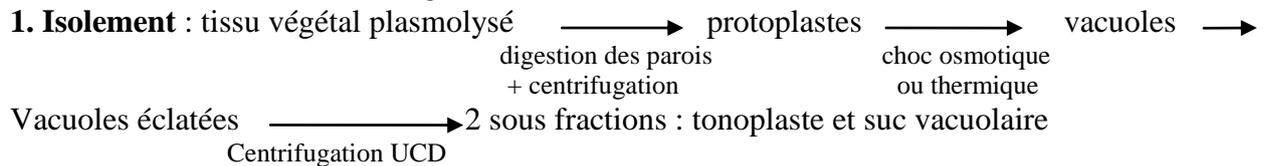
II. STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE

1. Au microscope photonique, la vacuole est limitée par une membrane continue appelée tonoplaste; celui-ci délimite une solution interne dite suc vacuolaire (colorée en rose ou autres couleurs selon le pH ou incolore).

2. Au MET, Le tonoplaste est une membrane à structure trilamellaire, asymétrique, le feuillet dense cytosolique est moins épais que le feuillet dense lumineuse (présence d'un revêtement fibreux).

3. Au MEB: présence de particules globulaires après cryodécapage.

III. COMPOSITION CHIMIQUE



2. Résultats de l'analyse

2.1. Tonoplaste: 3 types de molécules (lipides, protéines et glucides) (**figure 12**).

- lipides: phospholipides et stérols (stigmastérol et sitostérols).
- protéines : grande diversité (structurales, enzymatiques et transporteurs).
- glucides: revêtement fibreux (chaînes polysaccharidiques).

2.2. Suc vacuolaire: contient une grande diversité de composés formant avec l'eau des solutions aqueuses dont la concentration varie en fonction de l'espèce végétale, de la fonction et de l'état physiologique (fruit, graine, fleur...) de la cellule, ex. le grain d'aleurone présent dans la graine, riche en protéines cristallisées (Polycopié p.121).

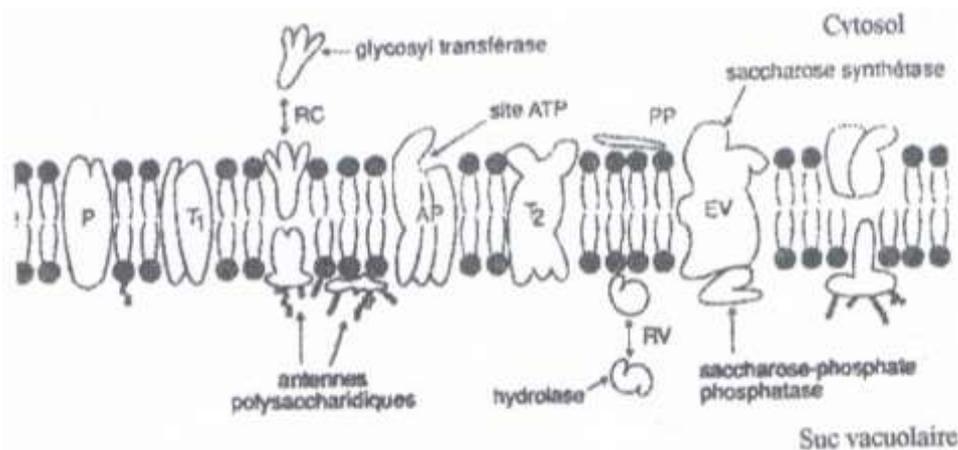


Figure 12: Constituants et architecture moléculaire du tonoplaste.

AP : ATPase, EV : groupe enzymatique vectoriel, P : pore protéique, T1 et T2 : transporteurs spécifiques, PP : protéines périphériques, RC : relargage et absorption cytosolique, RV : relargage et absorption vacuolaire.

IV. BIOGENESE DE LA VACUOLE

Les provacuoles dérivent du réticulum endoplasmique lisse. Celui-ci peut entourer une portion de cytosol qu'il va détruire grâce à des enzymes hydrolytiques (hydrolases acides). Seules persistera la membrane externe qui deviendra la membrane de la vacuole. Ce mode de formation des vacuoles par autolyse cellulaire serait assez répandu et diffère d'un modèle proposé anciennement où l'on considérait les vacuoles comme des dilatations du réticulum. Les provacuoles fusionnent pour donner une ou plusieurs vacuoles.

V. FONCTIONS

1. Transports : fonctions communes à toutes les membranes biologiques

Le tonoplaste intervient dans les échanges avec le cytosol (**figure 13**) par:

1.1. Transport passif : la diffusion simple à travers la bicouche lipidique et la diffusion facilitée de l'eau (plasmolyse et turgescence) à l'aide d'aquaporines et d'ions par les canaux ioniques.

1.2. Transport actif : pompe à proton (ATPase- H^+ , symport et antiport) et transport spécifique du saccharose qui couple le passage de ce composé à sa synthèse à partir de ses deux précurseurs à l'aide d'un complexe enzymatique transmembranaire vectoriel (cytosol \rightarrow suc vacuolaire).

1.3. Transport avec déformation: exemple, la pinocytose intravacuolaire.

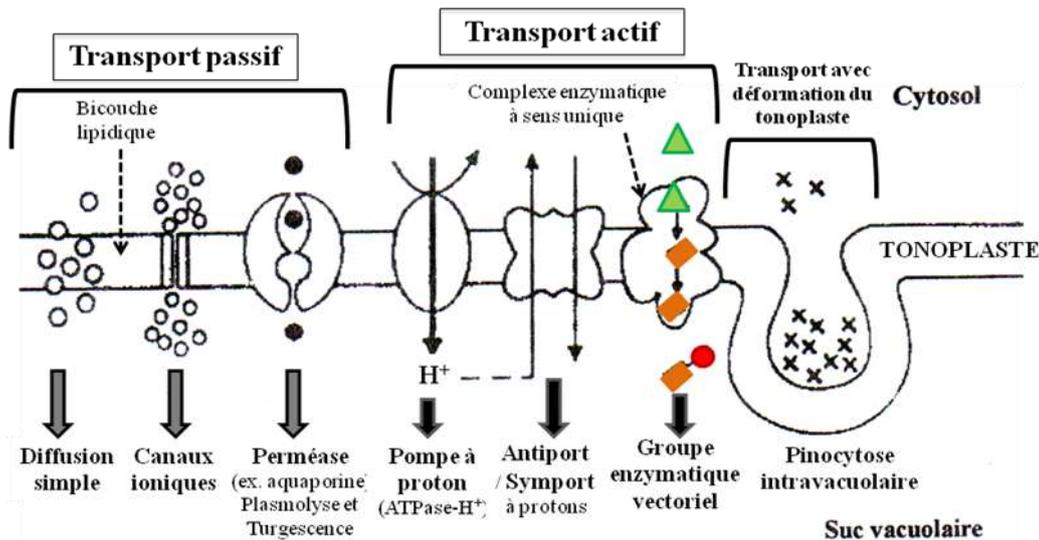


Figure 13 : Mécanismes de transport à travers le tonoplaste.

2. Fonctions caractéristiques de la vacuole

2.1. Stockage : la vacuole est un lieu de stockage d'une grande variété de substances aussi bien minérales qu'organiques. Certaines sont réutilisables par la cellule (ions, acides aminés, sucre,...) d'autres toxiques pour la cellule sont piégées. Par exemple, contrairement à la cellule animale qui excrète ses déchets toxiques, la cellule végétale utilise la vacuole pour isoler ses déchets du cytoplasme.

2.1.1. Diffusion : les substances réutilisables sont transportées par diffusion (**figures 13 et 14**).

2.1.2. Piégeage: Les substances toxiques ayant franchi le tonoplaste sont soumises à différents types de modifications qui les empêchent de ressortir (**figure 14**), exemple :

- Ionisation des molécules lipophiles (cas des alcaloïdes).
- Changement de la conformation moléculaire et glycosylation (cas des hétérosides).
- Cristallisation (macles d'oxalate de calcium, car le Ca^{++} et l'acide oxalique sont toxiques pour la plante).
- Formation de liaisons avec d'autres composés et accumulation : mucilages, polyphosphate, Mg^{2+} , polyphénols et tanins.

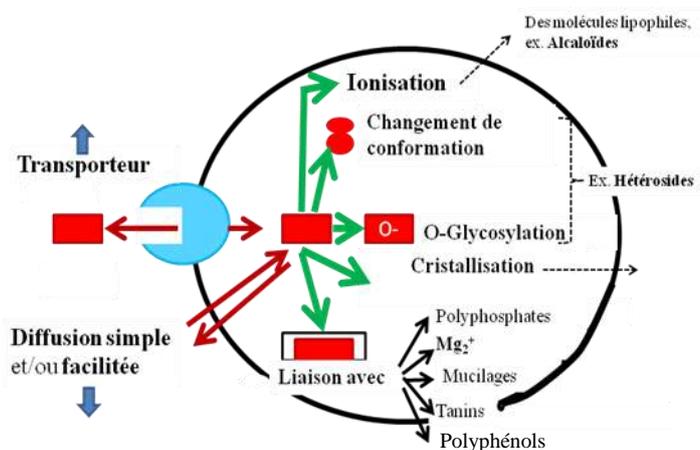


Figure 14 : Mécanismes de stockage et de piégeage intravacuolaires.

2.2. Support mécanique: grâce à la turgescence, la vacuole fournit un support mécanique aux tissus mous (support dressé des plantes herbacées).

2.3. Croissance cellulaire: la croissance cellulaire en largeur et en longueur se fait grâce à la turgescence de la vacuole.

3. Fonctions communes au lysosome: La vacuole (phytolysosome) est assimilée au lysosome (Polycopié p.121). Autophagie: les hydrolases du suc vacuolaire semblables à celles des lysosomes sont capables de dégrader tous les substrats, y compris le contenu cytoplasmique (ex. cellules mortes du suber, bois, ... voir cours histologie végétale).

- Hétérophagie: est un moyen de défense en cas d'attaque parasitaire (bactéries, champignons,...).